Anatomía comparada de los terópodos paravianos

Unenlagiidae y sus implicancias en el origen de las aves

Lic. **Matías Javier Motta.**

Directores: **Dr. Fernando E. Novas** / **Dr. Guillermo M. López**

Facultad de Ciencias Naturales y Museo – Universidad Nacional de La Plata

2023

Índice

Resumen---8

Abstract---12

CAPITULO 1. Introducción---16

Antecedentes---16

CAPITULO 2. Hipótesis---25

CAPITULO 3. Materiales y Métodos---27

Nomenclatura osteológica---27

Nomenclatura utilizada en la descripción de la neumaticidad---27

Nomenclatura muscular---27

Materiales consultados---27

Abreviaturas institucionales---29

Tomografías computadas---30

Análisis filogenéticos---31

Confección de mapas, imágenes, gráficos y medidas---34

Estimación de masa corporal---34

CAPITULO 4. Taxones estudiados en la presente tesis y taxonomía empleada---35

Nomenclatura sistemática---35

Taxones no considerados en el análisis filogenético---38

CAPÍTULO 5: Osteología de *Austroraptor cabazai* Novas, Pol, Canale, Porfiri y Calvo, 2009---40

Sistemática Paleontológica---40

Descripción y comparación---44

Cráneo---44

Maxilar---44

Comparaciones del maxilar---50

Comparaciones de las estructuras internas del maxilar---55

Lacrimal---57

Comparaciones del lacrimal---61

Comparaciones de las estructuras internas del lacrimal---64

Frontal---66

Comparaciones del frontal---70

Comparaciones de las estructuras internas del frontal---74

Postorbital---74

Comparaciones del postorbital---77

Comparaciones de las estructuras internas del postorbital---78

Cuadrado---79

Comparaciones del cuadrado---80

Dentario---81

Comparaciones del dentario---86

Surangular---89

Comparaciones del surangular---92

Esplenial?---------- **93**
Dentición----------**96**
Comparaciones de los dientes---------- 101
Esqueleto axial---------- **103**
Vértebras cervicales----------**104**
Atlas----------**104**
Cervical 3?----------**106**
Cervical 6?----------**109**
Cervical 7?----------**111**
Cervical 8?----------**112**
Comparaciones de vértebras cervicales---------- 115
Comparaciones de las estructuras internas de las vértebras cervicales----------119
Vértebras dorsales---------- **120**
Dorsal 2?---------- **120**
Dorsal 4?---------- **124**
Comparación de las vértebras dorsales---------- 127
Comparaciones de las estructuras internas de las vértebras dorsales---------- 130
Vértebras caudales---------- **132**
Comparaciones de las vértebras caudales----------135
Costilla cervical---------- **136**
Costilla Dorsal----------**137**
Gastralia----------**139**
Esqueleto apendicular---------- **141**
Húmero----------**141**
Comparación de húmero---------- 143
Ulna---------- **146**
Comparaciones de la ulna----------147
Radio---------- **149**
Comparaciones del radio----------150
Elementos de la mano----------**151**
Metacarpiano I---------- **152**
Metacarpiano I izquierdo----------**155**
Metacarpiano I derecho---------- **157**
Comparaciones del metacarpiano I---------- 157
Falange I-1----------**160**
Falange I-2 (ungueal)----------**160**
Falange II-3 (ungueal)----------**162**
Falange III-4 (ungueal)----------**162**
Comparaciones de falanges manuales---------- 163
Comparaciones de la mano de *Austroraptor*---------- 163
Cintura pélvica----------**165**
Isquion----------**165**

Comparaciones del isquion---166
Pubis---167
Miembro posterior---169
Fémur---170
Comparaciones del fémur---171
Tibia---173
Fíbula?---175
Astrágalo y calcáneo---176
Astrágalo---176
Calcáneo---178
Comparaciones de los astrágalos y calcáneos---178
Metatarsiano y falanges pedales---179
Metatarsiano II---181
Metatarsiano III---182
Comparaciones de los metatarsarsianos---184
Falanges pedales---186
Falange I-1.---186
Falange I-2 (ungueal)---187
Comparaciones del dígito I del pie---188
Falange II-1.---189
Comparaciones de la falange II-1---191
Falange II-2---192
Comparaciones de la falange II-2---194
Comparaciones de la falange III-1.---196
Falange III-2.---196
Comparaciones de la falange III-2.---197
Falange III-3.---197
Falange III-4 (ungueal).---198
Falange IV-1.---199
Comparaciones de la falange IV-1---202
Conclusiones---204
CAPÍTULO 6: Osteología de *Pamparaptor micros* Porfiri, Calvo y Santos 2011---205
Sistemática Paleontológica---205
Descripción---206
Mandíbula---206
Surangular---207
Angular---208
Prearticular---208
Comparación de los huesos mandibulares---209
Posibles elementos del miembro anterior---210
Ulna---211
Radio---212

Comparaciones de ulna y radio---**212**
Miembro posterior---**213**
Metatarsiano II---**213**
Metatarsiano III---**216**
Metatarsiano IV---**217**
Comparaciones de los metatarsianos---218
Falanges---**222**
Falange II-1---**222**
Falange II-2---**223**
Falange II-3 (ungueal)---**223**
Falange III-1---**224**
Falange III-2---**224**
Falange IV-1---**225**
Falange IV-2---**225**
Comparaciones de las falanges del pie---225
Conclusiones---**226**
CAPÍTULO 7: Osteología de *Overoraptor chimentoi* Motta, Agnolín, Brissón Egli y Novas 2020---**227**
Sistemática Paleontológica---**227**
Descripción---**229**
Esqueleto axial---**229**
Vértebras caudales---**229**
Comparaciones de las vértebras caudales---232
Arco hemal---**232**
Esqueleto apendicular---**234**
Cintura pectoral---**234**
Escápula---**234**
Comparaciones de la escápula---236
Miembro anterior---**239**
Ulna---**239**
Comparaciones de la ulna---242
Metacarpiano I---**244**
Comparaciones del metacapiano I---246
Falange manual I-1---**247**
Falange manual I-2 (ungueal)---**249**
Falange manual II-3 (ungueal)---**250**
Falange manual III-2---**250**
Cintura pélvica---**251**
Ilion---**252**
Pubis---**253**
Comparaciones del pubis---254
Miembro posterior---**256**
Metatarsiano II---**256**

Comparaciones del metatarsiano II---------- 259
Metatarsiano III---------- 259
Comparaciones del metatarsiano III---------- 261
Falange I-1---------- 261
Falange I-2 (ungueal)---------- 262
Falange II-1---------- 264
Comparaciones de la falange II-1---------- 265
Falange II-2---------- 266
Comparación de la falange II-2---------- 267
Falange II-3 (ungueal)---------- 268
Comparaciones de la falange II-3---------- 270
Falange III-1? (MPCA-Pv 818)---------- 270
Comparaciones de la falange III-1---------- 272
Falange III-4 (ungueal)---------- 272
Falange indet---------- 273
Conclusiones sobre *Overoraptor chimentoi*---------- 275
CAPÍTULO 8: Comentarios sobre restos de paravianos de Argentina y de especies de Brasil y Antártida--------- 276
Descripción de restos de Unenlagiidae indet. de la Formación Chorrillo---------- 276
Sistemática Paleontológica---------- 276
Descripción---------- 277
Dientes---------- 278
Posibles dientes del dentario "1" y "2"---------- 280
Comparaciones de los dientes---------- 280
Vértebra dorsal---------- 282
Falange II-3 (ungueal) del pie---------- 285
Comparaciones de la falange ungueal---------- 289
Falange III-2 del pie---------- 290
Comparaciones de las falanges---------- 293
Conclusiones de los restos de Unenlagiidae indet. de la Fm. Chorrillo---------- 294
Comentarios anatómicos sobre *Imperobator antarcticus* Ely y Case, 2019---------- 295
Sistemática Paleontológica---------- 295
Comentarios anatómicos---------- 296
Tibia---------- 297
Astrágalo---------- 298
Metatarsianos---------- 298
Falange II-2 del pie---------- 299
Falange II-3 (ungueal) del pie---------- 299
Falange III-1 del pie---------- 299
Comparación de *Imperobator* con otros paravianos gondwánicos---------- 300
Comentarios sobre el tamaño de *Imperobator*---------- 303
Conclusiones sobre *Imperobator antarcticus*---------- 304
Comentarios sobre *Ypupiara lopai* Brum, Pêgas, Bandeira, Souza, Campos y Kellner 2021---------- 306

Sistemática Paleontológica----306
Comentarios sobre la asignación taxonómica de *Ypupiara*----306
Conclusiones sobre *Ypupiara lopai*----312
CAPÍTULO 9: Relaciones filogenéticas de los Unenlagiidae----313
Antecedentes----313
Matrices de datos utilizadas y análisis de datos realizados----317
Análisis 1: Matriz Modificada----318
Análisis 2: Matriz con Caracteres Agregados----321
Soporte de ramas y nodos de los clados resultantes----329
Relaciones filogenéticas del clado Unenlagiidae----331
Sinapomofías de Unenlagiidae----333
Comentarios sobre las relaciones filogenéticas de *Imperobator*----335
Sinapomorfías del clado conformado por *Rahonavis* + *Overoraptor* y *Buitreraptor* + (*Pamparaptor* + *Unenlagia*/*Neuquenraptor*) ("Clado 1")----338
Sinapomorfías del clado conformado por *Rahonavis* + *Overoraptor* ("Clado 2")----339
Sinapomorfías del clado conformado por *Buitreraptor* + (*Pamparaptor* + *Unenlagia*/*Neuquenraptor*) ("Clado 3")----341
Sinapomorfías de Unenlagiinia----343
Sinapomorfías de Paraves----346
Sinapomorfías del clado Unenlagiinia+Avialae----348
Conclusiones----352
CAPÍTULO 10. Aspectos generales del esqueleto de *Austroraptor cabazai*: implicancias en la paleobiología de los unenlágidos----355
Consideraciones sobre el cráneo de *Austroraptor cabazai*----355
Cavidad encefálica de *Austroraptor*----358
Evidencias de alimentación en la dentición de *Austroraptor cabazai*----360
Evidencias de alimentación en el cráneo de Austroraptor cabazai----362
Neumatización craneana de *Austroraptor cabazai*----364
Tamaño corporal de *Austroraptor cabazai*----367
Rasgos relacionados con el gigantismo en paravianos----369
Gigantismo en Paraves----375
Neumaticidad en las vértebras de *Austroraptor cabazai* y otros unenlágidos y su relación con el tamaño corporal----377
Distribución de la neumaticidad vertebral en el clado Paraves----378
Los paravianos sudamericanos y el registro de diferentes tamaños corporales a lo largo del Cretácico de Gondwana----378
Conclusiones----381
Agradecimientos----388
Bibliografía----392

Resumen

Paraves es el clado de dinosaurios que cuenta con mayor número de especies, ya que por un lado agrupa a terópodos no-avianos extintos como *Troodon* y *Velociraptor*, y por otro lado a las aves, únicos dinosaurios vivientes (Avialae: Dinosauria, Gauthier 1986), donde se cuentan más de 11.000 especies. El registro más antiguo del clado corresponde a 160 millones de años antes del presente (Jurásico Medio; *Anchiornis*; Xu et al., 2008). Hasta el día de la fecha se conocen unas 80 especies de paravianos no-avianos, cuyos restos fueron hallados en todos los continentes, incluyendo Antártida. Los primeros restos de paravianos gondwánicos fueron dados a conocer en 1995 por Rauhut y Werner, provenientes de rocas del Cretácico Superior de Sudán, África (Fm. Wadi Milk; Cenomaniano). Sin embargo, no fue hasta los hallazgos realizados en Patagonia a finales de la década de los 90, cuando empezó a develarse una radiación insospechada de paravianos gondwánicos. El primer taxón descripto de Patagonia fue *Unenlagia comahuensis*, dado a conocer en 1997 por Novas y Puerta, proveniente de rocas del Cretácico Superior de Neuquén (Fm Portezuelo; Turoniano-Coniaciano). Hacia 1999, Bonaparte acuña el clado Unenlagiidae para reunir a *Unenlagia* y el enigmático *Rahonavis* de Madagascar, interpretado originalmente como un Avialae (Bonaparte, 1999). En la actualidad, son 8 las especies de paravianos halladas en rocas Cretácicas de Argentina, Madagascar, Brasil y Antártida, muchas de ellas de afinidades aún inciertas y cuya afinidad a Unenlagiidae es cuestionable (Turner et al., 2012; Agnolín et al., 2019; Pei et al., 2020). En los últimos años ocurrió un incremento exponencial en el número de estudios especializados en Unenlagiidae, incluyendo contribuciones sobre anatomía ósea, estudios sobre neumaticidad, filogenia, análisis morfofuncionales, y aspectos paleobiológicos relacionados al origen del vuelo batido en las aves (Novas, 2004; Agnolín y Novas 2011; 2013; Gianechini y Apesteguía, 2011; Gianechini et al., 2011a,b; 2017; 2018; 2020; Gianechini, 2014; Brissón Egli et al., 2017; Motta et al., 2016, 2018, 2020; Novas et al., 2018; 2019; 2020; 2021; Agnolín et al., 2019; Forster et al., 2020; Gianechini y Zurriaguz, 2021). Si bien el entendimiento de la anatomía de los paravianos unenlágidos ha aumentado en los últimos años, los nuevos descubrimientos realizados a nivel mundial (e.g. *Halszkaraptor*, *Tianyuraptor*) y en el hemisferio sur (e.g. *Overoraptor*, *Imperobator*) dan importancia a la redescripción y reinterpretación de los hallazgos previos bajo el nuevo y complejo contexto filogenético. Con esta premisa, en la presente tesis se realizaron estudios osteológicos exhaustivos de los paravianos patagónicos *Austroraptor cabazai, Pamparaptor micros, Overoraptor chimentoi* y de restos de unenlágidos de la Formación Chorrillo, así como

también revisiones críticas del taxón antártico *Imperobator antarcticus* y del brasilero *Ypupiara lopai*.

Los estudios osteológicos permitieron establecer una nueva diagnosis actualizada para *Austroraptor cabazai*. Asimismo, se describieron por primera vez materiales inéditos de *Austroraptor* (e.g. cuadrado) y *Pamparaptor* (e.g. parte posterior de la mandíbula). Por otro lado, fueron llevadas adelante comparaciones exhaustivas entre Unenlagiidae y un amplio número de paravianos, particularmente en lo que se refiere a elementos craneanos, vértebras cervicales y dorsales, variabilidad de la dentición, y rasgos anatómicos de los miembros anterior y posterior. Esto resultó en el reconocimiento de varios caracteres novedosos de utilidad filogenética.

Las tomografías computadas realizadas en huesos craneanos y las vértebras de *Austroraptor cabazai* brindaron información valiosa acerca de rasgos anatómicos internos. Se observaron recesos amplios en los huesos maxilar, lacrimal y postorbital, lo cual permite conjeturar la invasión de senos paranasales y suborbitales amplios con un desarrollo mayor al observado en otros paravianos. En particular, el maxilar demostró la total ausencia de una fenestra promaxilar y la invasión de los senos paranasales en el maxilar a través del septo interfenestral, un rasgo que ocurre en el troodóntido *Byronosaurus*, y que contrasta con otros paravianos (e.g. dromaoesáuridos, *Archaeopteryx*) donde existe una fenestra promaxilar y el seno paranasal no invade la fenestra maxilar. La presencia de grandes recesos neumáticos en los huesos lacrimal y postorbital de *Austroraptor*, así como un surangular carente de fenestra en *Austroraptor* y *Pamparaptor*, son algunos rasgos anatómicos discutidos y que tienen gran importancia para entender la disparidad morfológica de los elementos craneanos dentro de los diferentes subclados de Paraves.

Las tomografías de las vértebras de *Austroraptor* mostraron la presencia de pleurocelos con recesos que invaden internamente tanto el centro vertebral como el arco neural, similar a lo que ocurre en *Unenlagia*, en contraposición a *Buitreraptor* (Gianechini y Zurriaguz, 2021).

La revisión de *Imperobator* (Ely y Case, 2019) permitió dilucidar semejanzas y diferencias con otros paravianos lo que resultó en el soporte mediante análisis filogenéticos su reconocimiento como un miembro del clado Unenlagiidae. *Imperobator* comparte con otros unenlágidos la presencia de un metatarsiano III comprimido y con sección en forma de “T” lo que lo acerca a los unenlágidos (Agnolín et al., 2010). Sin embargo, y tal como indicaron autores previos (Case et al., 2007; Turner et al., 2012; Ely y Case, 2019), *Imperobator*

muestra una combinación de rasgos única, desconocida en otros unenlágidos, como ser fíbula y calcáneo fusionados, metatarsiano II sin surco intercondilar diferenciado y tubérculo flexor de la falange pedal ungueal II-3 reducido.

La revisión de *Ypupiara* (Brum et al., 2021) muestra que este taxón posee diferencias notables con unenlágidos, tales como la presencia de dientes agudos y cónicos en el maxilar, placas interdentales amplias y subcuadrangulares y la ausencia de rugosidades y forámenes en la cara lateral del maxilar. Más aún, la falta de rasgos diagnósticos no permite su referencia a algún clado específico dentro de Theropoda y, en consecuencia, es considerado como Theropoda indet.

La ubicación filogenética de Unenlagiidae dentro de Paraves es aún discutida, a pesar de recientes revisiones y trabajos integradores sobre este grupo (Agnolín y Novas, 2011; 2013: Gianechini y Apesteguía 2011; Gianechini 2014; Agnolín et al., 2019). Más aún, novedosos análisis filogenéticos, así como la reciente publicación de nuevos paravianos de China, han modificado el esquema clásico de Paraves. La revisión de los unenlágidos a la luz de los nuevos descubrimientos y los estudios anatómicos llevados a cabo en la presente tesis, han permitido adicionar datos novedosos con potencial filogenético claro. De esta manera, se llevó adelante una revisión exhaustiva de la matriz de datos más reciente del TWiG (Pei et al., 2020), la cual es utilizada por numerosos autores. Se realizaron más de 200 modificaciones en la matriz en referencia a los Unenlagiidae, sobre la base de observaciones de primera mano de los materiales. Esto dio como resultado árboles de consenso que difieren significativamente de los resultados de Pei et al. (2020). Particularmente, en un primer análisis, Unenlagiidae se anida como grupo hermano de Avialae (en árboles de consenso con caracteres de igual peso; similar al árbol propuesto por Agnolín y Novas, 2011; 2013), o como un subclado dentro de Dromaeosauridae (en árboles de consenso con caracteres con peso implicado; similar al árbol propuesto por Pei et al., 2020).

En un segundo análisis, tomando como base la matriz del TWiG, fueron agregados 23 caracteres nuevos. Este análisis arrojó en todos sus árboles (tanto con caracteres con igual peso o con igual implicado) diferencias notables con la hipótesis filogenética postulada por Pei et al. (2020). Entre las diferencias se observa la recuperación de un Deinonychosauria polifilético, Unenlagiidae anidado en Aviale, más derivado que Archaeopterygiidae, y la obtención del clado Unenlagiinia que incluye a Unenlagiidae y a *Halszkaraptor*. Estos

resultados recuerdan en parte a los propuestos por Agnolín y Novas (2011; 2013) y sustentan la cercanía entre Unenlagiidae y Avialae.

Por último, el análisis craneano de *Austroraptor,* permitió el reconocimiento de características morfológicas diagnósticas de unenlágidos como ser maxilares elongados, huesos craneanos altamente neumatizados, ausencia de cresta sagital en los parietales, y un elevado número de dientes. Los posibles hábitos piscívoros de los unenlágidos postulados por autores previos (Gianechini y Apesteguía, 2011), se ven soportados por la presencia en *Austroraptor* de dientes curvados distolingualmente y una particular torsión de los dientes del dentario. El cráneo bajo y de contorno subtriangular, con órbitas altas, fenestras anteorbitales anteroposteriormente largas y numerosos dientes recuerdan a la morfología de reptiles posiblemente piscívoros como pterosaurios y spinosaurios.

La estimación de la masa corporal de *Austroraptor* en 460 kg, junto el análisis anatómico, permitió reconocer la correlación entre el gran tamaño y ciertos rasgos osteológicos (concurrentes en distintos taxones de paravianos gigantes) como vértebras dorsales altas, anteroposteriormente cortas y neumatizadas, y acortamiento del miembro anterior y fémur. Esto permitió sostener la ocurrencia de al menos 4 eventos de gigantismo en diferentes clados de paravianos (Troodontidae, Microraptoria, Dromaeosauridae y Unenlagiidae).

Finalmente, el análisis del registro de unenlágidos y de otros terópodos contemporáneos de Patagonia y Gondwana demuestra la versatilidad y disparidad morfológica de los unenlágidos ocupando diversos nichos en las unidades registradas, incluso el de depredador más grande la unidad como en el caso de *Austroraptor*.

Abstract

Paraves is the dinosaur clade with the largest number of species, that include the extinct non-avian theropods such as *Troodon* and *Velociraptor*, and birds, the only living dinosaurs (Avialae: Dinosauria, Gauthier 1986) with more than 11,000 species. The oldest record of the clade is from 160 million years before the present (Middle Jurassic; *Anchiornis*; Xu et al., 2008). To date, about 80 species of non-avian paravians are known, whose remains have been found on all continents, including Antarctica. The first Gondwanan paravian remains were reported in 1995 by Rauhut and Werner from Upper Cretaceous rocks of Sudan, Africa (Wadi Milk Formation; Cenomanian). However, it was not until the finds made in Patagonia in the late 1990s that an unsuspected radiation of Gondwanan paravians began to be revealed. The first taxon described from Patagonia was *Unenlagia comahuensis*, reported in 1997 by Novas and Puerta, collected in Upper Cretaceous rocks from Neuquén (Portezuelo Formation; Turonian- Coniacian). Towards 1999, Bonaparte coined the clade Unenlagiidae to unite *Unenlagia* and the enigmatic *Rahonavis* from Madagascar, originally interpreted as an Avialae. Currently, 8 species of paravians have been found in Cretaceous rocks from Argentina, Madagascar, Brazil and Antarctica, many of them with uncertain affinities and whose affinity to Unenlagiidae is questionable (Turner et al., 2012; Agnolín et al., 2019; Pei et al., 2020). In recent years there has been an exponential increase in the number of specialized studies on Unenlagiidae, including contributions on bone anatomy, studies on pneumaticity, phylogeny, morphofunctional analyses, and paleobiological aspects related to the origin of flapping flight in birds (Novas, 2004; Agnolín and Novas 2011; 2013; Gianechini and Apesteguía, 2011; Gianechini et al, 2011a,b; 2017; 2018; 2018; 2020; Gianechini, 2014; Brissón Egli et al., 2017; Motta et al., 2016, 2018, 2020; Novas et al., 2018; 2019; 2020; 2021; Agnolín et al., 2019; Forster et al., 2020; Gianechini and Zurriaguz, 2021). While the understanding of the anatomy of unenlagid paravians has increased in recent years, new discoveries made in other territories (e.g. *Halskaraptor*, *Tianyuraptor*) and in the southern hemisphere (e.g. *Overoraptor*, *Imperobator*) make it necessary to redescribe and reinterpret previous findings under the new and complex phylogenetic context. With this premise, in the present thesis comprehensive osteological studies of the Patagonian paravians *Austroraptor cabazai, Pamparaptor micros, Overoraptor chimentoi* and the remains of unenlagids from the Chorrillo Formation, as well as anatomical commentaries of the Antarctic taxon *Imperobator antarcticus* and the Brazilian taxon *Ypupiara lopai*, were carried out.

The osteological studies allowed to establish a new updated diagnosis for *Austroraptor cabazai*. Also, unpublished materials of *Austroraptor* (e.g. quadrate) and *Pamparaptor* (e.g. posterior end of the mandible) were described for the first time. Furthermore, extensive comparisons were carried out between Unenlagiidae and a large number of paravians, particularly with regard to cranial elements, cervical and dorsal vertebrae, variability of dentition, and anatomical features of the forelimb and hind limb. This resulted in the recognition of several novel characters of phylogenetic utility.

CT scans of cranial bones and vertebrae of *Austroraptor cabazai* provided valuable information about internal anatomical features. Wide recesses were observed in the maxillary, lacrimal and postorbital bones, suggesting the invasion of wide paranasal and suborbital sinuses more developed than in other paravians. In particular, the maxilla demonstrated the complete absence of a promaxillary fenestra and the invasion of the paranasal sinuses into the maxilla through the interfenestral septum, a trait that occurs in the troodontid *Byronosaurus*, and which contrasts with other paravians (e.g. dromaosaurids, *Archaeopteryx*) where a promaxillary fenestra is present and the paranasal sinus does not invade the maxillary fenestra. The presence of large pneumatic recesses in the lacrimal and postorbital bones of *Austroraptor*, as well as a surangular sinus lacking a fenestra in *Austroraptor* and *Pamparaptor*, are some anatomical features that have been discussed and are of great importance to understand the morphological disparity of the cranial elements within the different subclades of Paraves.

CT scans of *Austroraptor* vertebrae showed the presence of pleurocoels with recesses internally invading both the vertebral centra and the neural arch, similar to what occurs in *Unenlagia*, as opposed to *Buitreraptor* (Gianechini and Zurriaguz, 2021).

The revision of *Imperobator* (Ely and Case, 2019) elucidated similarities and differences with other paravians, which resulted in phylogenetic analysis supporting its recognition as a member of the clade Unenlagiidae. *Imperobator* shares with other unenlagids the presence of a compressed metatarsal III with a T-shaped section, which brings it closer to the unenlagids (Agnolín et al., 2010). However, and as indicated by previous authors (Case et al., 2007; Turner et al., 2012; Ely and Case, 2019), *Imperobator* shows a unique combination of features, unknown in other unenlagids, such as fused fibula and calcaneus, metatarsal II without a differentiated intercondylar groove and reduced flexor tubercle of the pedal phalangeal II-3.

The revision of *Ypupiara* (Brum et al., 2021) shows that this taxon possesses notable differences with unenlagids, such as the presence of acute and conical teeth in the maxilla, broad and subquadrangular interdental plates, and the absence of rugosities and foramina on the lateral face of the maxilla. Moreover, the lack of diagnostic features does not allow its reference to any specific clade within Theropoda, and consequently, it is considered as Theropoda indet.

The phylogenetic placement of Unenlagiidae within Paraves is still debated, despite recent revisions and integrative work on this group (Agnolín and Novas, 2011; 2013: Gianechini and Apesteguía 2011; Gianechini 2014; Agnolín et al., 2019). Moreover, novel phylogenetic analyses, as well as the recent publication of new paravians from China, have modified the classical scheme of the clade Paraves. The revision of the unenlagids in the light of the new discoveries and the anatomical studies carried out in the present thesis have allowed the addition of novel data with clear phylogenetic potential. Thus, a comprehensive revision of the most recent TWiG data matrix (Pei et al., 2020), which is used by numerous authors, was carried out. More than 200 modifications were made to the matrix in reference to the Unenlagiidae, based on first-hand observations of the materials. This resulted in consensus trees that differ significantly from the results of Pei et al. (2020). Particularly, in a first analysis, Unenlagiidae nested as a sister group to Avialae (in consensus trees with characters of equal weight; similar to the tree proposed by Agnolín and Novas, 2011; 2013), or as a subclade within Dromaeosauridae (in consensus trees with characters with implied weight; similar to the tree proposed by Pei et al., 2020).

In a second analysis, based on the TWiG matrix, 23 new traits were added. This analysis threw in all its trees (both with equally weighted or equally involved characters) notable differences with the phylogenetic hypothesis postulated by Pei et al. (2020). Among the differences are the recovery of a polyphyletic Deinonychosauria, Unenlagiidae nested in Aviale more derived than Archaeopterygiidae, and the recovery of the Unenlagiinia clade that includes Unenlagiidae and *Halszkaraptor*. These results are partly reminiscent of those proposed by Agnolín and Novas (2011; 2013) and support the closeness between Unenlagiidae and Avialae.

Finally, the cranial analysis of *Austroraptor* allowed the recognition of morphological characteristics diagnostic of unenlagids, such as elongated jaws, highly pneumatized cranial bones, absence of sagittal crest in the parietals, and a high number of teeth. The possible

piscivorous habits of unenlagids postulated by previous authors (Gianechini and Apesteguía, 2011), are supported by the presence in *Austroraptor* of distolingually curved teeth and a particular torsion of the dentary teeth. The low, subtriangular skull, with high orbits, anteroposteriorly long anteorbital fenestrae and numerous teeth are reminiscent of the morphology of possibly piscivorous reptiles such as pterosaurs and spinosaurs.

The estimation of the body mass of *Austroraptor* at 460 kg, together with the anatomical analysis, allowed to recognize the correlation between the large size and certain osteological features (concurrent in different taxa of giant paravians) such as high dorsal vertebrae, anteroposteriorly short and pneumatized, and shortening of the forelimb and femur. This allowed us to support the occurrence of at least 4 gigantism events in different paravian clades (Troodontidae, Microraptoria, Eudromaeosauridae and Unenlagiidae).

Finally, the analysis of the record of unenlagids and other contemporary theropods from Patagonia and Gondwana demonstrates the versatility and morphological disparity of unenlagids occupying diverse niches in the recorded units, including that of biggest predator of it unit for the case of *Austroraptor.*

CAPITULO 1. Introducción

Paraves (Theropoda) es un clado acuñado por Sereno (1997) que agrupa a todos los taxones más cercanos a *Passer* que a *Oviraptor*, es decir, aquellos terópodos que se encuentran más emparentados con las aves que con otros celurosaurios como oviraptores. Este grupo de dinosaurios muestra un gran soporte en la mayoría de los análisis especializados de celurosaurios y se caracteriza a grandes rasgos por poseer cráneos alargados, numerosos dientes, brazos alargados con respecto al largo del pie y una garra lateralmente comprimida en el dígito II del miembro posterior. Entre las sinapomorfías de este clado (Pei et al., 2020) se listan algunas notables como: cráneo alargado superior al 40% de la longitud del tronco; nasal en vista dorsal es relativamente constante en toda su longitud; vértebras cervicales posteriores con proceso carotídeo; chevrones caudales distales bifurcados; margen del acromion de la escápula con un borde anterior evertido lateralmente, articulación de la fosa glenoidea orientada lateralmente; fúrcula simétrica; coracoides alargado; la tuberosidad externa y la cresta deltopectoral del húmero confluyen suavemente; ilion con el extremo anterior fuertemente convexo; ilion con un tubérculo dorsal o ligeramente posterior al acetábulo; pubis proyectado posteroventralmente; fémur con trocánter posterior con forma de tubérculo o reborde ligeramente proyectado.

Este grupo incluye, por un lado, a paravianos no-avianos extintos donde se incluye a dinosaurios como *Troodon* y *Velociraptor*, y por otro lado a las aves, únicas representantes en la actualidad (Avialae: Dinosauria, Gauthier 1986) siendo uno de los grupos más numerosos de vertebrados vivientes (se conocen unas 11.000 especies diferentes de aves). El registro más antiguo que se conoce de paravianos corresponde a 160 millones de años (Jurásico Medio; *Anchiornis*; Xu et al., 2008) y hasta la actualidad se conocen aproximadamente 80 especies cuyos restos fueron hallados en todos los continentes.

Antecedentes

El estudio de los dinosaurios paravianos tiene una larga historia en la paleontología de vertebrados. El primer paraviano descubierto y uno de los fósiles más icónicos de la paleontología, es *Archaeopteryx lithographica* (Figura 1). Este pequeño dinosaurio emplumado fue publicado en 1861 iniciando el estudio de los paravianos que, ya desde sus inicios, causó revuelos en la comunidad científica por sus semejanzas anatómicas con las aves lo cual sugería ya a mitad del siglo XIX el parentesco entre los “dinosaurios” y las aves

(Meyer, 1861; Owen, 1863) incluso llamando la atención al naturalista inglés Charles Darwin quien le dedica párrafos en la última edición de su obra magna *El origen de las especies* (Darwin, 1872).

Luego de transcurridos 60 años del descubrimiento de *Archaeopteryx*, fueron dados a conocer los dinosaurios carnívoros *Dromaeosaurus albertensis, Velociraptor mongoliensis*, y "*Troodon formosus"* (Matthew y Brown, 1922; Osborn et al., 1924; Gilmore, 1924; van der Reest y Currie, 2017) (Figura 1) los cuales fueron reunidos en un clado denominado Deinonychosauria (Colbert y Russell, 1969) principalmente por la presencia de una garra en lateralmente comprimida y afilada ventralmente en el dígito II del pie. A mediados de la década de 1960 se destacan los trabajos del paleontólogo estadounidense John Ostrom quien realizó extensos y valiosos trabajos anatómicos que sustentaron la hipótesis de parentesco entre los Deinonychosauria y las aves. Se basó principalmente en *Deinonychus*, cuya descripción osteológica realizada por Ostrom (1969) es de lectura obligada para aquellos que se adentren en la temática (Ostrom, 1973; 1976).

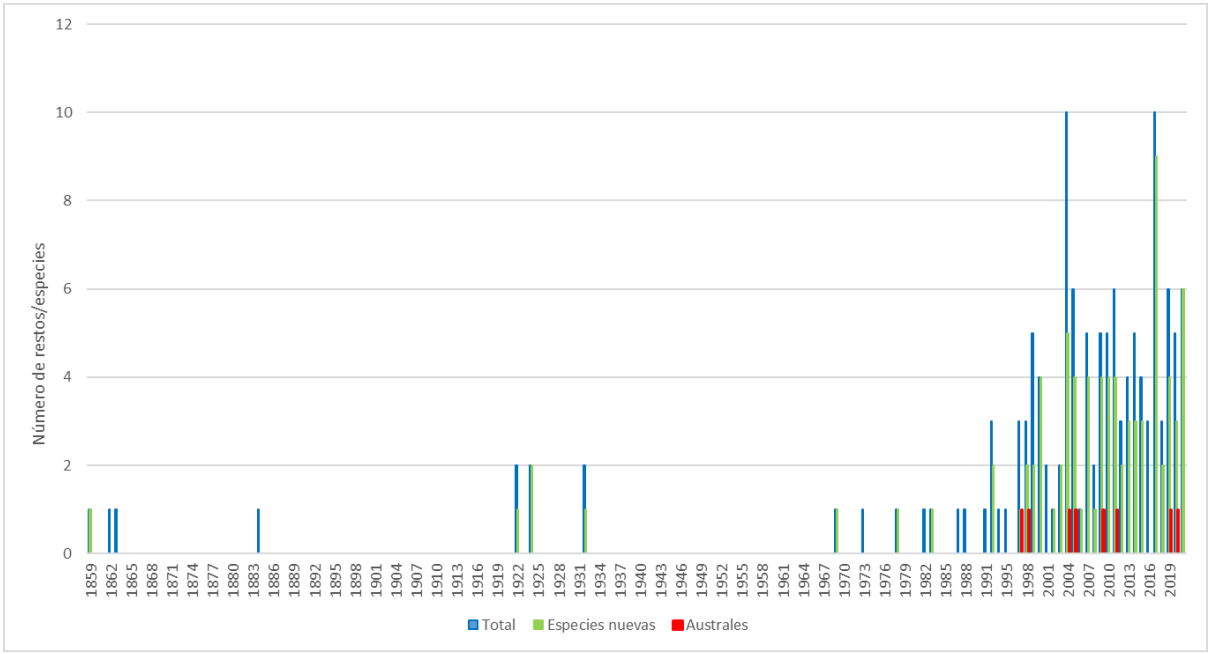

Figura 1. Número de restos/especies de dinosaurios paravianos publicados por año. Nótese el primer período donde se encontraron diferentes especímenes de *Archaeopteryx* siendo los únicos representantes del clado durante varias décadas hasta la aparición de *Dromaeosaurus, Velociraptor* y "*Troodon*" entre 1922 y 1931. Para principios del siglo XXI, existe un crecimiento exponencial tanto en la cantidad de restos de paravianos publicados, como así también la aparición de especies nuevas (las cuales suman 3 especies nuevas por año en promedio), con el pico máximo de 9 especies en el año 2017. En rojo se muestran los

paravianos descubiertos en el hemisferio sur los cuales conforman una pequeña parte del total de paravianos descubiertos. Tabla completa en Apéndice 1.

Fue a partir de la década de los 1990´ y los 2000´ cuando ocurre un notable incremento en el número de descubrimientos de paravianos en distintas partes del mundo (Figura 1), principalmente provenientes de yacimientos del hemisferio norte, como lo son los de Estados Unidos, Canadá, Mongolia y China. Es así que hoy en día se reconocen aproximadamente unas 80 especies de paravianos no-avianos, siendo la gran mayoría hallados en sitios ubicados en continentes del norte (Figura 2; Tabla S1 en Apéndice 1). Se destacan los descubrimientos realizados en la provincia de Liaoning, China, que suman más del 50% del número de especies de paravianos conocidos (Figura 2). Los importantes hallazgos realizados en diferentes estratos de China y Mongolia a principios del siglo XXI revolucionaron lo conocido hasta ese momento en cuanto a la evolución de ésta porción del clado de los terópodos, pero también aportaron datos fundamentales para el conocimiento sobre la aparición y desarrollo del vuelo batido, el origen de las plumas, comportamientos "aviano" en terópodos como el cuidado parental, y otros datos paleobiológicos como la coloración de las plumas, la musculatura asociada al vuelo, y diferentes aspectos sobre la alimentación (Xu et al., 1999; 2000; 2008; ver las discusiones extensas de trabajos integradores y revisiones como Xu et al., 2014; Agnolín et al., 2019; Pittman y Xu, 2020).

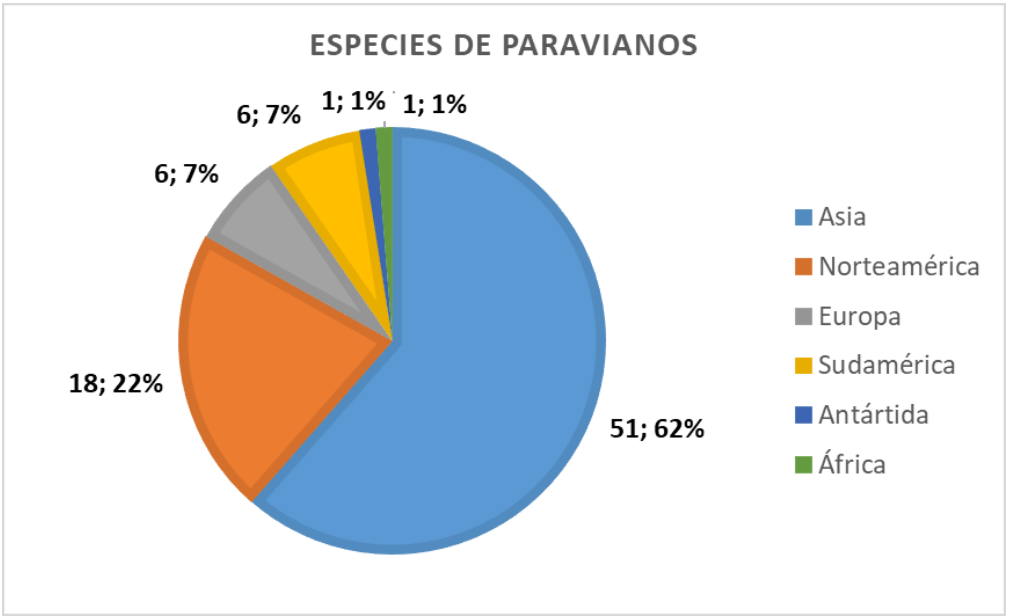

Figura 2. Número de especies (valor izquierdo) y porcentaje (valor derecho) de paravianos no-avianos (incluido especies de *Archaeopteryx*) por subcontinente. Nótese la predominancia de especies halladas en Asia. Basado en Tabla S1, Apéndice 1.

Las 8 las especies de paravianos australes descritas hasta el momento, suman apenas el 10% del total de especies (Figura 2). Los primeros restos de paravianos del hemisferio sur fueron dados a conocer en 1995 por Rauhut y Werner quienes dieron a conocer unas pocas falanges recuperadas de rocas del Cretácico Superior de Sudán, África (Fm. Wadi Milk; Cenomaniano) los cuales mostraban similitudes con los hasta ese entonces conocidos paravianos del norte como *Deinonychus*. Sin embargo, no fue hasta los hallazgos de paravianos en Patagonia que se empezó a documentar una radiación insospechada de paravianos gondwánicos, demostrando que este grupo no estuvo restringido a los continentes laurásicos, sino que las formas patagónicas incluso formarían un linaje particular más emparentado con las aves que con los emblemáticos dromaeosáuridos como por ejemplo *Velociraptor* y *Deinonychus.* El primer paraviano conocido de Patagonia fue *Unenlagia comahuensis*, descripto en 1997 por Novas y Puerta hallado en rocas del Cretácico Superior de Neuquén (Fm Portezuelo; Turoniano-Coniaciano) (Figuras 1, 3 y 4). *Unenlagia* es uno de los descubrimientos más importantes de la paleontología sudamericana. Por un lado, porque sentó las bases para escribir un nuevo capítulo sobre la historia de los paravianos sudamericanos y gondwánicos que fue creciendo año a año hasta la actualidad. Por otra parte, el descubrimiento de *Unenlagia* demostró que los dinosaurios paravianos se encontraban ampliamente dispersos en los continentes australes. Por último, la anatomía de *Unenlagia* mostraba fuertes similitudes con las aves indicando que las relaciones entre estos paravianos y aves eran más complejas de lo que se había postulado sobre la base de los taxones norteamericanos y asiáticos (Novas y Puerta, 1997).

Al descubrimiento de *Unenlagia* le siguió el hallazgo en rocas del Cretácico Superior de Madagascar (Fm Maevarano, Maastrichtiano) de un pequeño dinosaurio denominado *Rahonavis ostromi* (Forster et al., 1998), el cual presentaba numerosos caracteres similares a las de las aves y a *Unenlagia*, por lo que los autores que lo describieron ubicarían a *Rahonavis* como un ave basal. Las similitudes entre *Rahonavis* y *Unenlagia* llevaron a Bonaparte (1999) a erigir la familia Unenlagiidae para agrupar a ambas especies. A principios del siglo XXI se sumaron, en 2004 y 2005, dos nuevas especies de unenlágidos denominados *Unenlagia paynemili* y *Neuquenraptor argentinus* (Calvo et al., 2004b; Novas y Pol, 2005) hallados en rocas de la Formación Portezuelo (Figuras 3 y 4). Posteriormente, nuevas especies de unenlágidos mostraron una mayor disparidad morfológica de este grupo del hemisferio sur. En 2005, Makovicky y colaboradores presentaron la especie *Buitreraptor gonzalezorum*, un pequeño unenlágido de la Formación Candeleros (Cenomaniano) de Río

Negro (Figuras 3 y 4), representado por el esqueleto casi completo y por materiales muy bien preservados que brindaron valiosa información anatómica sobre el grupo. Años más tarde Novas y colaboradores (2009) descubrieron un enorme paraviano de 5 metros de longitud al cual denominaron *Austroraptor cabazai*, de la Formación Allen (Maastrichtiano) (Figuras 3 y 4), al cual se le suman posteriormente nuevos materiales referidos (Currie y Paulina Carabajal 2012). En contraste con el tamaño de *Austroraptor*, Porfiri et al. (2011) presentaron un unenlágido de no más de un metro de longitud, al que denominaron *Pamparaptor micros*, proveniente de la Formación Portezuelo (Figuras 3 y 4). Más recientemente, otro pequeño paraviano fue descripto por Motta y colaboradores (2020), *Overoraptor chimentoi,* de la Formación Huincul (Cenomaniano-Turoniano) (Figuras 3 y 4) de Río Negro, que muestra interesantes semejanzas con *Rahonavis*. Finalmente, fueron descriptas recientemente algunas falanges pedales aisladas en rocas del Cretácico Superior de Santa Cruz (Fm. Chorrillo, Maastrichtiano; Novas et al., 2019) (Figuras 3 y 4).

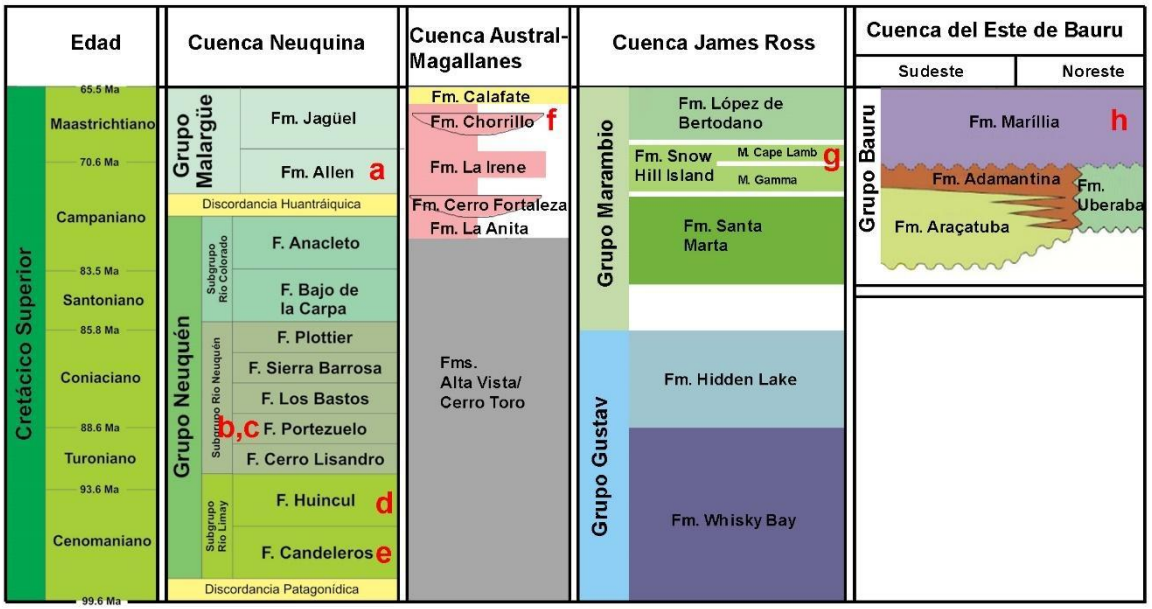

Figura 4. Columna estratigráfica de las diferentes cuencas con registro de paravianos tratados en la tesis. Abreviaturas: **a**, *Austroraptor cabazai* (Fm. Allen); **b**, *Unenlagia comahuensis* y *Neuquenraptor argentinus* (Fm. Portezuelo); **c**, *Pamparaptor micros* y *Unenlagia paynemili* (Fm. Portezuelo); **d**, *Overoraptor chimentoi* (Fm. Huincul); **e**, *Buitreraptor gonzalezorum* (Fm. Candeleros); **f**, Paraves indet. (Fm. Chorrillo); **g**, *Imperobator antarcticus* (Fm. Snow Hill Island); **h**, *Ypupiara lopai* (Fm. Marillia). Modificado de Garrido (2010), Pereira et al. (2015), Lamanna et al. (2019), Brum et al. (2021) y Moyano-Paz et al. (2021).

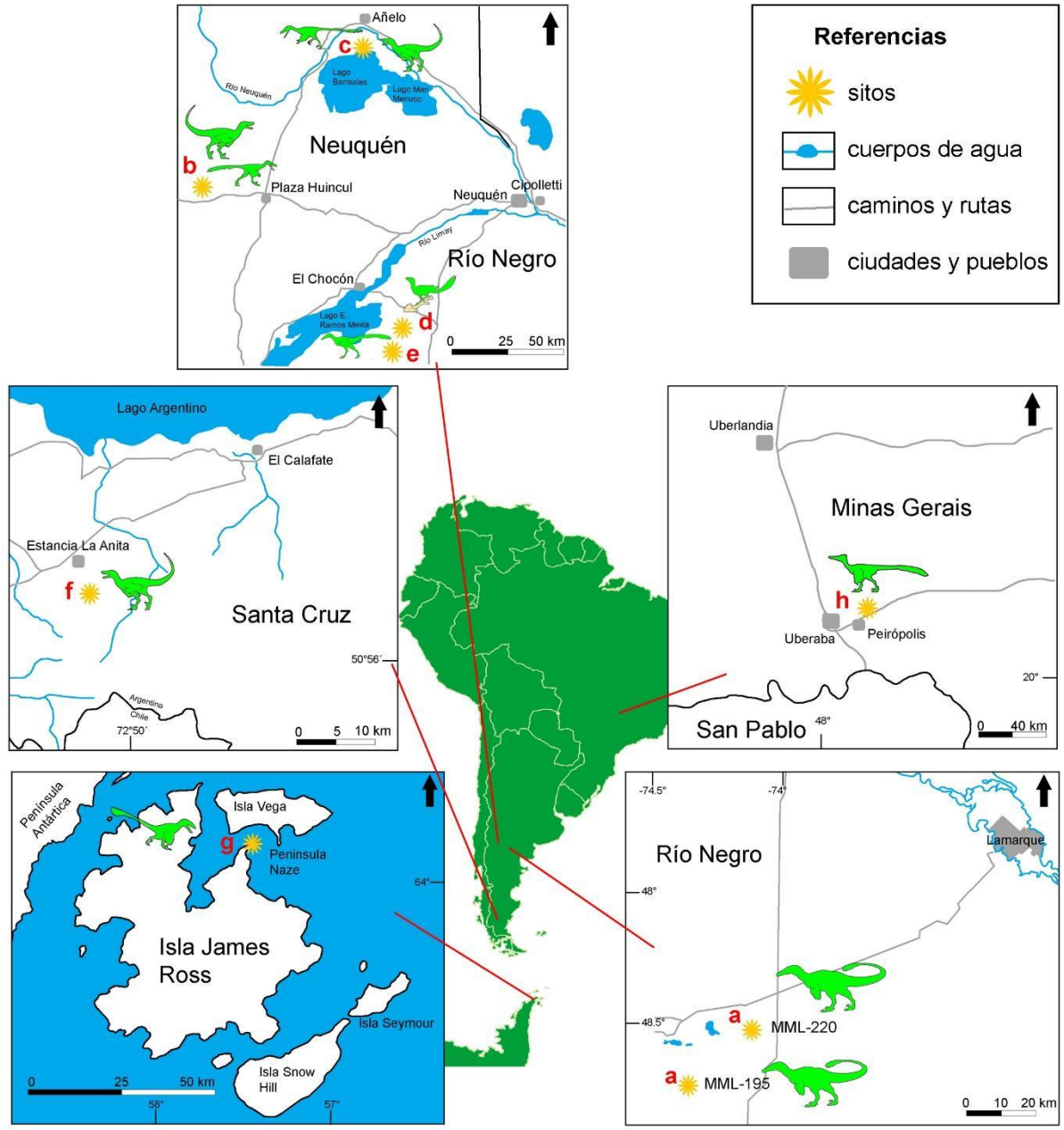

Figura 3. Mapa de Sudamérica y la Península Antártica (en verde) con los sitios fosilíferos con registros de paravianos tratados en la tesis. Abreviaturas: **a**, *Austroraptor cabazai* (Fm. Allen); **b**, *Unenlagia comahuensis* y *Neuquenraptor argentinus* (Fm. Portezuelo); **c**, *Pamparaptor micros* y *Unenlagia paynemili* (Fm. Portezuelo); **d**, *Overoraptor chimentoi* (Fm. Huincul); **e**, *Buitreraptor gonzalezorum* (Fm. Candeleros); **f**, Parave indet. (Fm. Chorrillo); **g**, *Imperobator antarcticus* (Fm. Snow Hill Island); **h**, *Ypupiara lopai* (Fm. Marillia). Mapas modificados de Gianechini y Apesteguía (2011), Lamanna et al. (2019), Brum et al. (2021) y Novas et al. (2020).

Respecto a otras regiones del hemisferio sur, recientemente fue publicada una nueva especie de paraviano de la Formación Snow Hill Island (Maastrichtiano), denominada *Imperobator*

antarcticus (Case et al., 2007; Ely y Case, 2019). Por último, Brum et al. (2021) dieron a conocer los restos de una nueva especie de unenlágido proveniente de la Formación Marilia (Maastrichtiano), Peirópolis, Mina Gerais, Brasil (Figuras 3 y 4).

En los últimos años se realizaron diversos estudios acerca de la anatomía y filogenia de unenlágidos que incrementaron considerablemente el volumen de información del grupo. En particular, se describieron en detalle los materiales disponibles de *Neuquenraptor, Buitreraptor, Unenlagia* y *Rahonavis* (Novas, 2004; Agnolín y Novas 2011; 2013; Gianechini et al., 2011; 2017; 2018; Gianechini, 2014; Gianechini y Apesteguía 2011; Brissón Egli et al., 2017; Novas et al., 2018; 2021; Forster et al., 2020). Algunos trabajos estudiaron elementos particulares del esqueleto de estos animales como por ejemplo la dentición, la cadera, los miembros posteriores y las vértebras caudales, dando valiosa información acerca de aspectos morfológicos y funcionales de los unenlágidos (Novas, 2004; Gianechini et al., 2011a,b; 2020; Motta et al., 2018). Recientemente se realizaron análisis morfofuncionales que permitieron postular el alto grado de cursorialidad alcanzado por algunos unenlágidos, como por ejemplo *Buitreraptor* (Gianechini et al., 2020). Por último, se describió recientemente las estructuras internas de las vértebras dorsales de *Unenlagia* gracias al uso de tomografías computadas, y que demostró la condición camelada presente en las vértebras de dicho taxón y en otros unenlágidos (Gianechini y Zurriaguz, 2021).

Cabe mencionar y destacar la tesis doctoral de F. Gianechini, defendida en 2014, la cual fue un importante avance al entendimiento del grupo, ya que realizó estudios de los unenlágidos conocidos hasta la fecha (*Austroraptor, Buitreraptor, Neuquenraptor, Pamparaptor, U. comahuensis,* y *U. paynemili*).

Si bien la comprensión de la anatomía de los paravianos unenlágidos ha aumentado notablemente en los últimos años, los nuevos descubrimientos realizados a nivel mundial (e.g. *Halszkaraptor*, *Tianyuraptor*) permiten revisar y comparar a los unenlágidos con un panorama mucho más amplio de taxones lo que ayuda a la asimilación del grupo sudamericano dentro del contexto general de la evolución de Paraves. A su vez, si bien algunos unenlágidos como *Austroraptor* y *Pamparaptor* fueron descriptos por F. Gianechini en su tesis doctoral, aún carecen de una publicación que expanda esta información y brinde imágenes e interpretaciones de todos sus elementos. Más aún, recientes descubrimientos realizados en rocas cretácicas de Patagonia y continentes del sur (e.g. *Overoraptor*, *Imperobator*, restos aislados de paravianos en la Fm. Chorrillo) precisan ser expandidos en

cuanto a su descripción y a ser revisados bajo el nuevo y complejo contexto filogenético del grupo.

Las relaciones de parentesco de los paravianos sudamericanos en el contexto evolutivo de los terópodos aún se encuentran en discusión. Se realizaron análisis filogenéticos con especial énfasis a los paravianos patagónicos que arrojaron hipótesis diversas. Algunas de estas hipótesis ubican a los unenlágidos como una subfamilia (Unenlagiinae) miembro del clado Dromaeosauridae (Makovicky et al., 2005; Novas et al., 2009; Gianechini y Apesteguía, 2011; Gianechini et al., 2017; 2018). Esta hipótesis encuentra fuerte sustento en los análisis que utilizaron como base la matriz de datos elaborada por el TWiG ("Theropod Working Group" por sus siglas en inglés) las cuales incluyen una variedad de autores (e.g. Norell et al., 2001; Turner et al., 2007a,b; 2012; Brusatte et al., 2014; Gianechini et al., 2017; 2018; Pei et al., 2020). A su vez, revisiones de esta matriz (Hartmann et al., 2019), como así también matrices de otros autores (Foth y Rauhut, 2017; Cau et al., 2017; Cau, 2018) arrojaron resultados similares que muestran la inclusión de Unenlagiinae dentro de Dromaeosauridae. Contrariamente, algunos autores consideran a los unenlágidos como una familia monofilética (Unenlagiidae), muy cercanamente emparentada al clado Avialae (Agnolín y Novas, 2011, 2013; Motta et al., 2020) y/o por fuera del clado Dromaeosauridae (Agnolín et al., 2019).

Como se mencionó anteriormente, la ubicación filogenética dentro del clado Paraves de los unenlágidos es aún discutida a pesar de que existen revisiones y trabajos integradores sobre los paravianos gondwánicos (Agnolín y Novas, 2011; 2013: Gianechini y Apesteguía 2011; Gianechini 2014; Agnolín et al., 2019). Más aún, la reciente publicación de numerosas especies nuevas de paravianos de China, las cuales cambiaron el esquema típico del clado Paraves como así también novedosos análisis filogenéticos invitan a realizar una revisión de los unenlágidos a la luz de estos nuevos descubrimientos.

El objetivo de la presente tesis es, en primer lugar, ofrecer una descripción detallada de *Austroraptor cabazai, Pamparaptor micros* y *Overoraptor chimentoi*, únicos paravianos sudamericanos cuyas respectivas osteologías aún restan por ser publicadas. En segundo lugar, se presenta una revisión de la especie antártica *Imperobator* a fin de discutir su relación con los unenlágidos y restantes paravianos. En tercer lugar, se expande la descripción de los restos aislados provenientes de la Fm. Chorrillo, recientemente descriptos por Novas et al. (2019) así como nuevos restos, aún no publicados, hallados en campañas realizadas por el equipo del Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados del MACN.

En cuarto lugar, se brindarán comentarios anatómicos acerca de *Ypupiara* analizando las semejanzas y diferencias con unenlágidos a fin de esclarecer asignación como miembro del clado Unenlagiidae.

Para la osteología de *Austroraptor* se realizaron las primeras tomografías computadas de los elementos craneanos y de las vértebras (MML-195) de este unenlágido gigante. En este sentido, se busca realizar la primera descripción de estructuras internas craneales y de las vértebras cervicales de un unenlágido, en este caso *Austroraptor*. A su vez, se planea sumar información a la anatomía interna de las vértebras dorsales de unenlágidos publicado por Gianechini y Zurriaguz (2021).

La presente tesis también expone una revisión de la matriz de datos más reciente del TWiG (Pei et al., 2020), la cual es una de las más actualizadas y utilizada por la mayoría de los autores. En este sentido y gracias a las observaciones, comparaciones y discusiones que se realizan a lo largo de esta tesis, se buscará incrementar esta base de datos codificando detalladamente a los miembros de Unenlagiidae y buscando posibles cambios en la codificación de diversos paravianos. A su vez, se sumarán caracteres nuevos que se desprenden de las comparaciones realizadas entre los distintos paravianos. Esto permitirá generar una nueva hipótesis acerca de las relaciones filogenéticas de Paraves, con énfasis en la importancia del entendimiento de los Unenlagiidae como representantes de la historia austral del linaje.

Como cierre de la presente tesis, se realizan nuevas interpretaciones acerca de la morfología del esqueleto de *Austroraptor* lo cual aporta implicancias en el estudio de la paleobiología de los unenlágidos. Gracias a estimaciones de la masa corporal de *Austroraptor* y otros paravianos y sumando las comparaciones anatómicas de los huesos del esqueleto, se proponen al menos 4 eventos de gigantismo en los subclados de Paraves no-Avialae. A su vez, se presentan evidencias en el cráneo y dentición de *Austroraptor* acerca del hábito piscívoro de este taxón patagónico y que concuerda con lo propuesto por autores previos.

CAPITULO 2. Hipótesis

-Austroraptor *y* Unenlagia *están más cercanamente emparentados entre sí que con* Buitreraptor. Esta hipótesis fue originalmente propuesta por Novas et al., (2009) y más recientemente corroborada por Turner et al., (2012). Esta hipótesis será verificada a la luz de los nuevos materiales disponibles de *Austroraptor* (Currie y Carabajal, 2012) y de *Buitreraptor* (Gianechini et al., 2017; 2018; Novas et al., 2018).

-Los Unenlagiidae son el grupo hermano de Avialae. Esta hipótesis fue originalmente propuesta por Novas y Puerta (1997) y reiterada más recientemente por Agnolín y Novas (2011; 2013) y por Motta et al. (2020). Sin embargo, la mayoría de los autores no coinciden con esta interpretación (por ejemplo, Norell et al., 2007; Turner et al., 2012; Gianechini et al., 2017; 2018; Cau et al., 2017; Foth y Rauhut, 2017; Hartmann et al., 2019; Pei et al., 2020), por lo que estas diferentes hipótesis deben ser contrastadas con nuevas observaciones y comparaciones basadas en mayor cantidad de taxones.

-Los brazos de los unenlágidos de mayor tamaño manifestaron un acortamiento respecto al resto del cuerpo en comparación con unenlágidos más pequeños. Esta hipótesis será puesta a prueba mediante el análisis de las relaciones filogenéticas de terópodos paravianos, analizando la distribución de las proporciones de los brazos respecto a las patas traseras.

-El gran tamaño corporal alcanzado por Austroraptor *generó cambios estructurales en el esqueleto como el alto grado de neumaticidad en huesos del cráneo y de las vértebras, como así también en proporciones de vértebras y miembros que son cortos y robustos tal como se verifica independientemente en otros terópodos de gran tamaño, no emparentados filogenéticamente.* Los casi 5 metros de largo y la masa estimada en 469 kilogramos de *Austroraptor* eventualmente generaron cambios estructurales y funcionales en estructuras de las vértebras y los miembros anterior posterior, como por ejemplo la presencia de fuertes marcas para ligamentos interespinales, acortamiento en el centro vertebral, y la robustez del dígito III respecto a los dígitos II y IV. A su vez, y como ocurre con algunos grupos de terópodos (e.g. Megaraptoridae), se observa una correlación entre el mayor volumen/masa corporal y la expansión y diversificación en distintos elementos de divertículos aéreos en *Austroraptor* debido a su gran tamaño.

-Imperobator antarcticus *es un miembro del clado Unenlagiidae*. Ely y Case (2019) anidan a *Imperobator* como un paraviano con relaciones filogenéticas no resueltas. Aquí se postula que *Imperobator* podría ser un miembro del clado Unenlagiidae tal como fue propuesto por Agnolín et al. (2010).

-Rahonavis *y* Overoraptor *conforman un clado monofilético más cercanamente emparentado con las aves que con el clado Unenlagiidae.* Esta hipótesis fue propuesta por Motta et al., 2020 debido a las semejanzas observadas en la anatomía de ambos paravianos gondwánicos.

CAPITULO 3. Materiales y Métodos

Nomenclatura osteológica

Todas las vistas son referidas al plano parasagital del esqueleto usando la orientación tradicional empleada por Romer (1956), en lugar de la utilizada por Baumel y Witmer (1993). Por tanto, se utilizan los términos "anterior" y "posterior" en lugar de "craneal" y "caudal", respectivamente. Para la terminología de las láminas vertebrales se sigue la nomenclatura propuesta por Wilson (1999) y para las fosas de las vértebras se sigue a la propuesta de Wilson et al. (2011). Para la terminología dentaria se sigue a Hendrickx et al. (2015).

Nomenclatura utilizada en la descripción de la neumaticidad

La nomenclatura utilizada en la descripción de la neumaticidad craneana se basa en la propuesta de Witmer (1997). La nomenclatura postcraneana sigue las definiciones propuestas por O'Connor (2006). Por otro lado, en cuanto al tipo de arreglo interno de la neumaticidad se tomó la clasificación de Britt (1994).

Nomenclatura muscular

Para el caso de la terminología de musculatura se sigue a Baumel et al. (1993) y a Jasinoski et al (2006). La abreviación "*m.*" indica un músculo singular (ej. *m. bíceps brachii*) mientras que "*mm.*" indica músculos en plural (ej. *mm. bíceps brachii* y *scapulocoracoides*). La abreviación "*p.*" significa *pars* (ej. *m. p. caudalis*)

Materiales consultados

Los materiales consultados para el desarrollo de la presente tesis incluyen observación directa de ejemplares de paravianos en colecciones de la Argentina. Además, se consultó el archivo fotográfico del tesista y de su director (Dr. Fernando Novas) correspondiente a ejemplares de China, Estados Unidos y Madagascar, como así también numerosos calcos de restos de paravianos de la colección del LACEV-MACN.

Los ejemplares estudiados de primera mano se listan en la Tabla 1.

Taxones	**Referencia**	**Material de colección, fotográfico y bibliográfico**
Sinornithosaurus	Xu et al., 1999	fotografías de IVPP V 12811; Xu, 2002
Microraptor	Xu et al., 2000; 2003; Hwang et al., 2002; Pei et al., 2014	fotografías de IVPP V13352; IVPP V 13350
Linehraptor	Xu et al., 2010; 2015a	fotografías de IVPP V 16923
Deinonychus	Ostrom, 1969	Fotografías de AMNH 3015, MCZ 4371, YPM 5205, 5206, 5236; Réplica de YPM 5206
Bambiraptor	Burnham et al., 2000; Burnham, 2004	Calcos de parte del esqueleto pertenecientes al LACEV; fotografías de AMNH 001;
Austroraptor	Novas et al., 2009; Currie y Paulina Carabajal, 2012; Gianechini, 2014; Gianechini et al., 2011a; Gianechini y Zurriaguz, 2021	MML-195; MML-220
Buitreraptor	Makovicky et al., 2005; Novas et al., 2018; Gianechini, 2014; Gianechini et al., 2011a,b; 2017; 2018	MPCA 245; MPCA 238; MPCA 478; MPCA 471; MPCN-PV-598;
Unenlagia	Novas y Puerta, 1997; Calvo et al., 2004b; Novas et al., 2021; Gianechini y Zurriaguz, 2021	MCF PVPH 78; MUCPv-349; MUCPv-416; MUCPv-409; MUCPv-415; MUCPv-343;
Neuquenraptor	Novas y Pol, 2005; Brissón Egli et al., 2017	MCF PVPH 77; réplica de MCF PVPH 77;
Pamparaptor	Porfiri et al., 2012; Gianechini et al., 2014	MUCPv-1163; fotografías 2011 de MUCPv-1163
Overoraptor	Motta et al., 2020	MPCA-Pv 805; MPCA-Pv 818
Unquillosaurus	Powell, 1979; Novas y Agnolín, 2004	fotografías de PVL 3670-11
Restos aislados Fm. Chorrillo	Novas et al., 2019	MPM-PV-21548; MPM-PV-21549; MPM-PV-21546; MPM-PV-23106
Imperobator	Case et al., 2007; Ely y Case, 2019; Lamanna et al., 2019	fotografías de UCMP 276000 (cortesía de Ricardo Ely)
Rahonavis	Forster et al., 1998; 2020	fotografías de UA 8656; tomografías disponibles en Forster et al., 2020
Sinornithoides	Russell y Dong, 1993	fotografías de IVPP V9612
Latenivenatrix	Gilmore, 1924; Sternberg, 1932; Brown et al., 2013; Evans et al., 2017; van der Reest y Currie, 2017	fotografías de TMP 1992.036.0575; UALVP 55804; TMP 1982.019.0023
Anchiornis	Xu et al., 2009; Hu et al., 2009; Pei et al., 2017a	fotografías de IVPP 16055; IVPP 16050; Ph000828
Xiaotingia	Xu et al., 2011	fotografía de STM 27-2

Archaeopteryx Londres	Owen, 1963	fotografías de BMNH 37001
Archaeopteryx Berlin	Dames, 1884	fotografías de MB.Av.101; réplica de MB.Av.101
Archaeopteryx Eichstatt	Mayr, 1973	réplica de JM 2257
Archaeopteryx Thermopolis	Mayr et al. 2005	fotografías de WDC CSG 100
Confuciusornis	Hou et al., 1995; Chiappe et al., 1999; Chiappe y Qingjin, 2016	fotografías de IVPP V 11374-5;
Jeholornis	Zhou y Zhang, 2002b; Ji et al., 2002; O'Connor et al., 2012	fotografías de IVPP V 13350; 13353
Sapeornis	Zhou y Zhang, 2002a	fotografías de IVPP V 13275; IVPP V 12698
Ypupiara	Brum et al., 2021	fotografías de DGM 921-R disponibles en Brum et al., 2021

Tabla 1. Material de colección, fotográfico y bibliográfico consultado para la realización de la tesis.

Abreviaturas institucionales

AMNH, Museo Americano de Historia Natural, Nueva York; **BMNH**; Museo de Historia Natural de Londres, Inglaterra; **IVPP**, Instituto de Paleontología de Vertebrados y Paleoantropología, Beijing, China; **DGM**, Museo de Ciencias, CPRM, Rio de Janeiro, Brasil; **MB**, Museo de Historia Natural de Berlín, Alemania; **MCZ**, Museo de Comparativa Zoológica, Cambridge, Inglaterra; **MCF-PV**, Museo Carmen Funes, Plaza Huincul, Neuquén, Argentina; **MML**, Museo Municipal Paleontológico Municipal "Héctor Cabaza", Lamarque, Río Negro, Argentina; **MPCA**, Museo Provincial Carlos Ameghino, Cipolletti, Río Negro, Argentina; **MPCN**, Museo Provincial de Ciencias Naturales, General Roca, Río Negro, Argentina; **MPM**, Museo Padre Molina, Río Gallegos, Santa Cruz, Argentina; **MUC**, Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Comahue, Neuquén, Argentina; **PVL**, Paleontología de Vertebrados, Fundación "Miguel Lillo," San Miguel de Tucuman, Argentina; **STM**, Museo de Naturaleza de Tianyu, Shandong, China; **TMP**, Museo de Paleontología de Royal Tyrrell, Drumheller, Alberta, Canadá; **UA**, Universidad de Antananarivo, Madagascar; **UALVP**, Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Universidad de Alberta, Edmonton, Alberta, Canadá; **UCMP**, Museo de Paleontología de la Universidad de California, Estados Unidos; **WDC**, Centro de Dinosaurios de Wyoming, Thermopolis, Estados Unidos; **YPM**, Museo Peabody de Yale, New Haven, Estados Unidos.

Tomografías computadas

La implementación de técnicas por Tomografía Computada (TC) incrementó notablemente el conocimiento sobre las estructuras internas de los distintos elementos que componen el esqueleto de dinosaurios (Witmer, 1990; 1995; 1997; Witmer y Ridgely, 2008). En particular, se lograron avances en los conocimientos sobre la neumaticidad y sistemas vasculares y nerviosos del cráneo y vértebras de grupos de terópodos como tiranosaurios (Brochu, 2003; Witmer y Ridgely 2010; Gold et al., 2013), abelisaurios (Sampson y Witmer, 2007; Paulina Carabajal y Filippi, 2018; Cerroni et al., 2020; Aranciaga Rolando et al., 2021), celurosaurios basales (Aranciaga Rolando et al., 2020a), megaraptóridos (Aranciaga Rolando et al., 2020b), oviraptorosaurios (Kundrát y Janáček, 2007), y ornitomímidos (Dufeau, 2011; Tahara y Larsson, 2011), entre otros.

A su vez, el estudio de la neumatización relacionada con la expansión de divertículos de los distintos sacos aéreos que componen el sistema respiratorio incrementó notablemente los conocimientos sobre la condición neumática del esqueleto que, tal como ocurre en aves vivientes, se encuentra representado ampliamente en pterosaurios y saurisquios ya desde el Triásico (Britt, 1997; O'Connor, 2006; Wedel, 2009; Benson et al., 2012).

Para el caso de los miembros no-avianos del clado Paraves, es notable la escasez de trabajos relacionados con la identificación y comprensión de las estructuras internas de los huesos. Se destacan los conocimientos de los troodóntidos *Sinovenator, Byronosaurus, Sinornithosaurus,* y *Zanabazar* (Makovicky et al., 2005; Norell et al., 2009; Yin et al., 2018), *Halszkaraptor* (Cau et al., 2017), *Rahonavis* (Forster et al., 2020) y *Archaeopteryx* (Witmer, 1997; Britt et al., 1998; Kundrát et al., 2019). Para el caso de los unenlágidos son pocos los estudios con la técnica de Tomografía Computada o trabajos que analicen la neumatización del esqueleto de estos paravianos del sur. Recientemente, Gianechini y Zurriaguz (2020) publicaron nueva información acerca de las vértebras de *Unenlagia comahuensis* mediante el uso de TC donde demuestran que la condición camelada se encuentra distribuida en los miembros del clado Unenlagiinae. Sin embargo, no existen otros trabajos especializados en unenlágidos que reúnan información sobre las estructuras internas.

Con el propósito de ampliar la base de datos sobre estructuras internas del esqueleto de los unenlágidos, se realizaron tomografías computadas de algunos elementos de ambos especímenes conocidos de *Austroraptor cabazai* (MML-195; MML-220). Los elementos tomografiados incluyen materiales del ejemplar holotipo MML-195 (maxilar izquierdo,

lacrimal izquierdo, frontal derecho, postorbital izquierdo, dentario izquierdo y derecho, surangular izquierdo, vértebras cervicales, vértebras dorsales) y materiales del ejemplar referido MML-220 (posible esplenial). Respecto al posible esplenial, lamentablemente no es posible observar estructuras internas debido a que la tomografía no muestra el material fósil de manera óptima.

Las tomografías de los elementos fueron realizadas en un tomógrafo médico en el Sanatorio Juan XXIII, ciudad de General Roca, Río Negro. Los parámetros de la tomografía fueron de entre 140 y 110 kv y entre 39 y 46 mA, resultando en un número variable de 437 a 763 cortes o "slices" de entre 1.0 y 0.6 mm de espesor cada uno. La segmentación de los tomogramas y la posterior obtención de modelos tridimensionales fue realizada mediante el software libre 3DSlicer v.4.10.2 (Fedorov et al., 2012).

Análisis filogenéticos

Se utilizó la matriz de datos de celurosaurios elaborada por Pei et al. (2020) la cual es una de las más actualizadas y con mayor cantidad de taxones (166) y caracteres (853). Esta matriz corresponde a una actualización de la matriz de datos del grupo de trabajo TWiG ("The Theropod Working Group" por sus siglas en inglés), la cual lleva largos años en proceso de construcción siendo una de las matrices de datos más utilizadas para el estudio de la filogenia de paravianos (Norell et al., 2001; Turner et al., 2007a,b; 2012; Brusatte et al., 2014).

En base a esta matriz, se realizaron cambios en algunos caracteres respecto al tratamiento de los estados (ordenados o no ordenados), y en algunos casos se agregaron nuevos estados de un carácter. Para cada caso se sustenta la modificación pertinente en el Apéndice 1.

Por otra parte, se realizaron cambios significativos en la codificación de estados en los taxones sudamericanos estudiados de primera mano (lista completa en Apéndice 1). A su vez se realizaron cambios en diferentes taxones, tomando como base fotografías de especímenes y trabajos osteológicos exhaustivos (e.g. *Rahonavis*, *Anchiornis, Saurornitholestes, Sinovenator*; Pei et al., 2017a; Yin et al., 2018; Forster et al., 2020; Currie y Evans, 2020) (lista completa en Materiales Consultados).

A su vez, se sumaron 11 taxones a la matriz de datos de Pei et al. (2020):

-Se agregaron los taxones gondwánicos *Pamparaptor*, *Overoraptor* e *Imperobator* en base a observaciones de primera mano y de fotografías de los materiales holotipo (lista completa en Apéndice 1).

-Se sumó al paraviano mongol *Halszkaraptor escuilliei* siguiendo la codificación de la matriz del TWIG (Brusatte et al., 2014) provista por Cau et al. (2017).

-Se sumaron los troodóntidos asiáticos *Jianianhualong tengi*, *Almas ukhaa*, *Papiliovenator neimengguensis, Gobivenator mongoliensis* y *Linhevenator tani* siguiendo las codificaciones en la matriz del TWIG (Pei et al., 2020) provistas por Pei et al. (2022).

-Por último, se sumaron dos nuevos eudromaeosáuridos asiáticos descritos recientemente, *Kuru kulla* y *Shri devi*, cuyas codificaciones provistas por Turner et al. (2021) y Napoli et al. (2021) se suman a la matriz de datos.

En total, la matriz de datos modificada del TWiG y que es empleada en la presente tesis, se compone de 175 taxones para los cuales se verifican los estados de 853 caracteres.

Por otra parte y, gracias a las observaciones y comparaciones llevadas a cabo a lo largo del proceso de esta tesis, se logró consolidar 23 nuevos caracteres que fueron sumados a la matriz de datos revisada del TWiG. La matriz expandida incluye caracteres que se desprenden principalmente de la comparación entre los unenlágidos y otros paravianos por lo que amplían el muestro de rasgos de importancia filogenética para la construcción del árbol evolutivo de los paravianos. La matriz expandida del TWiG presentada en el Capítulo 10 de esta tesis cuenta en total con 175 taxones y 873 caracteres y corresponde a constituye una de las versiones más actualizadas de la matriz de datos del TWiG, en especial por los datos vertidos de las formas patagónicas.

En resumen, se analizaron dos matrices de datos (TWIG modificada y TWIG expandida con nuevos caracteres) con las cuales se realizaron paralelamente análisis filogenéticos siguiendo la metodología propuesta por Pei et al. (2020), denominada STAR 1 (ver explicación, más abajo).

A continuación, se explica brevemente el procedimiento del análisis STAR 1, aunque la versión extendida de la explicación del procedimiento se encuentra en Pei et al. (2020). En el Apéndice 2 se incluyen los scripts correspondientes, como así también los comandos modificados para que funcione con la nueva matriz presentada en la presente tesis. A su vez, y tal como lo hicieron Pei y colaboradores (2020), se incluye en el Apéndice 1 los árboles obtenidos, como así también información resultante del Master Script (e.g. taxones podados).

El Master Script desarrollado por Pei et al. (2020) realiza en paralelo dos análisis: el primero utiliza caracteres con igual peso (“EW”, por sus siglas en inglés de Equal Weight) y otro utilizando caracteres de peso ponderado o de pesos implicados (“XIW”, por sus siglas en inglés de Extended Implied Weighting). La primera búsqueda de árboles utiliza los algoritmos de búsqueda extendida de TNT (inicialmente usando 5 árboles de Wagner de

secuencia de adición aleatoria seguidos de TBR, búsquedas sectoriales [CSS, RSS y XSS] y 5 ciclos de deriva de árboles, seguidos de fusión de árboles; ver Goloboff, 1999 y Pei et al., 2020 para más detalles). El script a su vez buscó el consenso estricto a medida que se encuentran repetidamente árboles con una puntuación óptima (eliminando las ramas de longitud mínima cero), deteniendo la búsqueda sólo cuando el consenso se vuelve estable con los nuevos resultados, validando así la precisión del consenso para el conjunto de datos correspondiente y el criterio de optimización. Este procedimiento de validación fue realizado tres veces para una mayor confiabilidad.

Los árboles encontrados por los análisis son una muestra representativa de todos los árboles más parsimoniosos posibles (en lugar de todos los árboles), y se espera que su consenso sea idéntico al consenso de todos los árboles más parsimoniosos posibles para el conjunto de datos. Para todos los análisis realizados aquí, los árboles se enraizaron en *Allosaurus.*

En una segunda instancia, el Master Script obtuvo árboles "podados" siguiendo la metodología propuesta por Pol y Goloboff (2020) por la cual los taxones "desestabilizadores" son quitados temporalmente para la conformación y generación de un árbol mejor soportado, para luego ser reintroducidos en la posición que menos "ruido" generan en la matriz (Pol y Goloboff, 2020; Pei et al., 2020). Por lo tanto, se obtuvieron por un lado árboles con taxones "podados" (EW y XIW podados) y árboles con el soporte de grupo con taxones podados (EW y XIW podados con soporte). El "Soporte de Grupo" ("group support", así llamado por Pei et al., 2020) mide el soporte del árbol en una escala entre 0 y 100% En virtud del uso de este método, los grupos que se contradicen con casi tantos caracteres como los que admiten, recibirán valores cercanos a 0 (Pei et al., 2020). Estos valores se desprenden luego de realizar 100 pseudoréplicas mediante las diferencias de frecuencia ("GC"; Goloboff et al., 2003), para los grupos en el consenso estricto (podado) (Pei et al., 2020). Las diferencias de frecuencia evitan los problemas asociados con el uso de frecuencias sin procesar para evaluar grupos con poco apoyo, a diferencia de los soportes bootstrap y jackknife.

Por último, el script construye un árbol combinado basado en los consensos estrictos EW y XIW al cual se analiza las posibles ubicaciones de los taxones podados y se indican en el árbol. A su vez, se muestran los valores de soporte de grupo EW y XIW con y sin los taxones podados.

Todos los árboles obtenidos se presentan en el Apéndice 1. A su vez, en el Apéndice 2 se presentan los script y comandos modificados, basados en Pei et al. (2020). Es importante leer el archivo "README" (se tradujo al español en el archivo "LEAME") para hacer correr el master script correctamente.

Para la codificación y modificación de las matrices de datos se utilizó el programa Winclada-ASADO ver. 1.61 (Nixon, 2004). Para realizar los análisis filogenéticos se utilizó el programa TNT ver. 1.6 Oct. 2022 (Goloboff et al. 2008; Goloboff y Catalano, 2016; Goloboff y Morales, 2020).

Confección de mapas, imágenes, gráficos y medidas

Las fotografías de los materiales fueron tomadas con una cámara Reflex Nikon D5200. Las imágenes han sido digitalmente modificadas con Photoshop CC 2018. Los árboles filogenéticos fueron confeccionados con Mesquite v.370 (Maddison y Maddison 2008) y Adobe Illustrator CC 2018. También se realizaron reconstrucciones del cráneo en base a las tomografías computadas con el programa Blender 3.3.0. Las medidas han sido tomadas con calibre metálico Litz 150mm con error de ± 0,05 milímetros y se incluyen en las Tablas S1, S2 y S3 (Apéndice 1).

Estimación de masa corporal

Para la estimación de masa corporal de los paravianos presentada en la Tabla S6, se siguió el método de estimación propuesto por Christiansen y Fariña (2004) la cual se basa en la longitud del fémur bajo la fórmula: =10^(3,222*LOG(longitud del fémur)-6,288). Este método de estimación fue seguido por diversos trabajos relacionados al tamaño relativo de paravianos (Turner et al., 2007a; Pei et al., 2020).

CAPITULO 4. Taxones estudiados en la presente tesis y taxonomía empleada

Se realizan menciones de taxones discutidos o con poco consenso entre los especialistas. Por este motivo se menciona la nomenclatura taxonómica seguida en esta tesis.

Nomenclatura sistemática

Paraves, clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Gallus* que a *Oviraptor philoceratops*) (modificado de Holtz y Osmolska, 2004; Sereno, 1999)

Eumaniraptora, clado que incluye todos los taxones más cercanos a *Gallus* que a *Troodon* (modificado de Padian et al., 1999)

Deinonychosauria, clado que incluye todos los taxones más cercanos a *Deinonychus antirrhopus* y *Troodon formosus* que a *Gallus* (modificado de Colbert y Colbert y Colbert y Russell, 1969**;** Holtz y Osmolska, 2004; Currie y Padian, 1997)

Troodontidae, clado que incluye a todos los taxones más cercanos a *Troodon formosus* que a *Archaeopteryx, Unenlagia comahuensis, Halszkaraptor, Microraptor, Dromaeosaurus* y *Gallus* (modificado de Gilmore, 1924)

Dromaeosauridae, clado que incluye a todos los taxones más cercanos a *Dromaeosaurus albertensis* y *Microraptor* que a *Unenlagia comahuensis, Troodon formosus*, *Archaeopteryx lithographica*, y *Gallus* (modificado de Matthew y Brown, 1922)

Microraptoria (Senter et al., 2004), clado que reúne todos los taxones más cercanos a *Microraptor zhaoianus* (Xu et al., 2000) que a *Dromaeosaurus albertensis* Matthew y Brown, 1922, *Unenlagia comahuensis* Novas y Puerta, 1997 y *Halszkaraptor escuilliei* Cau et al., 2017. Se concuerda con Senter et al. (2004) en la no utilización del sufijo "-idae" ni "-inae" tal como utilizan algunos autores (Agnolín y Novas, 2011; 2013; Senter et al., 2012; Agnolín et al., 2019; Hartmann et al., 2019), y en contra de otros autores ("Microraptorinae" según Cau et al., 2017; Pei et al., 2020).

Eudromaeosauria, clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Dromaeosaurus albertensis* que a *Microraptor*, *Troodon*, *Unenlagia*, *Halszkaraptor*, y *Archaeopteryx* (modificado de Longrich y Currie, 2009)

Velociraptorinae, clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Velociraptor mongoliensis* que a *Dromaeosaurus albertensis* (modificado de Sereno, 1999)

Dromaeosaurinae, clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Dromaeosaurus albertensis* que a *Velociraptor mongoliensis* (modificado de Sereno, 1999)

Unenlagiinia, clado que reúne todos los taxones más cercanos a *Unenlagia comahuensis* y *Halszkaraptor escuilliei* que a *Troodon*, *Microraptor zhaoianus, Dromaeosaurus albertensis* y *Archaeopteryx* (modificado de Brum et al., 2021).

Halszkaraptorinae (Cau et al., 2017), clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Halszkaraptor escuilliei* que a *Unenlagia comahuensis, Dromaeosaurus albertensis, Troodon,* y *Gallus* (modificado de Cau et al., 2017)

Unenlagiidae (Bonaparte, 1998), clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Unenlagia comahuensis* que a *Halszkaraptor*, *Mahakala, Microraptor, Dromaeosaurus, Troodon, Anchiornis, Archaeopteryx* y/o *Gallus*. Esto es similar al término "Unenlagiinae" propuesto por Makovicky et al. (2005) con la diferencia de que en la presente tesis se asigna estatus de familia tal como fue utilizado por otros autores (Agnolín y Novas, 2011; 2013; Agnolín et al., 2019; Motta et al., 2020), ya que en el presente análisis Unenlagiidae se ubica por fuera de la familia Dromaeosauridae.

Anchiornithinae (Xu, 2016), clado que reúne todos los taxones más cercanos a *Anchiornis huxleyi* pero no a *Archaeopteryx, Gallus, Troodon, Dromaeosaurus, Unenlagia* o *Epidexipteryx*. Otros autores utilizan "Anchiornithidae" o "Anchiorninae" para referirse a este clado (Foth y Rauhut, 2017; Hu et al., 2018) aunque como proponen Agnolín et al. (2019) se da prioridad a Anchiornithinae tal como, a su vez, utiliza Pei et al., 2020.

Archaoepterygidae (Xu et al., 2011), clado que reúne todos los taxones más cercanos a *Archaeopteryx* que a *Gallus y Dromaeosaurus*.

Avialae, clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Gallus* que a *Troodon*, *Dromaeosaurus, Microraptor, Unenlagia, Halszkaraptor*, *Anchiornis* y *Jinfengopteryx* (Modificado de Gauthier, 1986)

Pygostylia, clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Confuciusornis sanctus* y *Gallus* que a *Sapeornis* y *Jeholornis* (Modificado de Chiappe, 2001)

Avebrevicauda, clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Sapeornis, Confuciusornis sanctus* y *Gallus* que a *Jeholornis* y *Jixiangornis* (Modificado de Paul, 2002)

Enantiornithes, clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Enantiornis leali* que a *Gallus* y *Confuciusornis* (modificado de Longrich, 2009)

Euornithes, clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Patagopteryx* y *Gallus* que a *Confuciusornis* y *Enantiornis leali* (modificado de O Connor et al., 2013)

Ornithurae, clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Herperornis* y *Gallus* que a *Patagopteryx deferrariisi* y *Apsaravis* (modificado de Clarke et al., 2006)

Aves, clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Cryptorellus* y *Gallus* que a *Ichthyornis, Iaceornis* y *Hesperornis* (modificado de Gauthier y de Queiroz, 2001 y Gauthier, 1986)

Palaeognathae, clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Cryptorellus* que a *Gallus, Ichthyornis* y *Hesperornis* (modificado de Gauthier y de Queiroz, 2001)

Neognathae, clado que reúne a todos los taxones más cercanos a *Gallus* que a *Cryptorellus, Ichthyornis* y *Hesperornis* (modificado de Gauthier y de Queiroz, 2001)

-van der Reest y Currie (2017) realizaron una reinterpretación nomenclatural de los especímenes referidos a ***Troodon*** provenientes de la Formación Dinosaur Park y asignan algunos de esos materiales a una nueva especie a la que denominan ***Latenivenatrix mcmasterae***. Entre los materiales incluidos se encuentran los especímenes TMP 1992.036.0575; UALVP 55804; TMP 1982.019.0023 que son aquí considerados como *Latenivenatrix*.

Por otra parte, Evans et al. (2017) y van der Reest y Currie (2017) sinonimizaron numerosos restos asignados a *Troodon* como ***Stenonychosaurus*** dejando únicamente cómo válido el holotipo (diente) de *Troodon* de la Fm. Judith River. Sin embargo, en esta tesis se sigue a Varricchio et al. (2018) y Selles et al. (2021) no siguen la propuesta realizada por van der Reest y Currie (2017) debido a que pasaron 30 años sin utilizarse el nombre *Stenonychosaurus* y utilizan el nombre *Troodon* pasa asignar aquellos restos de troodóntidos no-*Latenivenatrix* presentados por van der Reest y Currie (2017).

-Se considera a "***Aurornis xui***", "***Eosinopteryx brevipenna***" y "***Serikornis sungei***" (Godefroit et al., 2013a,b; Lefèvre et al. 2017) como sinónimos junior de ***Anchiornis huxleyi*** siguiendo a Agnolín et al. (2019).

-Se considera a ***Ostromia crassipes*** Foth y Rauhut, 2017 como un paraviano indeterminado en vez de un miembro de Anchiornithinae debido a la falta de similitudes con otros anchiornitínos (ver discusión ampliada en Agnolín et al., 2019).

Taxones no considerados en el análisis filogenético

-El taxón malgache ***Rahonavis ostromi*** fue propuesto como cercanamente emparentado a las aves por varios autores (Forster et al., 1998; 2020; Agnolín y Novas, 2011; 2013; Motta et al., 2020). Sin embargo, los análisis filogenéticos realizados en la presente tesis se incluye a *Rahonavis* como miembro de Unenlagiidae (como en Makovicky et., 2005; Turner et al., 2007a;b; 2012; Brusatte et al., 2014; Pei et al., 2020)

-Autores previos (Coria, 2007; Gianechini y Apesteguía, 2011; Gianechini, 2014; Novas et al., 2021) indicaron que la asignación de los materiales referidos a ***Unenlagia paynemili*** como nueva especie del género *Unenlagia* debe ser tomada con cautela y lo consideran a estos materiales como ***Unenlagia* sp**.

Durante inspección personal de los materiales de *Unenlagia paynemili* Calvo et al., 2004b (MUCPv-349) se observó que las sinapomorfías listadas por Calvo y colaboradores (2004) son escasas para separar este ejemplar como una nueva especie del género *Unenlagia* y son discutidas brevemente a continuación.

El húmero de *U. paynemili* está pobremente preservado, con fracturas y posibles deformaciones. Por lo tanto, el ángulo entre la cresta deltopectoral y el eje del húmero debe ser tomado con cautela como autapomorfía. Por otra parte, el pubis se encuentra fracturado en su porción distal. Justo a la base del "proceso anterior" del pie púbico mencionado por Calvo et al. (2004) se presenta una rotura que no permite observar claramente si se trata de una extensión del pie púbico. Por último, la porción anterior preservada del ejemplar MUCPv-349 muestra similitudes en la morfología observada en el holotipo de *U. comahuensis* incluyendo una cresta oblicua en la porción posterior en la cara posteromedial limitando ventralmente una suave concavidad ("fosa brevis" según Calvo et al., 2004b), la concavidad del margen

dorsal en vista lateral, y una cresta oblicua en la cara lateral de la hoja postacetabular que llega hasta el proceso supratrocantérico.

Por lo dicho anteriormente y concordante a observaciones de autores previos, se considera a los materiales referidos a *Unenlagia paynemili* (Calvo et al., 2004b) como materiales de *Unenlagia* sp.

-El status taxonómico de ***Neuquenraptor argentinus*** Novas y Pol, 2005 es discutido exhaustivamente por Brissón Egli et al. (2017). Aquí se considera como un taxón diferente a *Unenlagia comahuensis* (*sensu* Novas, 2009; Gianechini y Apesteguía. 2011; *contra* Porfiri et al. 2011). Sin embargo, siguiendo a la matriz de datos utilizada por Pei et al. (2020) y otros autores (e.g. Brusatte et al., 2014), se unificaron la codificación de *Unenlagia* y *Neuquenraptor* para realizar los análisis filogenéticos.

-Se considera a ***Unquillosaurus ceibalii*** Powell 1979 como un Maniraptora basal como fue propuesto por Novas y Agnolín (2004) y Agnolín y Novas (2013) debido a la presencia de sínfisis púbica reducida y pie púbico anteroposteriormente corto. Si bien se realizan algunos comentarios acerca de este maniraptor en la presente tesis, se considera a *Unquillosaurus* como un Maniraptora de afinidades inciertas (Novas y Agnolín, 2004).

<u>CAPÍTULO 5</u>: Osteología de *Austroraptor cabazai* Novas, Pol, Canale, Porfiri y Calvo, 2009

Austroraptor cabazai es uno de los unenlágidos más completos conocido hasta la fecha. Se hallaron dos ejemplares de esta especie que fueron estudiados de manera preliminar por Novas et al., (2009) y Currie y Paulina Carabajal (2012). A su vez, ha sido incluido en diversos estudios anatómicos y filogenéticos de unenlágidos y otros trabajos especializados como la anatomía de dientes y discusiones sobre los recesos maxilares en terópodos en general (Agnolín y Novas, 2011; 2013; Gianechini y Apesteguía, 2011; Gianechini et al., 2011a; Gianechini, 2014; Gold et al., 2013; Hendrickx et al., 2020). A continuación, se presenta una descripción osteológica detallada con imágenes en todas las vistas de los elementos hallados de *Austroraptor*. Se describen algunos elementos no descritos por autores previos (e.g. cuadrado, surangular, falanges pedales, isquion, gastralias, costilla cervical) y también se re-ordenan algunas de las falanges pedales del ejemplar holotipo y del referido. Gracias a las tomografías computadas realizadas (ver sección Materiales y Métodos), se complementa la descripción de los elementos del cráneo y de las vértebras con información acerca de la anatomía de estructuras internas de los huesos no observadas a simple vista. Por último, se proponen nuevas autapomorfías para *Austroraptor cabazai*.

Sistemática Paleontológica

DINOSAURIA Owen, 1842

SAURISCHIA Seeley, 1888

THEROPODA Marsh, 1882

MANIRAPTORA Gauthier, 1986

PARAVES Sereno, 1997

***Austroraptor cabazai* Novas, Pol, Canale, Porfiri y Calvo, 2009**

Holotipo: MML-195: Maxilares derecho e izquierdo con dientes preservados; lacrimales derecho e izquierdo; postorbital derecho; frontal derecho; dentarios derecho e izquierdo con dientes preservados; surangular derecho; prearticular derecho; vértebras cervicales 3, 5, 6, 7 y

8, vértebras dorsales 2 y 4; costillas y elementos gastrales aislados; húmero derecho, falange ungueal del dígito III de la mano; pubis izquierdo; fémur izquierdo; tibia derecha; astrágalo y calcáneo derechos; metatarsiano III derecho; falanges del pie derecho I-2, II-2, III-4 y IV-1.

Material referido: MML220, Currie y Paulina Carabajal 2012. Espécimen que consiste en: dos fragmentos de maxilar y dos dientes aislados; vértebra dorsal incompleta; 12 vértebras caudales; húmero izquierdo; radios izquierdo y derecho; ulnas izquierda y derecha; metacapianos I izquierdo y derecho; falange manual I-1; falanges ungueales de la mano I-2, II-3, y III-4, tibia izquierda; posible distal de fíbula; metatarsiano II fragmentario; metatarsiano III fragmentario; falanges del pie I-1 (izquierda), II-1 (izquierda), III-1 (izquierdas y derechas), III-2 (izquierda y derecha), III-3 (izquierda y derecha), IV-1 (izquierda y derecha), IV-2 (izquierda) y IV-5 (izquierda).

Localidad tipo: Bajo de Santa Rosa (40°03′28″ S 66°48′03″ W), aproximadamente 100 kilómetros al suroeste de la ciudad de Lamarque, Provincia de Río Negro – Argentina (Figura 5).

Horizonte tipo: La Formación Allen, de edad Camapaniano-Mastrichtiano (Martinelli y Forasiepi, 2004), corresponde a la primera unidad litoestratigráfica del Grupo Malargüe, representando la primer Transgresión Atlántica del ciclo Malalhueyano formando el denominado Mar de Kawas (Casamiquela, 1978).

Estudios paleoambientales indican que la sección basal de la Fm. Allen representa ambientes fluviales continentales, pasando a ambientes submareales con aportes continentales en su sección media, finalizando en su sección superior con una regresión representada por evaporitas de lagunas poco profundas cercanas al mar (ver Martinelli y Forasiepi, 2004).

La Formación Allen se divide en dos miembros: el inferior se compone por areniscas y lutitas con pequeños lentes de conglomerados, mientras que el miembro superior se compone en su mayoría de pelitas grises cubiertas por caliza y yeso (Hugo y Leanza, 2001).

Numerosos restos de vertebrados terrestres han sido colectados de la Formación Allen. Martinelli y Forasiepi (2004) indican la presencia de diversos grupos de vertebrados incluyendo restos indeterminados de: Osteoichthyes (Ej. restos indeterminados de Siluriformes, Lepisosteidae, Ceratodontiformes); Chondrichthyes; Pipidae; Leptodactylidae; Chelidae; Madtsoiinae (*Patagoniophis*, *Alamitophis*). También ha sido nominado un pterosaurio para esta formación, *Aerotitan sudamericanus* (Novas et al., 2012)

Los dinosaurios descriptos para la Formación Allen incluyen a los saurópodos Saltasaurinae *Bonatitan reigi* (Martinelli y Foriasepi, 2004), *Aolosaurus* y *Rocasaurus* (García y Salgado, 2013; Aranciaga Rolando, 2022c), el saurópodo titanosaurio *Menucocelsior arriagadai* (Aranciaga Rolando, 2022c) y a los hadrosaurios *Willinakaqe salitralensis, Kelumapusaura machi, Bonapartesaurus rionegrensis,* y *Lapampasaurus cholinoi* (Juárez Valieri et al., 2010; Coria et al., 2012; Cruzado-Caballero y Powell, 2017; Rozadilla et al., 2022). Respecto a los dinosaurios terópodos, en la Formación Allen se hallaron a los abelisaurios *Quilmesaurus curriei* (Juárez Valieri et al., 2007) y *Niebla antiqua* (Aranciaga Rolando et al., 2020), al alvarezsaurio *Bonapartenychus ultimus* (Agnolín et al., 2012) y restos de tetanuros indeterminados (Coria y Salgado, 2005).

Localidad del espécimen referido. Bajo de Santa Rosa (39°54.657′S–66°34.890′W), aproximadamente 80 kilómetros al suroeste de la ciudad de Lamarque, Provincia de Río Negro – Argentina.

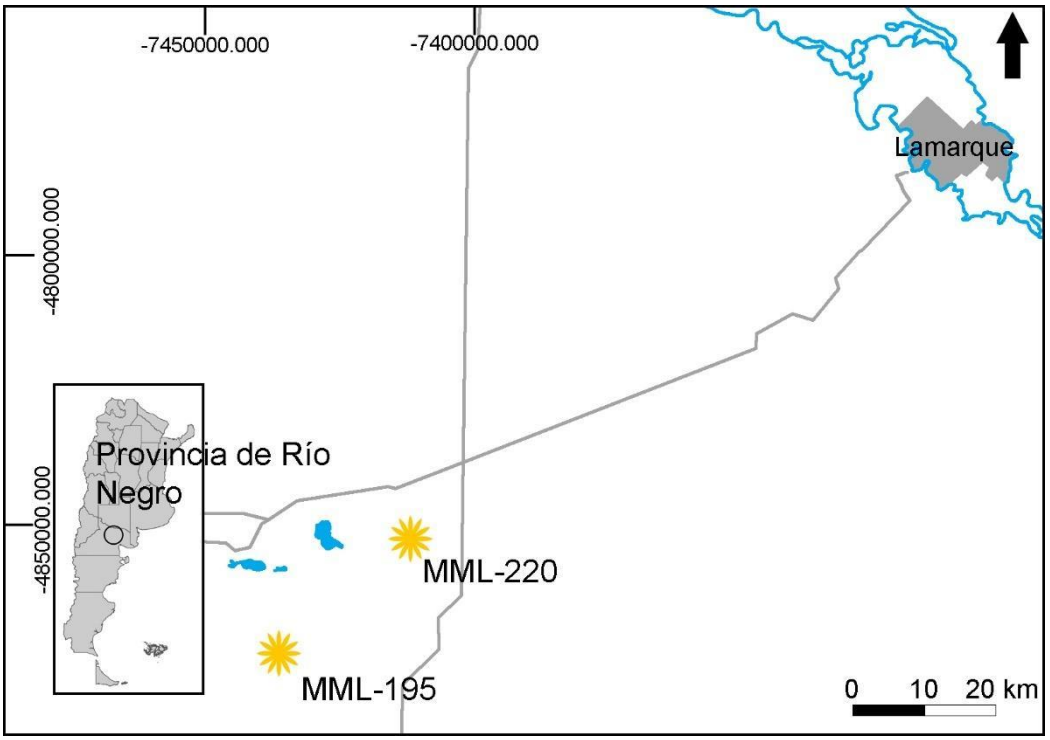

Figura 5. Ubicación de los sitios donde fueron hallados el holotipo (MML-195) y el material referido (MML-220) de *Austroraptor cabazai* en la Provincia de Rio Negro, Argentina. Referencias: en gris se marcan los caminos rurales, en azul los cuerpos de agua, las estrellas muestran el sitio donde fueron hallados ambos especímenes de *Austroraptor*.

Diagnosis original (Novas et al. 2009). Paraviano de gran tamaño distinguido por la siguiente combinación de caracteres (autapomorfías marcadas con un asterisco): Lacrimal altamente pneumatizado, con el proceso descendente curvado anteriormente* y proceso posterolateral irradiando horizontalmente por encima de la órbita* (reescrito de Novas et al., 2009); postorbital sin proceso dorsomedial para la articulación con el frontal* y con el proceso escamosal extremadamente reducido; maxilar y dentario con dientes pequeños, con forma de cono, sin serraciones pero estriado; húmero corto, representando menos del 50% del largo del fémur (porcentaje menor que en otros unenlágidos); falange pedal II-2 transversalmente estrecha, contrastando con la robusta falange IV-2.

Diagnosis enmendada. 1) Proceso anteromedial del frontal representando más del 40% de la longitud anteroposterior total de la superficie dorsal del frontal (similar a *Saurornitholestes*); 2) Parapófisis de la cervical 8 extremadamente robustas, siendo de tamaño similar al centro vertebral; 3) dientes maxilares con un giro o torsión marcada del ápice respecto a la raíz.

Preservación y asociación de los elementos. Se hallaron hasta la fecha dos especímenes de *Austroraptor cabazai*. Los elementos del espécimen holotipo (MML-195) se recuperaron de un área de aproximadamente 3 x 6 metros en un nivel de roca de aproximadamente 1 metro de espesor. Los huesos estaban desarticulados y dispersos. No se descubrieron otros fósiles en esta cantera, salvo los del espécimen holotipo de *A. cabazai*. En general, la preservación de la superficie externa del espécimen holotipo está craquelada, con una apariencia escamosa. Algunos huesos están bien conservados (e.g., maxilar, postorbital, lacrimal, dentario, húmero, vértebras cervicales y dorsales y elementos de las extremidades anteriores y posteriores), mientras que otros están meteorizados e invadidos por raíces de plantas (e.g. dentario derecho, lacrimal derecho). Algunos elementos están deformados (e.g. dentario derecho, vértebra cervical 6?, vértebra dorsal 2?).

Respecto al espécimen referido (MML-220) se encuentra bien conservado con elementos en buenas condiciones y sin deformación. Los restos han sido hallados asociados y corresponden a un mismo individuo (Currie y Paulina Carabajal, 2012).

Turner et al. (2012) en su trabajo de revisión de los paravianos, indican que los restos hallados del holotipo de *Austroraptor* poseen diferencias de tamaño significativas (por ejemplo, el corto y robusto húmero respecto al tamaño corporal total y a la longitud del fémur, y la ancha y robusta falange pedal 1 del dígito IV la cual es del doble de tamaño que la

falange pedal 2 del dígito II) por lo que sugieren que el ejemplar podría tratarse de una quimera. Sin embargo, los restos han sido hallados en la misma cantera y poseen el mismo estado de preservación (Novas e Isasi pers. com.). A su vez, las diferencias de longitud entre el húmero y el tamaño corporal o el fémur ha sido observado en otros dinosaurios paravianos (e.g. *Tianyuraptor*, *Halszkaraptor*) por lo que el acortamiento de elementos del miembro anterior está presente en otros clados de paravianos. Por último, los nuevos materiales del ejemplar referido (MML 220) muestran falanges pedales en buen estado de preservación que son similares a las falanges preservadas en el ejemplar holotipo (MML-195) y asignadas por Novas et al. (2009). Por todo esto, en la siguiente tesis se considera a los ejemplares de *Austroraptor* como individuos simples y no como quimeras (*contra* Turner et al., 2012).

Descripción y comparación

Cráneo

Maxilar

Se conservaron los maxilares izquierdo y derecho del espécimen holotipo de *Austroraptor,* siendo el maxilar izquierdo el más completo y mejor preservado (Novas et al., 2009). El maxilar izquierdo solo se encuentra erodado en la porción anterior. La porción posterior de la rama posterior está rota y ventralmente curvada debido a la deformación (Figura 6). Por otro lado, el maxilar derecho del espécimen holotipo MML-195 está representado por tres fragmentos, que incluyen la pared medial de la fenestra maxilar, la porción media y anterior del maxilar y la punta posterior de la rama ventral del maxilar (Figura 7).

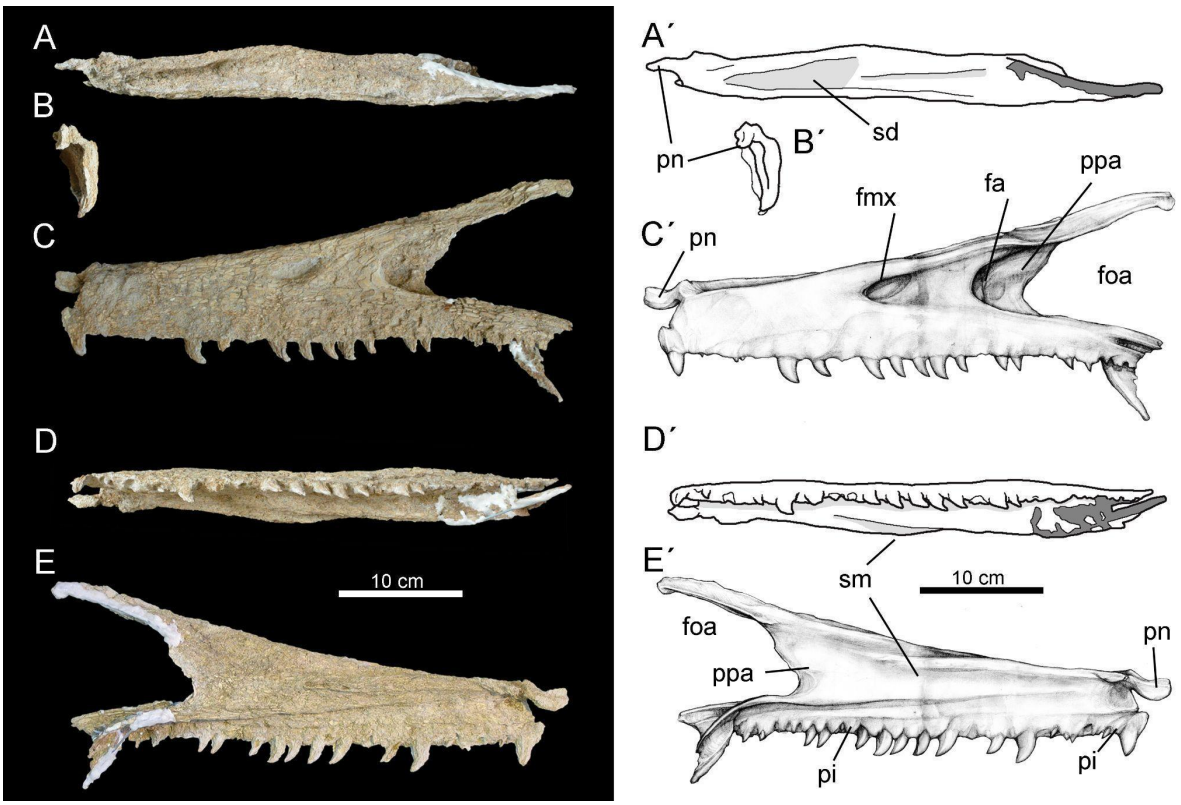

Figura 6. Maxilar izquierdo de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas dorsal (**A**), anterior (**B**), lateral (**C**), ventral (**D**) y medial (**E**). Abreviaturas: **fa**, fenestra antorbital; **foa**, fosa antorbital; **fmx**, fenestra maxilar; **pi**, placa interdental; **pn**, proceso nasal; **ppa**, pared post-antral; **sd**, surco dorsal; **sm**, surco medial.

El espécimen MML-220 de *Austroraptor cabazai* conserva un elemento que fue originalmente asignado por Currie y Paulina Carabajal (2012) como una porción del maxilar derecho/izquierdo. Sin embargo, no se observan rasgos diagnósticos que apoyen que se trata de un maxilar. Las superficies "dorsal" y "ventral" están erosionadas y no se distingue la presencia de alvéolos o dientes. Además, las superficies lateral y medial carecen de estructuras como forámenes que podrían ayudar con la determinación. Solo se puede observar un surco dorsal, pero sin mayores rasgos. Este elemento es considerado aquí como un hueso indeterminado, tal como lo propusieron autores anteriores (Gianechini, 2014).

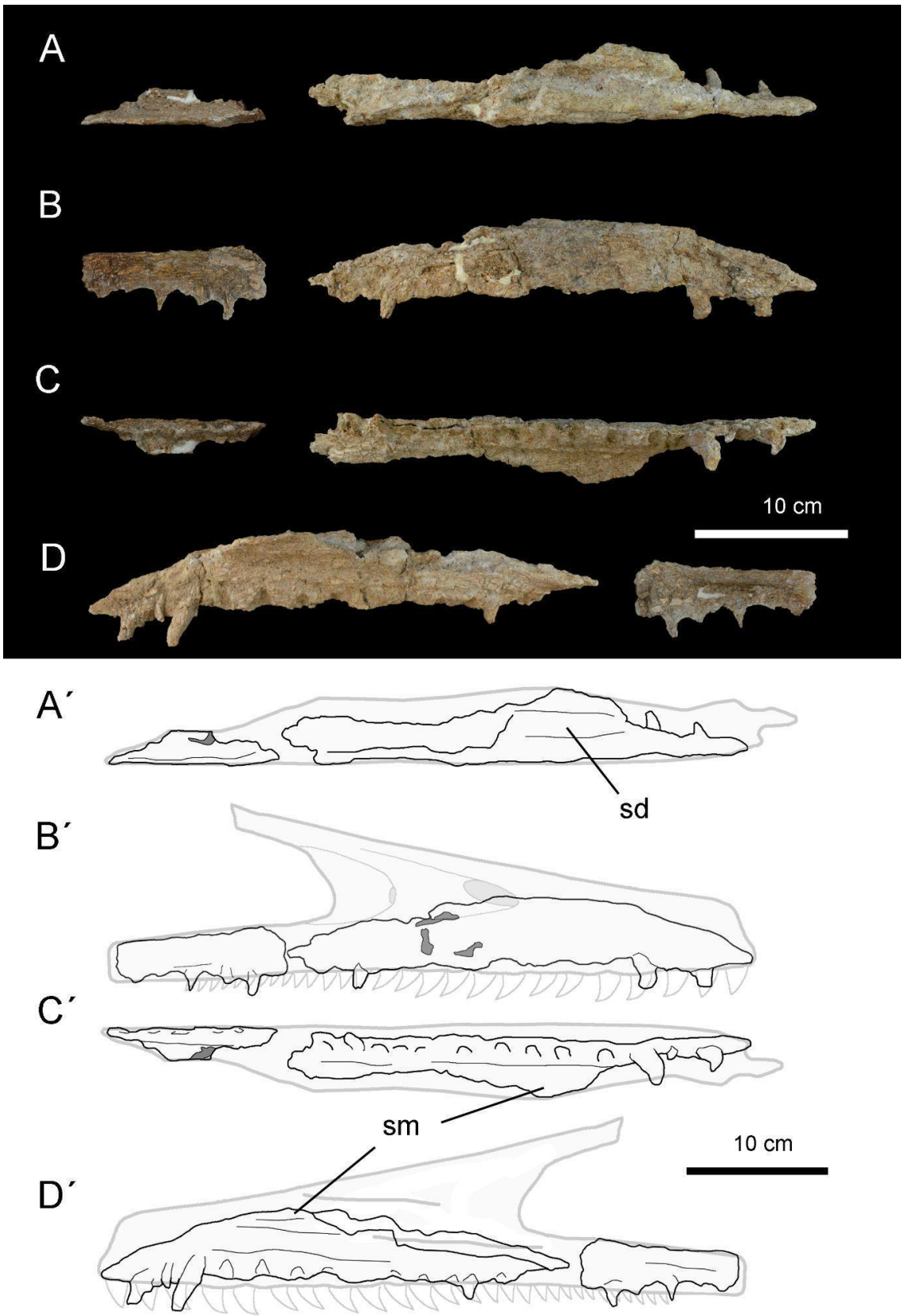

Figura 7. Maxilar derecho de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas dorsal (**A**), lateral (**B**), ventral (**C**) y medial (**D**). Abreviaturas: **sd**, surco dorsal; **sm,** surco medial.

Las descripciones siguientes fueron basadas en el maxilar izquierdo del espécimen holotipo.

El maxilar de *Austroraptor* es extremadamente bajo dorsoventralmente y anteroposteriormente largo en vista lateral (Figura 6). El margen dorsal es ligeramente cóncavo y la rama ascendente dorsal forma un ángulo bajo (aproximadamente 25 grados) con respecto a la rama posterior (yugal). La rama ventral es recta, con los márgenes dorsal y ventral subparalelos y extendidos posteriormente más allá del extremo posterior de la rama ascendente. Esta última es más delgada que la rama ventral. La porción anterior del maxilar tiene un contorno subcuadrangular, con el margen rostral recto.

El maxilar tiene una porción rostral extendida que representa ~ 40% de la longitud total. Esta porción lleva los dientes más grandes de la serie. A ojo desnudo, no se logran observar forámenes vasculares en la cara externa del maxilar de *Austroraptor* (Figura 6) como ocurre en la mayoría de los paravianos (e.g., *Deinonychus*). Esto es debido a la preservación erosionada del material. Sin embargo, las imágenes por tomografía muestran la presencia de forámenes o aperturas externas. Estos forámenes son pequeños y se ubican aproximadamente en la porción media de la pared externa del maxilar aunque varían en la posición, siento los más anteriores y posteriores localizados más ventralmente respecto a los mediales. Estos forámenes contactan internamente con pequeños canales que no pueden reconstruirse más allá de la apertura del foramen debido a la condición de preservación del fósil. Externamente, se observa que la apertura de los forámenes se ubica en posición intermedia entre los dientes con excepción de los forámenes más posteriores los cuales se ubican en la cara lateral de la pared ósea del maxilar que recubre la raíz de los dientes.

Posteriormente a la porción rostral del maxilar se encuentra bien delimitada una fosa anteorbitaria de forma subtriangular. La longitud anteroposterior de la fosa equivale a la mitad de la longitud total del maxilar. La fosa anteorbitaria presenta la fenestra maxilar y la fenestra anteorbital (Novas et al., 2009). La fenestra maxilar está ubicada rostralmente y en contacto con el margen anterior de la fosa anteorbitaria. Tiene un contorno elipsoidal, siendo apenas más alta que larga (Figura 6). La fenestra anteorbital está separada de la fenestra maxilar por una pared medial que se continúa con la superficie lateral del maxilar. Posteriormente, la fenestra anteorbitaria está delimitada por una pared postantral anteroposteriormente extensa.

Las imágenes tomográficas muestran información valiosa acerca de las estructuras internas del maxilar. Se observa un gran receso interno de aspecto subtriangular en vista lateral. Este receso conecta a la fenestra antorbital (posteriormente) con la fenestra maxilar (anteriormente) (Figura 8). A su vez, en su porción posterior el receso se ve limitado medialmente por la pared postantral maxilar posteromedialmente extensa que posee el maxilar. El receso maxilar es más alto que ancho, y se observa que durante su extensión no invade la cresta o repisa medial de la maxila. Anteriormente, el receso se angosta hasta conectarse con la apertura de la fenestra maxilar. La fenestra maxilar genera un receso que invade de manera suave la porción interna del maxilar a la altura de la fenestra. Es importante remarcar la existencia de tres cámaras globosas pequeñas de similar tamaño por delante de la fenestra maxilar (Figura 8). Si bien podrían considerarse de origen neumático, la ubicación de las mismas inmediatamente por encima de la raíz de los dientes lleva a pensar que, al contrario, tendría relación con el origen de los dientes. Esto descarta la presencia de un receso promaxilar en *Austroraptor* que está en concordancia con la ausencia de una fenestra promaxilar.

El maxilar posee una proyección anteromedial para la articulación con el premaxilar. Esta estructura es proporcionalmente alargada y extendida anteriormente, pero algo deformada, por lo que su orientación es dudosa. Posteriormente, este proceso se continúa con una plataforma horizontal marcada que recorre la mitad anterior de la superficie medial del maxilar. Esta repisa ósea se expande en dirección medial al nivel de la fenestra maxilar. Es importante notar que dicha plataforma medial probablemente formaba parte del techo palatino.

Las superficies dorsales tanto de la porción rostral del maxilar como de la rama ascendente presentan surcos longitudinales. El surco de la porción rostral es más ancho que el de la rama ascendente y probablemente representa la superficie para la articulación con el nasal. Cabe destacar que sólo la base de la rama ascendente se continúa con la cara lateral del maxilar, mientras que la porción media y el ápice del proceso es interna por lo que no encierra a la fosa antorbital dorsalmente.

Se observan 24 alvéolos en vista ventral, aunque sólo preserva 14 dientes in situ. Los alvéolos tienen forma circular y sus paredes laterales son más altas que las mediales, las cuales forman una fila de placas dentales continuas. Las placas dentales cubren medialmente la mitad de la porción proximal de los dientes.

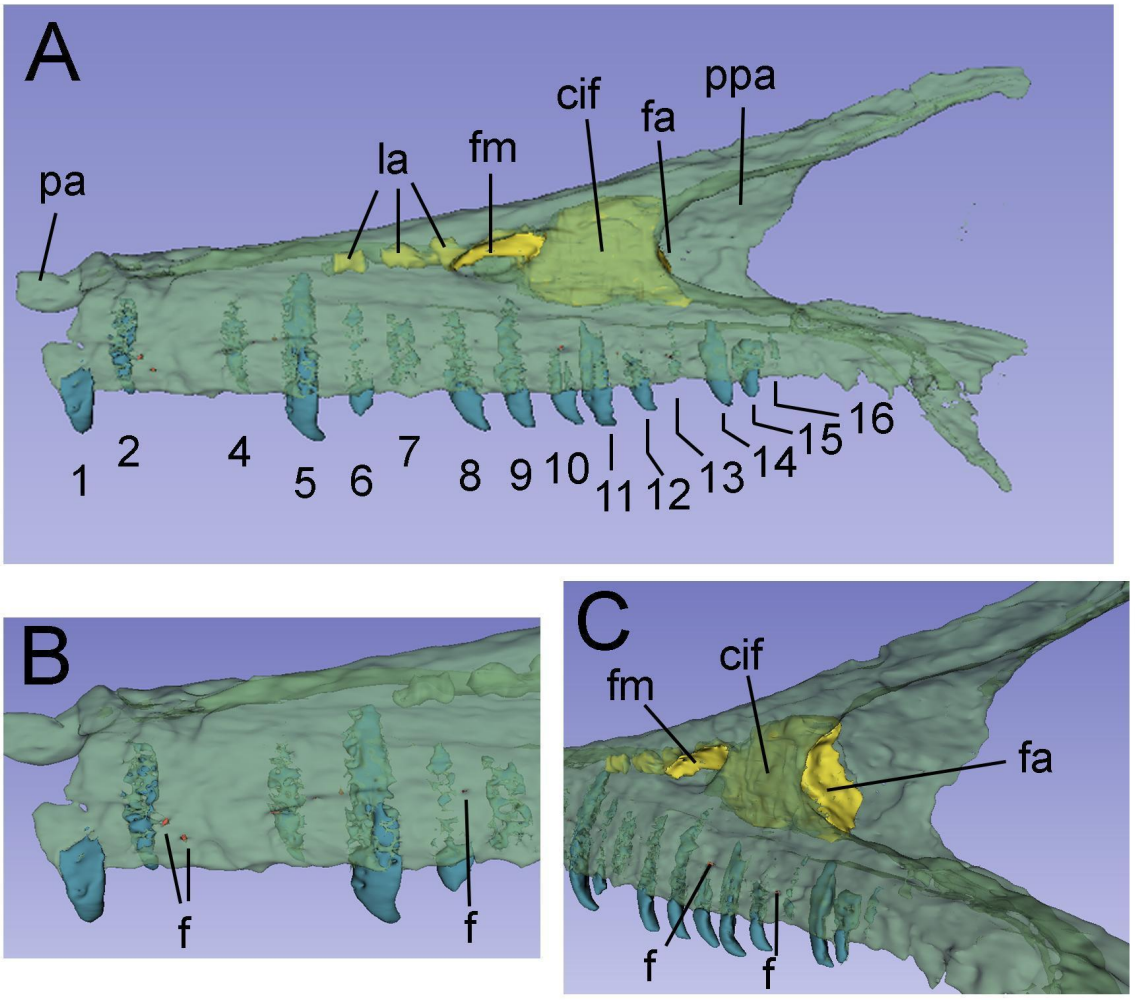

Figura 8. Reconstrucción en tres dimensiones del maxilar izquierdo de *Austroraptor* en vista lateral (**A, B**) y posterolateral (**C**). Abreviaturas: **cif**, cavidad interfenestral; **f**, forámen; **fa**, fenestra antorbital; **fm**, fenestra maxilar; **la**, lóbulos anteriores; **pa**, proceso anterior. Referencias: en amarillo se indican las cavidades internas incluyendo el canal interfenestral y los lóbulos o cámaras anteriores, en azul se indican los dientes y en rojo los forámenes laterales. Imagen no escalada.

En cuanto al maxilar derecho del ejemplar holotipo de *Austroraptor cabazai*, se preserva en tres fragmentos incluyendo parte ventral de la porción rostral y de la rama ventral de la maxila, parte posterior de la rama ventral, y posible parte de la pared medial de la fenestra maxilar. Los fragmentos poseen tamaño comparable a la maxila izquierda, aunque pareciera que contactando las porciones el largo de la maxila sea apenas más grande. Esto puede deberse a que la porción anterior del maxilar izquierdo se encuentra erodada en su margen anterior ya que el primer diente preservado se encuentra expuesto en cara mesial debido a la falta de la pared lateral del alveolo. Por lo tanto, el maxilar de *Austroraptor* debería ser más

largo que lo que se representa en contribuciones anteriores (Novas et al., 2009; ver nueva reconstrucción en el Capítulo 10).

La porción ventral preservada del maxilar presenta placas interdentales rectangulares, más largas anteroposteriormente en su porción anterior, aunque no superan el largo total de un alveolo. Posteriormente las placas se estrechan donde los dientes se disponen más cercanamente entre sí. A su vez, esta porción del maxilar derecho preserva la repisa medial con una extensión similar a aquella del maxilar izquierdo. Por último, este maxilar posee al menos 18 alvéolos, de los cuales sólo 6 dientes se encuentran preservados *in situ*.

Comparaciones del maxilar

Austroraptor es el único miembro conocido de los unenlágidos en el que se conserva casi por completo el maxilar, ofreciendo información anatómica en todas sus vistas. En *Buitreraptor*, aunque el espécimen holotipo conserva un cráneo articulado (Makovicky et al., 2005; Gianechini et al., 2017), ambos maxilares están representados únicamente por porciones muy dañadas de alrededor de la fosa anteorbitaria. La información disponible a partir del maxilar de *Austroraptor* y *Buitreraptor* sugiere que el maxilar de los unenlágidos se caracteriza por ser anteroposteriormente largo y dorsoventralmente bajo (Novas et al., 2009; Makovicky et al., 2005; Gianechini et al., 2017). El valor de Longitud Total/Altura Máxima (TL/MH) del maxilar es de ~3 para *Austroraptor*, una relación similar a la del troodóntido *Gobivenator* (~2,8), pero mayor cuando se compara con eudromeosáuridos y microraptores (~2 - ~2,30), *Anchiornis* (~1,9) y *Archaeopteryx* (~ 1,6), reflejando una reducción de la extensión anteroposterior en los últimos taxones. Esta condición también se expresa en el ángulo formado entre el proceso ascendente y el proceso posterior (yugal) del maxilar: en *Austroraptor* es ~17 ° mientras que es ~23 °- ~30 ° en troodóntidos, eudromeosáuridos y microraptores, y es ~30 °- ~33 ° en *Anchiornis* y *Archaeopteryx*. En suma, los unenlágidos, incluido *Austroraptor,* son muy derivados en la forma del maxilar, siendo superficialmente similares a los de los troodóntidos (e.g., *Gobivenator*) con cráneos alargados, pero marcadamente diferentes con respecto a las aves basales (e.g., *Anchiornis, Archaeopteryx*) en las cuales los maxilares son cortos y subtriangulares (Figura 9).

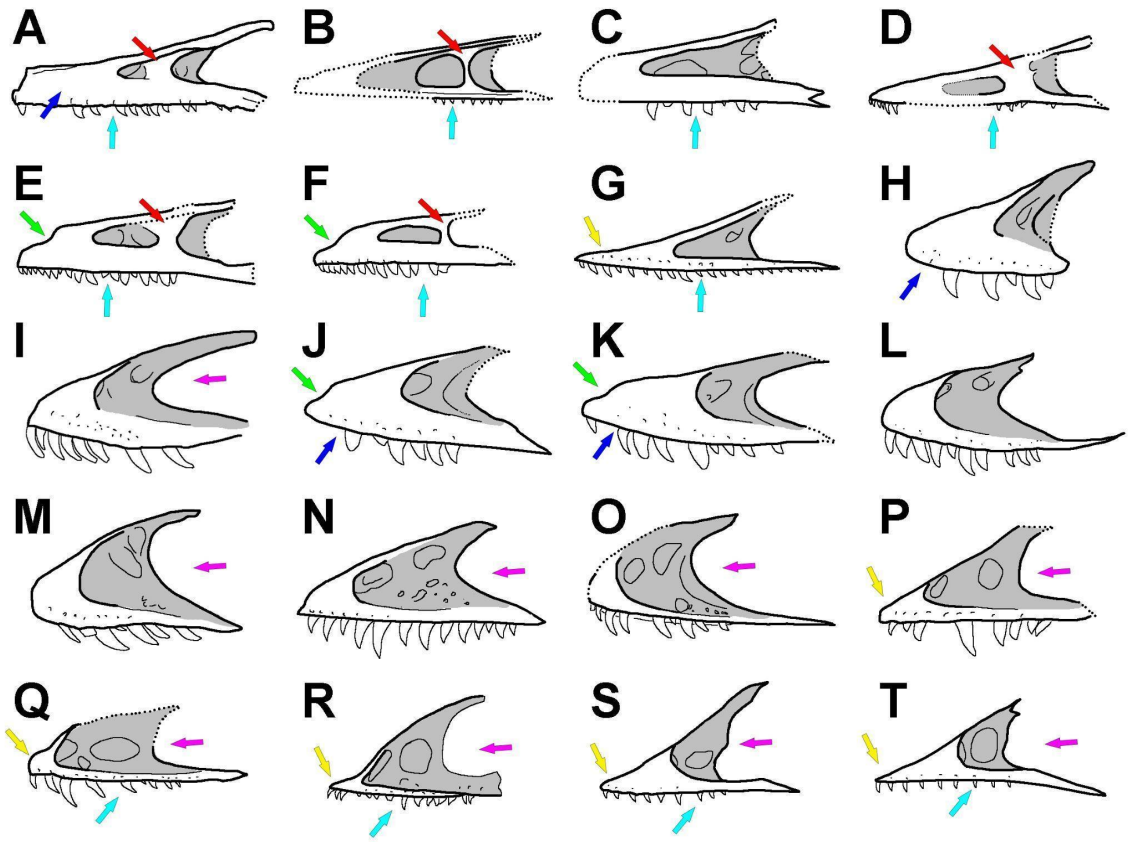

Figura 9. Figuras interpretativas del maxilar izquierdo de ciertos paravianos en vista lateral. **A**, *Austroraptor* (MML-195); **B**, *Buitreraptor* (basado en MPCA 245; Gianechini et al., 2017); **C**, *Gobivenator* (basado en Tsuihiji et al., 2014); **D**, *Byronosaurus* (basado en Norell et al., 2000); **E**, *Zanabazar* (basado en Norell et al., 2009); **F,** *Sinornithoides* (basado en Norell et al., 2009); **G**, *Halszkaraptor* (basado en Cau et al., 2017); **H**, *Acheroraptor* (Evans et al., 2013); **I**, *Deinonychus* (basado en Ostrom, 1969); **J**, *Tsaagan* (basado en Norell et al., 2006); **K**, *Linheraptor* (basado en Xu et al., 2010; 2015a); **L**, *Saurornitholestes* (basado en Currie y Evans, 2020); **M**, *Bambiraptor* (basado en Burnham et al., 2000; Burnham, 2004); **N**, *Sinornithosaurus* (basado en Xu y Wu, 2001); **O**, *Zhenyuanlong* (basado en Lü y Brusatte, 2015); **P**, *Almas* (basado en Pei et al., 2017a); **Q**, *Caihong* (basado en Hu et al., 2018); **R**, *Anchiornis* (basado en Pei et al., 2017b); **S**, *Archaeopteryx* (basado en Wellnhofer, 2009); **T**, *Archaeopteryx* (basado en Rauhut, 2014). Referencias: la flecha roja indica la exposición lateral de la barra interfenestral; la flecha verde indica el margen anterior cóncavo de la porción rostral; la flecha celeste indica el margen ventral recto de la maxila; la flecha rosa indica la extensión dorsoventral de la fosa anteorbital; la flecha azul indica la extensión anteroposterior de la porción rostral; la flecha amarilla muestra la porción rostral deprimida y subtriangular. Imagen no escalada.

Austroraptor muestra una porción rostral dorsoventralmente baja y alargada. En *Buitreraptor* la porción anterior del maxilar está rota, aun así, puede inferirse que la extensión de la porción rostral era similar a la de *Austroraptor*. En este último taxón la porción rostral del maxilar es ~40% de la longitud total del hueso, en contraste con la mayoría de los paravianos,

en los que la porción rostral es anteroposteriormente más corta (~30% en *Deinonychus*, ~23% en *Sinornithosaurus*, ~8 % en *Zhenyuanlong* y ~22 % en *Gobivenator*), pero es similar a *Linheraptor* (~44 %), *Acheroraptor* (~44 %), *Halszkaraptor* (~37 %), *Anchiornis* (~40 %) y *Archaeopteryx* (~37 %) (Figura 9). En este sentido, *Austroraptor y* probablemente también *Buitreraptor* (como lo sugiere la condición extendida del cráneo articulado y los nasales alargados rostralmente) comparten la presencia de una porción rostral anteroposteriormente extendida y deprimida del maxilar, mucho más que en otros paravianos (Novas et al., 2009; Agnolín y Novas, 2013; Brum et al., 2021).

El maxilar de *Austroraptor* tiene una plataforma longitudinal en la superficie medial, que se proyecta hacia la línea media del cráneo para participar en el techo del paladar. Es probable que las plataformas mediales de ambos maxilares estuvieran en contacto entre sí. Se desconoce el estado de la superficie medial del maxilar de *Buitreraptor* ya que se encuentra cubierto por sedimento. Una plataforma longitudinal ("cresta supraalveolar" Evans et al., 2013) está presente y se extiende anteroposteriormente en *Acheroraptor, Deinonychus* y *Saurornitholestes* (Ostrom, 1969; Evans et al., 2013; Currie y Evans, 2020). A diferencia de *Austroraptor* y dromeosáuridos, la mayoría de los troodóntidos, incluido *Gobivenator, Saurornithoides, Zanabazar, Byronosaurus* y *Xixiasaurus* (Makovicky et al. 2003; Norell et al. 2009; Lü et al. 2010; Tsuihiji et al., 2014), tienen un extenso paladar secundario, también presente en aves basales como *Archaeopteryx* (Mayr et al., 2007). La información disponible sugiere que *Austroraptor*, troodóntidos y aves basales comparten la presencia de un paladar secundario, aunque en el caso de los troodóntidos el paladar es más ventralmente localizado, ya que la repisa medial se encuentra inmediatamente por encima de los dientes (Tsuihiji et al., 2014), mientras que en el caso de los unenlágidos la repisa se encuentra desplazada dorsalmente.

El maxilar de *Austroraptor* y *Buitreraptor* exhibe una barra interfenestral que está al mismo plano que la superficie lateral del maxilar, como ocurre en la mayoría de los troodóntidos (e.g., *Byronosaurus*, *Sinornithoides, Xixiasaurus, Zanabazar;* Norell et al. 2000; 2009; Makovicky et al. , 2003; Lü et al., 2010), mientras que en *Gobivenator* y otros paravianos (e.g., *Deinonychus*, *Sinornithosaurus, Anchiornis*), la barra interfenestral ósea está hundida medialmente con respecto a la superficie lateral del maxilar (Makovicky et al., 2003; Tsuihiji et al., 2014) (Figura 9). Con base en un cráneo perinato referido al troodóntido *Byronosaurus*, Bever y Norell (2009) observaron que la barra interfenestral está hundida medialmente en contraste con especímenes adultos en los que la barra está expuesta lateralmente, lo que

sugiere que este rasgo podría responder a una transformación ontogenética. Aparte de las variaciones observadas en algunos troodóntidos, aunque la barra interfenestral podría cambiar su posición durante la ontogenia, es notable que *Austroraptor* (aquí interpretado como un espécimen adulto) exhiba la misma condición reportada para la mayoría de los troodóntidos adultos.

Novas et al. (2009) indicaron originalmente que el maxilar de *Austroraptor* carece de fenestra promaxilar, en contraste con la mayoría de los paravianos (por ejemplo*, Deinonychus, Sinornithosaurus, Anchiornis*) en los que la fenestra promaxilar está presente y ubicada anteriormente con respecto a la fenestra maxilar. Sin embargo, Gold et al. (2012) indicaron que la estructura englobada ("bulla") presente en la superficie anteromedial del maxilar de *Austroraptor* se asemeja a una estructura similar que, en otros terópodos, está invadida por el seno promaxilar (Witmer, 1997). Sin embargo, estudios por tomografía computada de estos elementos indican que el receso promaxilar está ausente en *Austroraptor*.

Austroraptor difiere de *Buitreraptor* en el desarrollo de la fenestra maxilar, siendo pequeña e internamente ciega en el primer taxón, y notablemente más amplia en *Buitreraptor* (Figura 9) (Novas et al., 2009; Gianechini et al., 2017). Curiosamente, ambos unenlágidos tienen la fenestra maxilar ubicada ventralmente, al nivel del margen ventral de la fosa anteorbital, una condición compartida con los troodóntidos *Byronosaurus, Gobivenator, Sinornithosaurus, Zanabazar* y *Xixiasaurus* (Norell et al. 2000; 2009; Makovicky et al., 2003; Lü et al., 2010; Tsuihiji et al., 2014). En contraste, *Halskaraptor,* eudromeosáuridos, microraptores y aves basales poseen la fenestra maxilar desplazada dorsalmente y bien separada del margen ventral de la fosa anteorbital (Norell y Makovicky, 2004; Cau et al., 2017) (Figura 9).

Otro rasgo particular de los unenlágidos es la presencia de una pared postantral extendida anteroposteriormente, conformando una pared ósea que delimita medialmente a la fosa antorbital. Esta condición la comparte con *Buitreraptor* y también con los dromeosáuridos *Acheroraptor* y *Tsaagan*, estando ausente en otros paravianos como *Deinonychus, Sinornithosaurus* y *Archaeopteryx* (Norell et al., 2006; Evans et al., 2013; Gianechini et al., 2017) (Figura 9).

En *Austroraptor* y *Buitreraptor* el margen ventral del maxilar es recto, al igual que en otros paravianos como *Sinornithosaurus*, *Gobivenator, Mei, Zhenyuanlong, Halszkaraptor, Almas, Anchiornis* y *Archaeopteryx* (Fig.) (Xu et al., 2002; Gao et al., 2012; Rauhut, 2014; Gianechini, 2017; Cau et al., 2017, Pei, et al., 2017a; Rauhut et al., 2018), mientras que en

Deinonychus, *Bambiraptor* y *Linheraptor* el margen ventral es convexo en vista lateral (Ostrom et al., 1969; Burnham et al., 2000; Xu et al., 2010).

El extremo anterior del maxilar varía entre taxones paravianos (Figura 9): es alto, recto y forma un ángulo cercano a 90 grados en *Austroraptor*, en cambio es convexo en algunos troodóntidos y dromeosáuridos (como *Zanabazar, Sinornithoides, Deinonychus*, *Linheraptor* y *Tsaagan*; Norell et al., 2009; Ostrom, 1969; Xu et al., 2010; 2015a). Se puede observar una convexidad anterior en el maxilar de *Acheroraptor*, *Bambiraptor, Saurornitholestes* y *Zhenyuanlong* (Burnham et al., 2000; Evans et al., 2013; Lü y Brusatte, 2015; Currie y Evans, 2020), mientras que en otros paravianos el extremo anterior del maxilar es notablemente agudo, como en *Byronosaurus*, *Halszkaraptor*, *Almas*, *Caihong*, *Anchiornis* y *Archaeopteryx* (Norell et al., 2000; Cau et al., 2017; Pei et al., 2017a,b, Rauhut, 2014).

El maxilar de los paravianos no avianos y los avianos basales muestra una disparidad de morfologías. Sin embargo, se pueden identificar algunos morfotipos. Unenlágidos y troodóntidos exhiben 1) un maxilar alargado y deprimido, 2) con la fenestra maxilar ubicada anteroventralmente, y 3) con bordes dental y anterior rectos. En contraste, los dromeosáuridos y los microraptoranos comparten 1) maxilar profundo y corto, de contorno subtriangular en vista lateral, 2) fenestra maxilar desplazada dorsalmente, y 3) con una terminación anterior cóncava y un margen dental convexo. Por otro lado, en aves basales y algunos taxones como *Almas, Caihong* y *Halskaraptor* poseen 1) morfología de forma triangular, 2) margen dental recto y 3) una amplia abertura lateral de la fosa anteorbitaria. Finalmente, en las aves derivadas, la morfología del maxilar cambia drásticamente, con un cuerpo maxilar extremadamente reducido, siendo anteroposteriormente más corto que los nasales y sin un proceso ascendente (Cracraft, 1986; Witmer, 1990).

En resumen, la morfología maxilar varía considerablemente entre los paravianos, y *Austroraptor,* así como *Buitreraptor*, tienen rasgos maxilares únicos (e.g., ausencia de fenestra promaxilar, pared postantral extendida anteroposteriormente), junto con algunos rasgos que los acercan a los troodóntidos (e.g., maxilar alargado y dorsoventralmente bajo).

Comparaciones de las estructuras internas del maxilar

El maxilar de *Austroraptor* muestra un canal que atraviesa la barra interfenestral ("interfenestral bar" según Makovicky et al., 2003) y se extiende desde la fenestra anteorbital hasta la fenestra maxilar (Figura 8, 10).

Para el caso de *Buitreraptor,* en el material holotipo (MPCA 245) puede observarse que el maxilar derecho presenta la barra interfenestral que pareciera ser continua con la pared postantral, pero se encuentra roto y fracturado. Al contrario, el maxilar izquierdo se encuentra en mejor estado por lo que es tomado como referencia. Cuando se observa la barra interfenestral del maxilar izquierdo de *Buitreraptor* pareciera estar perforada por un amplio foramen que se encuentra relleno de sedimento y que recuerda a la condición presente en *Austroraptor*. Respecto a la fenestra maxilar de *Buitreraptor*, esta porción de ambos maxilares se encuentra pobremente preservada. Por lo tanto, y al contrario de lo que indica Gianechini et al. (2017), la fenestra maxilar de *Buitreraptor* podría encontrarse cerrada medialmente tal como ocurre en *Austroraptor*.

Una estructura similar al canal interfenestral observado en *Austroraptor*, y posiblemente en *Buitreraptor*, ha sido mencionada para los troodóntidos *Byronosaurus* y *Saurornithoides*. Autores previos indican la presencia de una barra interfenestral perforada por dos canales en *Saurornithoides* y *Zanabazar,* así como en especímenes adultos y juveniles de *Byronosaurus* (Makovicky et al., 2003; Norell et al., 2009; Bever y Norell, 2009) (Figura 10). Un canal superior conecta al canal nasal ("nasal passage", Makovicky et al., 2003) con la cavidad anteorbital pero que no posee apertura anterior en la fenestra maxilar. El otro canal ventral es el canal interfenestral, que une la fenestra antorbital y maxilar y que recuerda al canal interfenestral observado en *Austroraptor* y que podría tratarse de una estructura homóloga. Cabe destacar que en *Austroraptor* no posee el canal nasal. Por otro lado, Lü et al. (2010) indican la presencia de una barra interfenestral perforada para el troodóntido *Xixiasaurus* aunque no mencionan sobre la presencia de uno o dos canales interfenetrales. Contrariamente, en eudromaeosaurios, microraptores y aves basales como *Archaeopteryx*, no existe una barra interfenestral propiamente dicha ya que las fenestras maxilar y promaxilar se encuentran perforadas internamente (Figura 10).

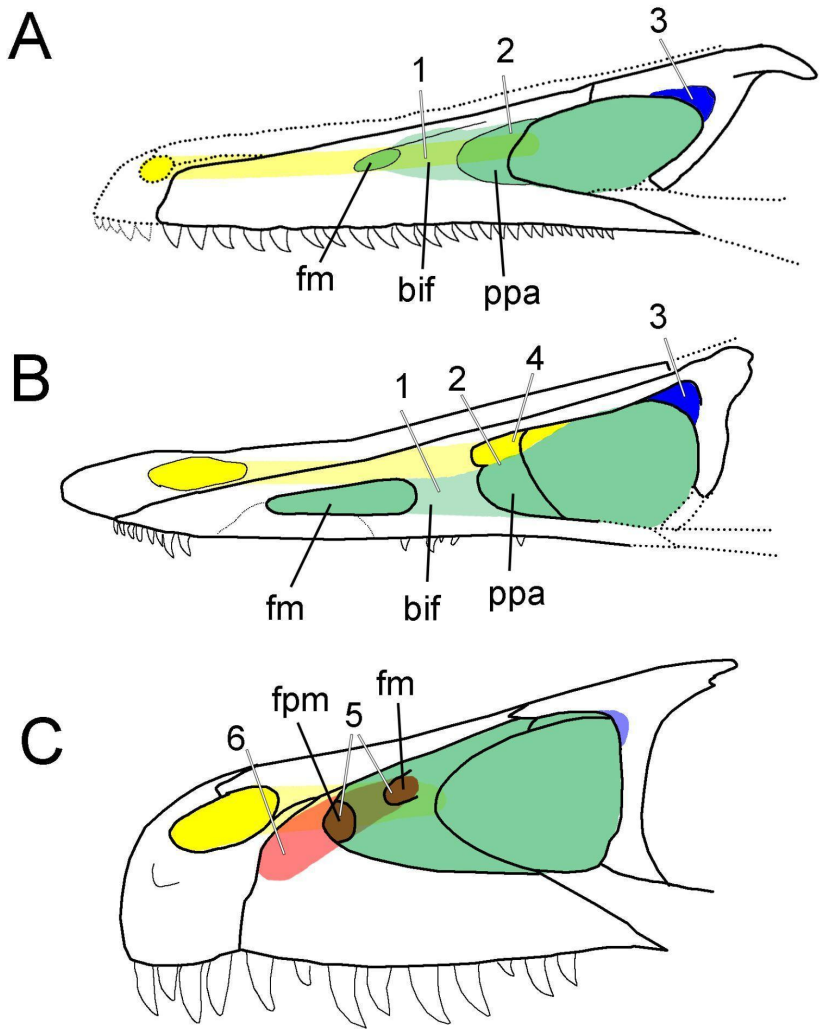

Figura 10. Esquemas interpretativos de la porción anterior del cráneo de paravianos y de los senos neumáticos en vista lateral de *Austroraptor* (**A**), *Byronosaurus* (**B,** basado en Norell et al., 2000 y Makovicky et al., 2003) y *Dromaeosaurus* (**C**, basado en Currie, 1995 y Witmer, 1997). Abreviaturas: **bif**, barra interfenestral; **fm**, fenestra maxilar; **fpm**, fenestra promaxilar; **ppa**, pared postantral; **1**, barra interfenestral del maxilar perforada en *Austroraptor* y *Byronosaurus*; **2**, pared postantral desarrollada; **3**, seno lacrimal abierto lateralmente en *Austroraptor* y *Byronosaurus*; **4**, canal nasal que atraviesa la barra interfenestral y abre internamente a la pared postantral en *Byronosaurus*; **5**, fenestras maxilar y promaxilar abiertas internamente en *Dromaeosaurus*; **6**, presencia de un seno maxilar en *Dromaeosaurus*. Referencias: el color amarillo indica el pasaje del canal nasal; el color verde indica la extensión del seno antorbital; el color rojo indica la extensión del seno maxilar.

Una característica mencionada por Novas et al. (2009) es la ausencia de la fenestra promaxilar, lo que es corroborada por la tomografía la cual no muestra un divertículo interno homólogo a la fenestra promaxilar (Figura 8). Gold et al. (2013) en su contribución sobre la

neumaticidad craneana del tyranosauroideo *Alioramus*, proponen que *Austroraptor* posee un seno promaxilar y una cavidad interna maxilar reunidos en una gran "fenestra maxilar" que recibe los divertículos de ambos senos. Aquí se considera que el seno promaxilar está ausente, y que "la gran fenestra maxilar" que interpretan Gold et al. (2013) se trata de la fenestra maxilar y el canal interfenestral conectado con las fenestras maxilar y antorbital. Esta condición de ausencia de fenestra promaxilar también ha sido mencionada para los troodóntidos *Byronosaurus*, *Saurornithoides* y *Zanabazar* por lo que podría tratarse de una característica extendida dentro de paravianos no avianos (Figura 10) (Makovicky et al., 2003; Norell et al., 2009). Contrariamente, en eudromaeosaurios, microraptores e incluso aves basales como *Archaeopteryx* y *Jeholornis*, se observa una fenestra promaxilar anterior separada de la fenestra maxilar por una barra interfenestral interna (Figura 10) (Ostrom, 1969; Witmer, 1997; Xu y Wu, 2001; Pei et al., 2014; Hu et al., 2022b). Ambas fenestras están perforadas internamente, a diferencia de lo que ocurre con *Austroraptor*.

Lacrimal

El espécimen holotipo de *Austroraptor cabazai* (MML-195) conserva ambos lacrimales (Figuras 11 y 12), siendo el izquierdo el más completo y se utiliza para la descripción (Figura 11). El lacrimal derecho, aunque está pobremente conservado, muestra la morfología general del hueso con las 4 ramas divergiendo en ángulos similares al lacrimal izquierdo (Figura 12).

El lacrimal de *Austroraptor* es un hueso en forma de "C"-invertida cuando se observa en vista lateral, con el proceso anterior más largo que los procesos ventral y posterodorsal (Figuras 11, 12). Uno de los rasgos más distintivos es la fuerte inclinación anterior de la rama ventral, formando un ángulo de 45 grados con respecto a la rama anterior y produciendo así un borde anterior marcadamente cóncavo. Tanto la rama anterior como la ventral del lacrimal delimitan un receso medial que representa la porción posterior de la fosa anteorbitaria.

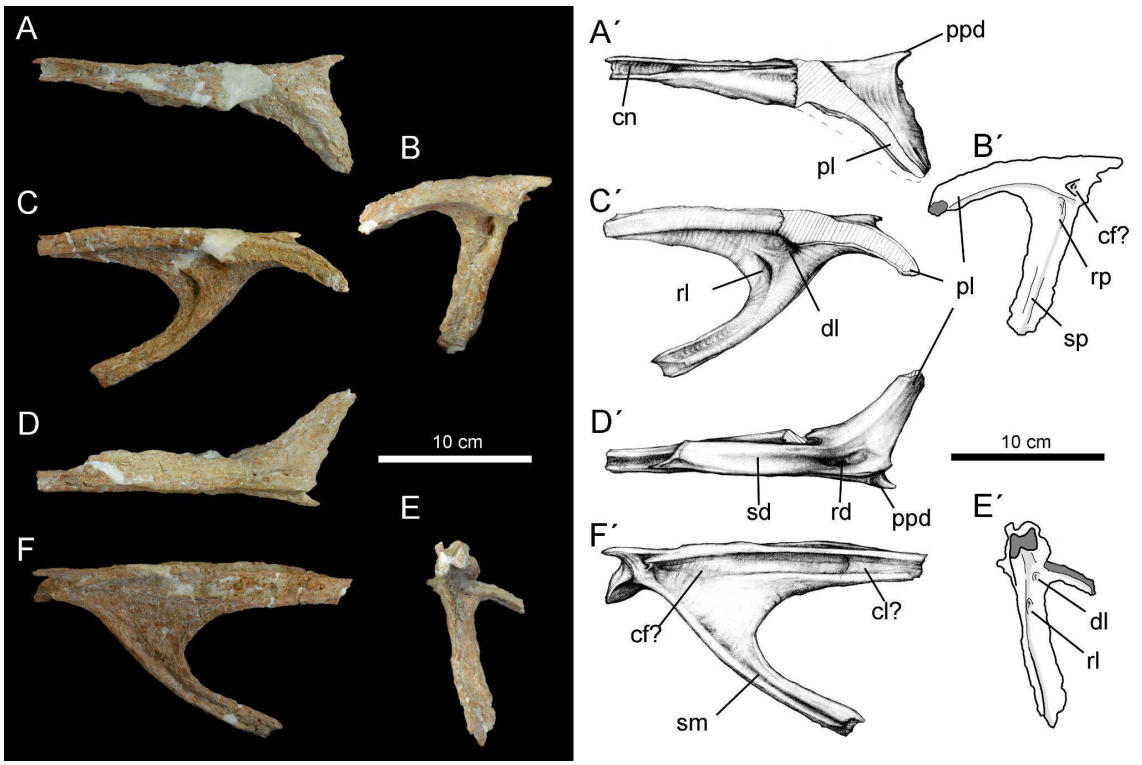

Figura 11. Lacrimal izquierdo de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vista dorsal (**A**), posterior (**B**), lateral (**C**), ventral (**D**), anterior (**E**) y medial (**F**). Abreviaturas: **cf?**, contacto con el frontal; **cm?**, contacto con el maxilar; **cn**, contacto con el nasal; **dl**, ducto lacrimal; **pl**, proceso lateral; **ppd**, proceso posterodorsal; **rd**, receso dorsal; **rl**, receso lateral; **rp**, receso posterior; **sm**, surco medial; **sp**, surco posterior.

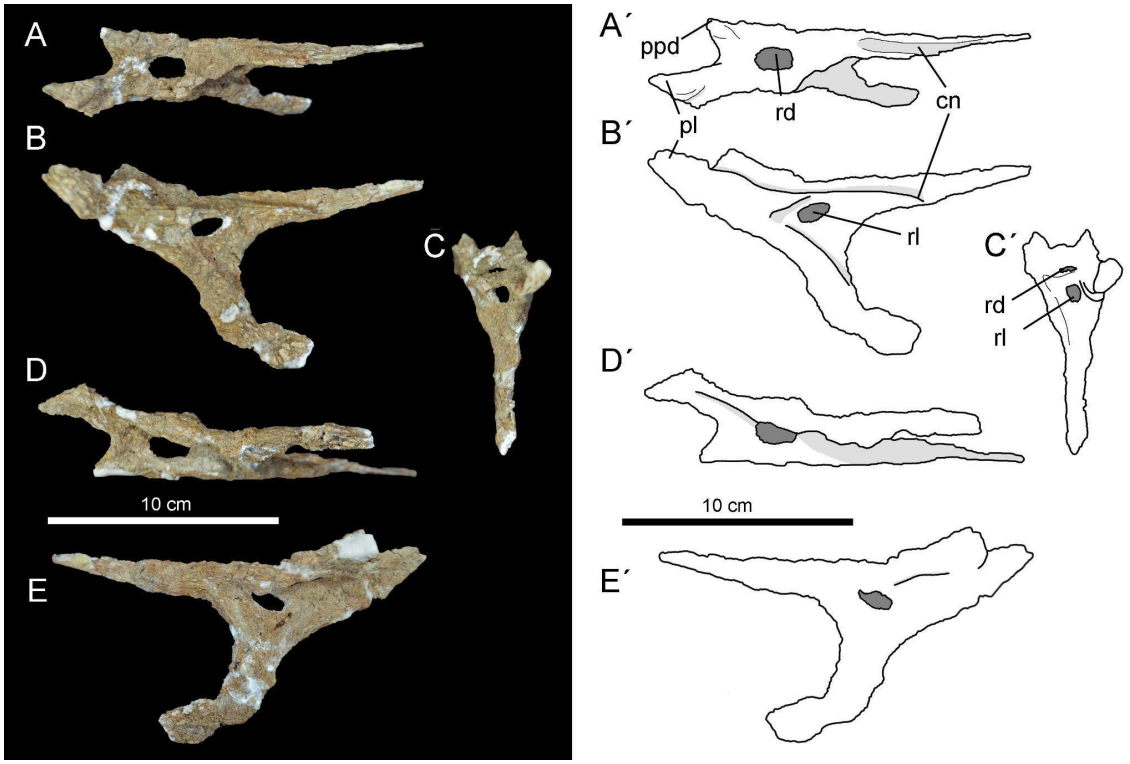

Figura 12. Lacrimal derecho de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vista dorsal (**A**), lateral(**B**), anterior (**C**), ventral (**D**) y medial (**E**). Abreviaturas: **cn**, contacto con el nasal; **dl**, ducto lacrimal; **pl**, proceso lateral; **ppd**, proceso posterodorsal; **rd**, receso dorsal; **rl**, receso lateral.

El margen dorsal de la rama anterior tiene un surco longitudinal que probablemente constituya la articulación para el nasal. En la superficie medial, la rama anterior del lacrimal exhibe dos surcos longitudinales, el más profundo ocupa una posición algo anterior y probablemente representa la articulación con el proceso posterordorsal del maxilar. El surco posterior, en cambio, corresponde al canal nasolacrimal. Por otro lado, la rama ventral del lacrimal posee en su superficie medial un surco longitudinal poco profundo. Otra excavación corre sobre la superficie posterior de la rama ventral, siendo más profunda en la porción dorsal y delimitando parte de la fenestra orbital. La rama ventral está casi completa y no muestra una expansión distal para la articulación con el maxilar como muestra la mayoría de los paravianos (e.g. *Linheraptor*, Xu et al., 2010; 2015a).

Una estructura notable del lacrimal es la presencia de una plataforma triangular que se proyecta lateroventralmente desde la esquina posterodorsal del hueso (Figura 11). Esta proyección lateral encierra a la órbita en su margen anterodorsal, y fue propuesta como una autapomorfía de *Austroraptor* (Novas et al., 2009). Esta proyección es subtriangular cuando se observa en vista dorsal, y se curva apenas ventralmente cuando se observa en vista anterior/posterior. La tomografía computada no muestra estructuras internas. Tampoco se observan indicios de suturas que podrían corresponder a un elemento fusionado al lacrimal (e.g. prefrontal).

En la esquina posteromedial del lacrimal, hay un pequeño, pero prominente, proceso posterodorsal (Figura 11). Tal proceso tiene forma subtriangular y está proyectado posteromedialmente. Es notable el pequeño tamaño de este proceso. Entre la proyección lateral y el proceso posterodorsal existe una muesca poco profunda en la superficie posterior y es claramente distinguible en vista dorsal. Esta muesca representa la superficie articular para el proceso anterolateral del frontal.

El lacrimal de *Austroraptor* es particularmente neumatizado tal como lo indica Novas et al. (2009). Las imágenes tomográficas muestran al menos 5 recesos neumáticos con diferentes grados de invasión (Figuras 11, 12, 13) y son descriptos a continuación.

En la cara lateral, se pueden observar dos recesos. El más anterior y ventral corresponde a un receso de aspecto subtriangular en vista lateral, el cual invade apenas un centímetro a partir de la conjunción de las ramas ventral y dorsal. A su vez, este receso se abre medialmente, tal como se observa externamente a simple vista. Sin embargo, esta apertura medial del receso puede deberse a la erosión del material por lo que aquí se toma con precaución. Respecto al receso lateral más dorsal, se trata del relacionado con el foramen lacrimal. Este foramen se encuentra embebido en un receso amplio y forma un pequeño ducto interno que se conecta con una cámara ciega y pequeña localizada dorsal, medial y anterior respecto al ducto (Figura 13). La continuidad anterior es dudosa debido a que el lacrimal está roto en esa sección y fue rellenado con pegamento durante su preparación.

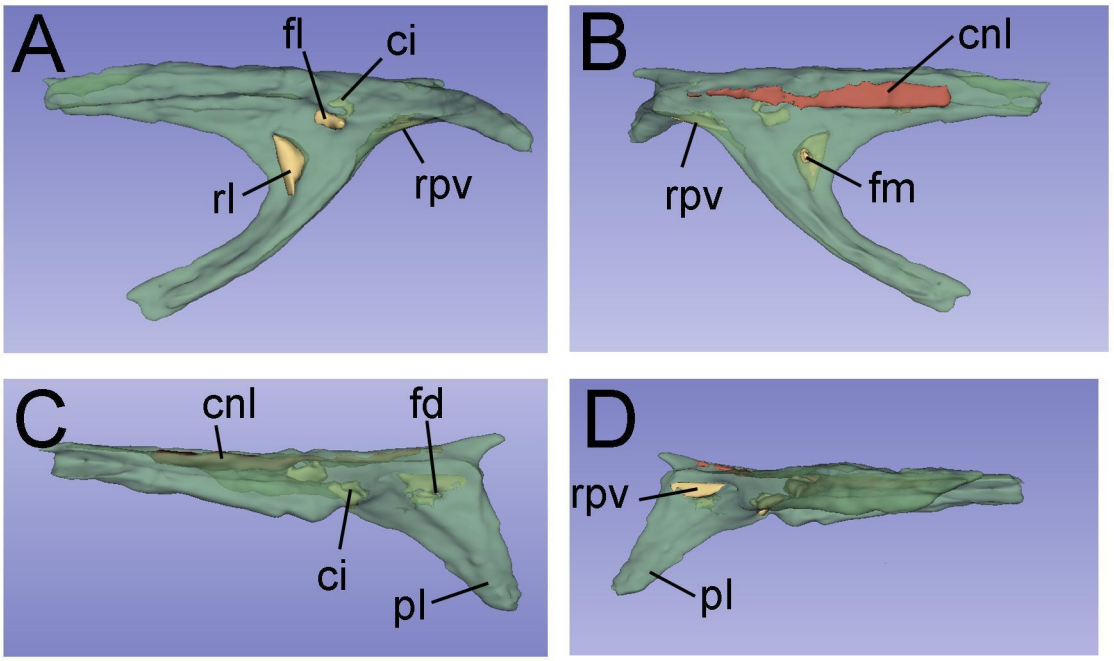

Figura 13. Reconstrucción en tres dimensiones del lacrimal izquierdo de *Austroraptor* en vista lateral (**A**), medial (**B**), dorsal (**C**) y ventral (**D**). Abreviaturas: **cnl**, canal nasolacrimal; **ci**, cámara interna; **fd**, foramen dorsal, **fl**, foramen lacrimal, **fm**, foramen medial, **pl**, proceso lateral; **rpv**, receso posteroventral. Referencias: en amarillo se indican los recesos y las cámaras neumáticas, en rojo se observa el canal nasolacrimal. Imagen no escalada.

Por otro lado, en la cara interna de la rama anterior del lacrimal, se observa un receso longitudinal delimitado por dos crestas (dorsal y ventral) el cual corresponde al ducto nasolacrimal (Figura 13). Este ducto muestra una invasión ventral en un canal longitudinal pequeño que se extiende hasta la porción medial de la rama anterior. Con respecto a la

apertura posterior del ducto nasolacrimal se presentan dos hipótesis. Una posibilidad, es que el ducto continúe posteriormente externamente al elemento mediante un suave canal que se observa en vista interna y que en su porción posterior se encuentra delimitado dorsalmente por una cresta. Esta condición no ha sido observada en otros paravianos. Otra posibilidad es que el ducto nasolacrimal perfore la rama anterior y se conecte con la cámara interna del foramen lacrimal, el cual abre lateralmente en la porción dorsal de la unión de las ramas anterior y ventral. La conexión entre el ducto nasolacrimal medial y el foramen lacrimal lateral no se puede observar en el material ya que en la base de la rama anterior se encuentra erosionado y rellenado con pegamento (PEG CARBOWAX) (Figura 11, material de color blanco). Si esta última hipótesis es correcta, esta condición es similar a la descripta para los troodóntidos *Troodon* y *Sinovenator* (Currie, 1997; Yin et al., 2018).

En vista dorsal se observa un receso neumático en la porción posterior de la rama posterior del lacrimal (Figura 13). Este receso apenas invade el hueso internamente y posee forma de cono.

En la cara ventral de la rama posterior puede observarse un receso amplio anteroposteriormente (Figura 13). Este receso invade la base de la rama posterior en una pequeña cámara ciega y diverge en canales pequeños y poco profundos.

Comparaciones del lacrimal

Austroraptor comparte con los troodóntidos (e.g. *Gobivenator*, *Almas, Jianianhualong*) la presencia de un proceso anterior notablemente más largo que el posterior, y de longitud similar con respecto al proceso descendente (Figura 14). En otros paravianos como dromeosáuridos y microraptores, los procesos anterior y posterior son similares en longitud y más cortos que la rama ventral, mientras que en aves basales como *Anchiornis* y *Archaeopteryx*, tanto el proceso anterior como posterior están fuertemente reducidos con respecto al proceso descendente. La extensión anterior de la rama anterior en *Austroraptor* y troodóntidos indica que el margen dorsal de la órbita está encerrado principalmente por los huesos lacrimal y maxilar, mientras que en dromeosáuridos, microraptoranos y aves basales, el nasal es el hueso principal que encierra la órbita dorsalmente. Currie y Evans (2020) indicaron que la diferencia entre la longitud de los procesos anterodorsal y posterodorsal probablemente se pueda atribuir a una tendencia ontogenética asociada con la órbita relativamente más grande del espécimen juvenil (por ejemplo, el ejemplar de *Bambiraptor*).

Además, el cráneo pedomórfico de las aves basales tiene un lacrimal con un proceso anterior bien desarrollado, lo que respalda la interpretación de las modificaciones ontogenéticas de esta característica (Kundrát et al. 2019; Rauhut et al., 2018; Bhullar et al., 2016). Sin embargo, *Deinonychus* tiene un proceso anterior distintivamente corto (Ostrom, 1969) (Figura 14). Aunque la longitud de los procesos anteriores y posteriores de los procesos dorsales se modifica a lo largo de la ontogenia, la condición descrita para los troodóntidos y *Austroraptor* difiere claramente del resto de los paravianos, y probablemente representa un rasgo filogenético informativo (ver discusión de caracteres, Capítulo 9).

La superficie dorsal del lacrimal de *Austroraptor* es aplanada y lisa, claramente diferente de aquel de ceratosaurios, alosauroideos y tiranosáuridos los cuales en general exhiben proyecciones verticales en forma de cresta en el margen dorsal del lacrimal (Madsen, 1976; Madsen y Welles, 2000; Brochu, 2003; Currie, 2003; Brusatte et al., 2012). Estructuras ornamentales como protuberancias rugosas también están presentes en paravianos basales como *Deinonychus* y *Zanabazar* (Ostrom, 1969; Norell et al., 2009).

Austroraptor se distingue de otros paravianos en el desarrollo de la proyección hacia afuera del proceso posterolateral del lacrimal (Novas et al., 2009). Esta proyección subtriangular se extiende más allá del margen lateral del lacrimal y encierra la órbita dorsalmente. Esta morfología tan peculiar está ausente en los restantes paravianos, en los que el margen externo del lacrimal se continúa con el margen lateral del lacrimal. En el troodóntido *Caihong* hay una proyección bien desarrollada en la rama dorsal del lacrimal que se asemeja a la proyección observada en *Austroraptor*, pero en *Caihong* dicha proyección se extiende dorsalmente y tiene forma de abanico (Hu et al., 2018). Por lo tanto, el hecho de que en *Austroraptor* este proceso encierre a la órbita en su margen dorsal es llamativo y constituye una autapomorfía válida de *Austroraptor cabazai*.

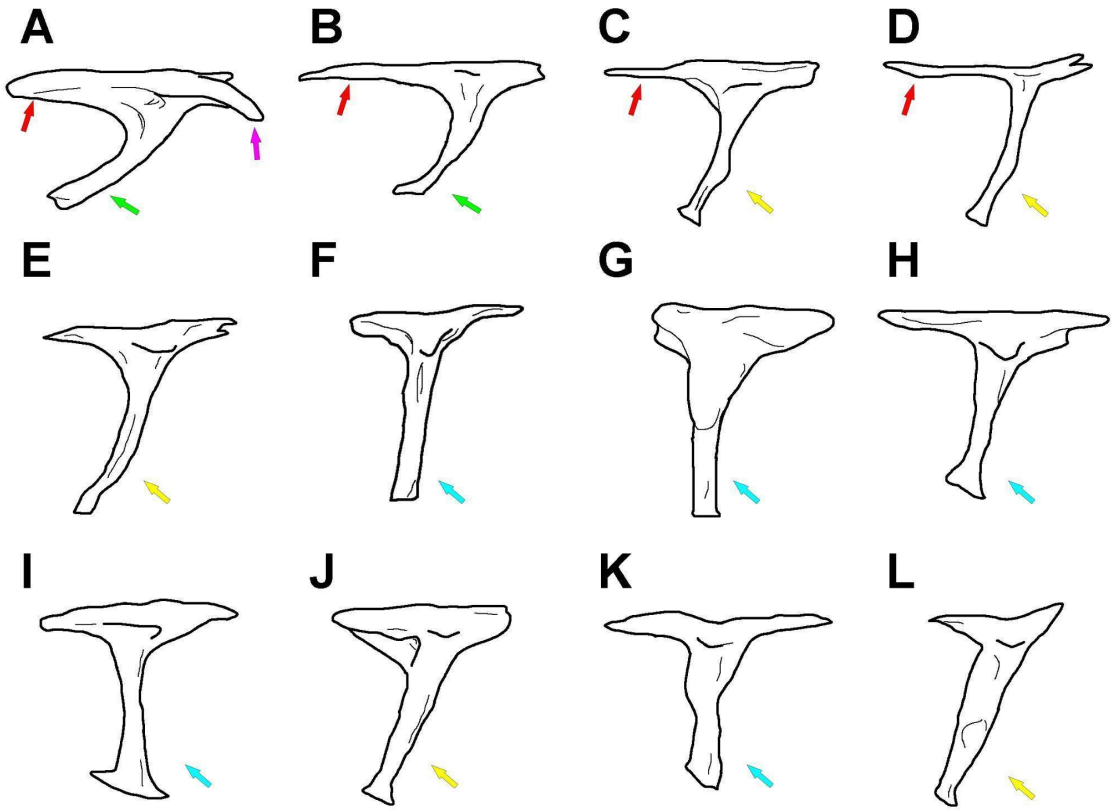

Figura 14. Dibujos interpretativos de paravianos seleccionados en vista lateral. **A**, *Austroraptor* (MML-195); **B**, *Gobivenator* (basado en Tsuihiji et al., 2014); **C**, *Almas* (basado en Pei et al., 2017b); **D**, *Jianianhualong* (basado en Xu et al., 2017); **E**, *Sinovenator* (basado en Yin et al., 2018); **F,** *Bambiraptor* (basado en Burnham et al., 2000; Burnham, 2004); **G**, *Deinonychus* (basado en Ostrom, 1969); **H**, *Linheraptor* (basado en Xu et al., 2010; 2015a); **I**, *Zhenyuanlong* (basado en Lü y Brusatte, 2015); **J**, *Wulong* (basado en Poust et al, 2020); **K**, *Anchiornis* (basado en Pei et al., 2017a); **L**, *Archaeopteryx* (basado en Kundrát et al. 2018; Rauhut et al, 2019). Referencias: la flecha roja indica la longitud notablemente larga de la rama anterior; la flecha verde indica la rama ventral dirigida anteroventral (~45 grados); la flecha amarilla indica un proceso ventral recto (~60-~70 grados); la flecha celeste indica un proceso ventral recto (~90 grados); la flecha rosa indica la extensión lateral de la rama posterior (rasgo autapomórfico de Austroraptor). Imagen no escalada.

En *Austroraptor*, el proceso ventral está curvado anteriormente, formando un ángulo de ~45 grados con respecto a la rama anterior, dándole al lacrimal una forma de "C" invertida, y definiendo así un margen agudo para el sector posterior de la fenestra anteorbitaria (Fig.). Esta condición se exhibe en *Gobivenator* (Tsuihiji et al., 2014), pero contrasta con algunos troodóntidos, microraptoranos, la mayoría de los dromeosáuridos, *Anchiornis* y *Archaeopteryx* los que muestran un lagrimal en forma de "T" con el proceso descendente

extendido subverticalmente (~90 grados, como en *Bambiraptor, Deinonychus* y *Zhenyuanlong*; Burnham et al., 2000; Burnham, 2004; Ostrom, 1969; Lü y Brusatte, 2015) o ligeramente curvado anteriormente (~60-70 grados, como en *Sinovenator, Linheraptor, Wulong* y *Archaeopteryx* ; Yin et al., 2018; Xu et al., 2010; 2015; Kundrát et al. 2019; Rauhut et al., 2018, Poust et al., 2020) (Figura 14).

En *Austroraptor*, el conducto lacrimal abre en la intersección de los procesos anterior y descendente del lacrimal (Figura 14). Este conducto está ampliamente presente entre los paravianos, pero *Austroraptor* se asemeja a los troodóntidos (e.g., *Byronnosaurus, Mei, Sinornithoides, Sinovenator, Troodon* ; Makovicky et al., 2003; Currie y Dong, 2001; Yi et al., 2018) en que el conducto abre en la intersección entre los procesos anterior y ventral, mientras que en dromeosáuridos (e.g., *Bambiraptor, Deinonychus, Linheraptor;* Ostrom, 1969; Burnham et al., 2000; Xu et al., 2010) y aves basales (algunos especímenes de *Archaeopteryx;* Rauhut, 2014; Rauhut et al., 2018) abre en la superficie anterior del proceso ventral (Yin et al., 2018).

Comparaciones de las estructuras internas del lacrimal

El lacrimal de *Austroraptor* muestra un foramen lacrimal que se abre internamente en una cámara ciega por lo que no atraviesa la rama ventral ni la rama anterior. Esta cámara se encuentra ubicada dorsal, medial y anteriormente respecto al foramen lacrimal y su continuidad anterior es dudosa debido a que el elemento se encuentra roto en esa sección y completado con material sólido (PEG CARBOWAX). Por otro lado, en la cara interna de la rama anterior del lacrimal, se observa un receso longitudinal delimitado por dos crestas paralelas, dorsal y ventral, el cual corresponde al ducto nasolacrimal. Este ducto pareciera internalizarse en la rama anterior aunque la tomografía no muestra indicio de que esto ocurra debido a la pobre preservación del material. Sin embargo, no se descarta que el ducto nasolacrimal se conecte con la cámara interna, y por consiguiente con el foramen lacrimal que abre lateralmente. Esto ocurre en algunos troodóntidos como *Troodon*, *Sinovenator* y *Sinornithoides* (Currie, 1995; Currie y Dong, 2001; Yin et al., 2018) en los cuales se observa un ducto nasolacrimal que se conecta con la porción lateral de la esquina superior de la fosa antorbital. Esta condición presente en dichos troodóntidos y posiblemente en *Austroraptor*, contrasta con la mayoría de eudromaeosaurios y microraptores como *Deinonychus, Velociraptor, Kuru* y *Microraptor* (Ostrom, 1969; Pei et al., 2014; Yin et al., 2018; Napoli et

al., 2021) donde el ducto nasolacrimal atraviesa la rama ventral (o barra preorbitaria) y alcanza la parte anterior de la fenestra orbitaria. Una alternativa es que en *Austroraptor* el ducto nasolacrimal continúe en la cara interna de la rama anterior del lacrimal, de forma externa, mediante un suave surco que puede observarse a simple vista. Es notable, a su vez, que la mayoría de terópodos no paravianos como ceratosaurios (e.g., *Majungasaurus*, *Carnotaurus*), allosauroideos (e.g. *Allosaurus*), tiranosauroideos (e.g. *Alioramus*), ornitomímidos (e.g. *Ornithomimus*) y oviraptores (e.g. *Conchoraptor*) poseen un canal nasolacrimal que conecta la fenestra orbital con la fenestra antorbital y que atraviesa la rama ventral (preorbitaria) del lacrimal (Kundrát y Janáček, 2007; Sampson y Witmer, 2007; Gold et al., 2013; Cerroni et al., 2021). Por otra parte, en aves actuales el ducto nasolacrimal corre lateralmente al lacrimal, con excepción de las ratites donde el ducto nasolacrimal atraviesa parcialmente el lacrimal (Witmer, 1997). En resumen, y teniendo en cuenta la variabilidad de morfologías y estructuras asociadas con el ducto nasolacrimal en terópodos, para el caso de *Austroraptor* se consideran igualmente probables la opción de que el ducto nasolacrimal de la rama anterior se encuentre abierto medialmente y corra posteriormente, o que se conecte internamente con foramen lacrimal lateral.

Con respecto al foramen lacrimal de *Austroraptor* es notable que se asemeje a troodóntidos, *Saurornitholestes* y aves actuales en los que el foramen se observa en vista lateral, a diferencia de eudromaeosaurios y microraptores en los cuales el foramen abre anteriormente (Witmer, 1997; Yin et al., 2018; Currie y Evans, 2020). En *Archaeopteryx* se menciona la presencia de un amplio receso lacrimal que por la ubicación dorsoposterior podría corresponder al foramen lacrimal mencionado (Rauhut, 2014).

En *Austroraptor,* ventralmente al ducto nasolacrimal se observa un receso que abre anterolateralmente y que apenas se proyecta internamente. Este receso recuerda al observado en *Sinovenator* (Yin et al., 2018) y no se observa en los paravianos *Deinonychus* y *Kuru* (Ostrom, 1969; Napoli et al., 2021).

Respecto al receso ubicado en la cara ventral del proceso posterodorsal, en *Austroraptor* se observa que el receso se conecta internamente con una cámara ciega con canales. Este receso podría tratarse del foramen neurovascular mencionado por Napoli et al. (2021) para *Deinonychus, Velociraptor, Kuru* y *Tsaagan*. Más aún, Witmer y Ridgely (2008) indican la presencia de divertículos de la porción suborbital del seno paranasal en aves actuales (*Struthio*), *Majungasaurus* y *Tyrannosaurus*, por lo que en *Austroraptor* podría tratarse de la

invasión del divertículo suborbital en la porción ventroposterior de la rama posterior del lacrimal.

Por otro lado, en la cara dorsal del proceso posterodorsal se observa un pequeño receso en el lacrimal de *Austroraptor* que no se distingue en otros paravianos como *Deinonychus, Saurornitholestes* y *Kuru* (Ostrom, 1969; Currie y Evans, 2020; Napoli, et al., 2021).

Una característica distintiva del lacrimal de *Austroraptor* es el proceso óseo posterolateral bien marcado que por la posición en la que se ubica recuerda a los prefrontales de las aves (Baumel, et al., 1993). En las imágenes tomográficas no se observan suturas ni diferencias óseas internas que indiquen que se trate de un elemento distinto al lacrimal y que se haya fusionado. Esto indica que esta estructura es propia del lacrimal de *Austroraptor*. Se han descripto prefrontales separados en algunos paravianos como *Deinonychus*, *Sinornithosaurus, Anchiornis, Archaeopteryx, Jinfengopteryx* (Witmer y Maxwell, 1996; Xu y Wu, 2001; Ji et al., 2005; Rauhut et al., 2018). Sin embargo, en la mayoría de los paravianos no se observa un claro desarrollo del prefrontal como elemento separado por lo que se ha propuesto que el prefrontal se fusiona en estadios tempranos de la ontogenia al lacrimal en paravianos basales, y al nasal en aves actuales como indican los estudios realizados por Smith-Paredes et al. (2018). La tomografía computada del lacrimal de *Austroraptor* no muestra separación ni suturas entre el proceso dorsolateral con el resto del elemento por lo que se descarta que sea un elemento prefrontal fusionado.

Frontal

El frontal derecho del *Austroraptor* se conserva en el espécimen holotipo (MML-195). Es subtriangular en vista dorsal con el margen caudal más ancho que el margen rostral (Figura 15). La sutura interfrontal es recta en vista dorsal, pero falta parte de ella como lo indica un espacio existente en la reconstrucción del par de frontales reconstruidos en articulación en vista dorsal (Figura 15). La superficie medial del frontal, para contacto con el opuesto, es casi plana, aunque está erodada. El frontal exhibe dos procesos rostrales distintos, uno ubicado anteromedialmente y otro anterolateralmente. La proyección anteromedial se extiende más anteriormente que la lateral, y sirve para contactar medialmente con la nasal y lateralmente con la lacrimal. El proceso anterolateral, en cambio, sirve para contactar con el lacrimal. El proceso anteromedial representa aproximadamente el 40% de la longitud anteroposterior total del frontal, y probablemente constituya un rasgo autapomórfico de *Austroraptor*.

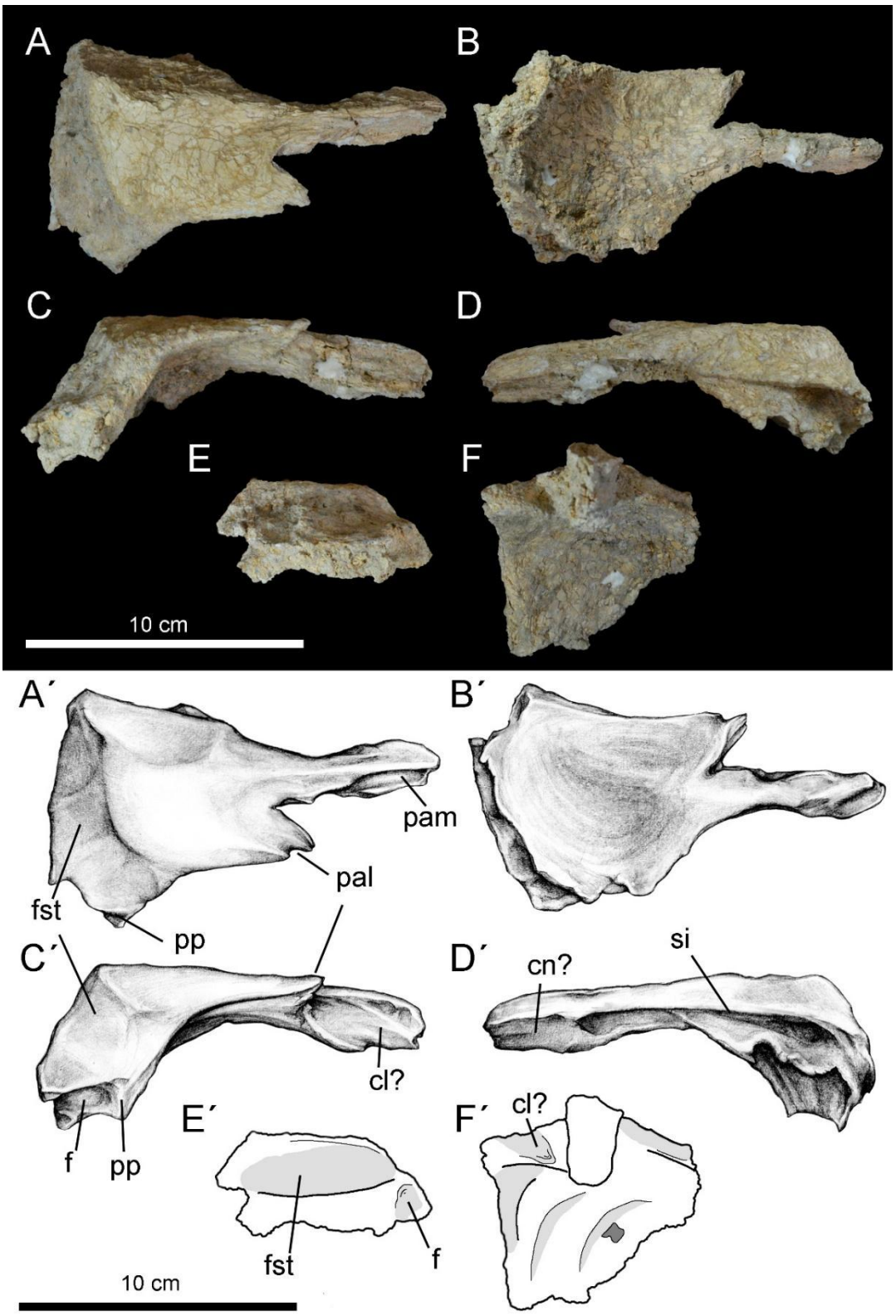

Figura 15. Frontal derecho de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vista dorsal (**A**), ventral (**B**), lateral (**C**), medial (**D**), posterior (**E**) y anterior (**F**). Abreviaturas: **cl?**, contacto para el lacrimal; **cn?**, contacto para el nasal; **si**, surco interno; **f**, fosa; **pal;** proceso articulación del

lacrimal; **pam;** proceso articulación del maxilar; **pp**, proceso postorbital; **stp**, fosa supratemporal.

La articulación entre frontal y lacrimal no coincide cuando se manipulan los dos elementos. Es probable que el proceso posterodorsal del lacrimal se articule entre los procesos anteromedial y anterolateral del frontal. Sin embargo, esta articulación deja un espacio entre el lacrimal y el proceso anteromedial del frontal, que puede deberse a la deformación post mortem o porque el nasal (no preservado) se haya bifurcado posteriormente llenando este espacio, así como la muesca axial entre los procesos anteromedial izquierdo y derecho (Figura 15).

La porción posterior del frontal es invadida por la fosa supratemporal, estando separada de la superficie dorsal del hueso por una fuerte inflexión, cercana a los 90 grados (visto de lado). En vista dorsal, el borde anterior de la fosa supratemporal está orientado oblicuamente (Figura 15).

En la esquina posterolateral del frontal se desarrolla el proceso postorbitario, que se separa en dos proyecciones: el anterior que es más grande y más extendido lateralmente, y el posterior. Entre ambas proyecciones, la superficie lateral presenta una muesca profunda.

La superficie ventral del frontal exhibe dos depresiones: una lateral y una depresión posterior. La depresión lateral tiene el doble de tamaño que la medial. Estas cavidades estarían relacionadas a la cavidad orbitaria.

La tomografía computada del frontal de *Austroraptor* muestra que internamente el hueso no muestra grandes cámaras ni trabéculas de gran tamaño (Figura 16). Por otro lado, no se observan recesos notables, excepto una cámara interna ciega con canales pequeños que se ubica cercano a la cara medial del frontal, en la porción medial del hueso.

Al espejar y duplicar el frontal, se puede reconstruir la parte superior del techo craneano de *Austroraptor* (Figura 16). En primer lugar, se observa que ambos frontales no contactan naturalmente ya que queda un espacio entre ambos frontales especialmente en la porción media entre el proceso anteromedial. Esto puede deberse a deformación de la rama anteromedial del frontal, o a la erosión propia del material. Por lo tanto, al espejar se mantuvo en un mismo plano la superficie dorsal del frontal con el deseo de reconstruir las cavidades que alojaban los hemisferios cerebrales, el tracto olfatorio y el bulbo olfatorio (Figura 16).

La impresión del hemisferio cerebral tiene forma circular, y corresponde a una cavidad profunda (Figura 16). Hacia los laterales pareciera extenderse en la porción ventral del parietal aunque no está bien definido y podría tratarse en realidad de la articulación con el parietal. La impresión del hemisferio cerebral es pequeña cuando se compara con la impresión del bulbo olfatorio, que es más larga anteroposteriormente y similar en ancho transversal.

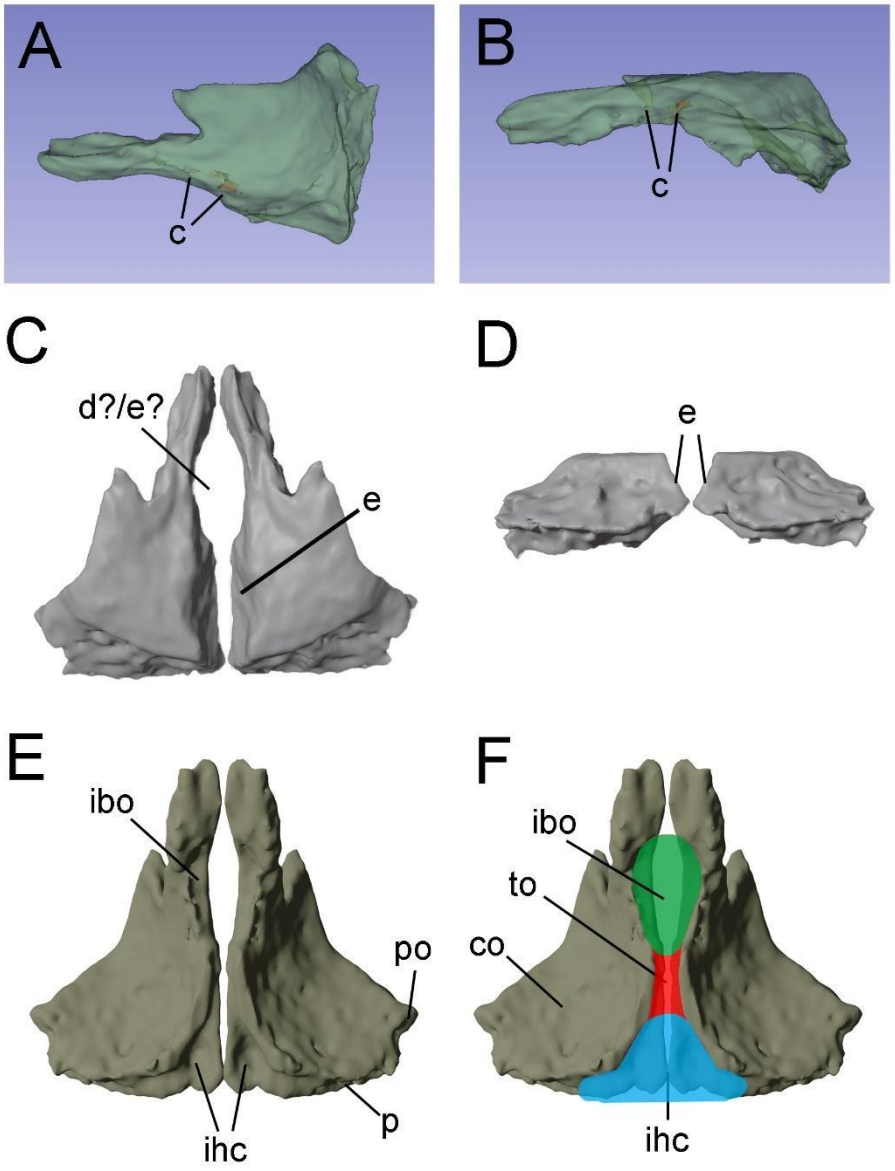

Figura 16. Reconstrucción en tres dimensiones del frontal izquierdo de *Austroraptor* en vista dorsal (**A**), medial (**B**). **C**-**F** muestran los frontales espejados en vista dorsal (**C**), posterior (**D**) y ventral (**E, F**). Abreviaturas: **c**, cámara; **co**, cavidad orbital; **d?/e?**, posible deformación o erosión de la rama anteromedial; **ibo**, impresión del bulbo olfatorio, **ihc**, impresión de los

hemisferios cerebrales; **p**, contacto con el parietal; **po**, contacto con el postorbital; **to**, impresión del tracto olfatorio. Referencias: en verde se indican el posible tamaño de los bulbos olfatorios, en rojo se indican el posible tamaño del tracto olfatorio, en celeste se indican el posible tamaño del sector anterior de los hemisferios cerebrales. En **A** y **B** las cámaras se indican en rojo.

Anteriormente a la impresión del hemisferio cerebral se observa una cresta que genera una constricción en forma de canal y corresponde al tracto olfatorio, el cual es estrecho y más corto anteroposteriormente que el bulbo olfatorio (Figura 16). El bulbo olfatorio es relativamente amplio, más largo que ancho, y pareciera finalizar en el extremo anterior del frontal.

Comparaciones del frontal

Austroraptor y *Buitreraptor* son los únicos unenlágidos en los que conserva el frontal, y ambos difieren considerablemente entre sí. En *Austroraptor* el frontal es proporcionalmente anteroposteriormente más corto y transversalmente más ancho que en *Buitreraptor* (Figura 17) (Novas et al., 2009; Gianechini et al., 2017). Además, en *Buitreraptor* el proceso postorbital es triangular y lateralmente extendido, mientras que en *Austroraptor* es reducido y de contorno cuadrado cuando se observa en vista dorsal (Gianechini et al., 2017). La superficie dorsal del frontal de *Austroraptor* es plana y carece de la fosa semilunar descrita para *Buitreraptor* (Gianechini et al., 2017). La forma del frontal sugiere que la órbita de *Buitreraptor* era anteroposteriormente más extendida que la de *Austroraptor*, diferencia que podría estar relacionada con el estadío ontogenético y los respectivos tamaños absolutos de estos dos animales.

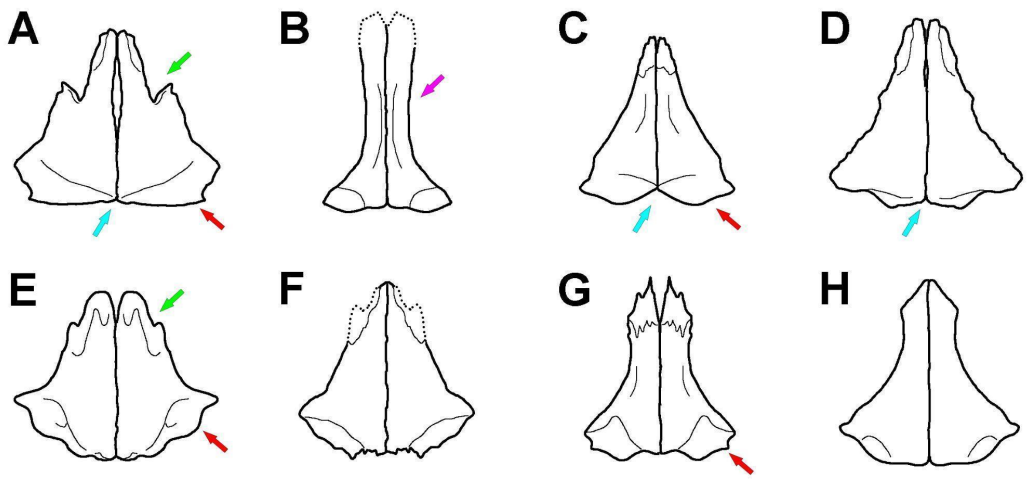

Figura 17. Dibujos interpretativos de frontales de paravianos seleccionados en vista dorsal. **A**, *Austroraptor* (MML-195); **B**, *Buitreraptor*, (basado en MPCA 245; Gianechini et al., 2017); **C**, *Gobivenator* (basado en Tsuihiji et al., 2014); **D**, *Stenonychosaurus* (basado en van Der Reest y Currie, 2017); **E**, *Saurornitholestes* (basado en Currie y Evans, 2020); **F,** *Linheraptor* (basado en Xu et al., 2010; 2015); **G**, *Sinornithosaurus* (basado en Xu y Wu, 2001); **H**, *Archaeopteryx* (basado en Rauhut et al, 2019). Referencias: la flecha roja indica la amplia fosa supratemporal; la flecha verde indica la muesca para la articulación del lacrimal; la flecha celeste indica el borde anterior supratemporal originado a partir de la sutura interfrontal en la línea media; La flecha rosa muestra el frontal alargado de *Buitreraptor* cuando se compara con *Austroraptor*. Imagen no escalada.

El frontal de *Austroraptor* es similar al de *Saurornitholestes* en que presentan un proceso anteromedial bien desarrollado, proyectado rostralmente mucho más allá del proceso anterolateral, así como la presencia de una muesca profunda para la recepción del lacrimal. Esta condición no se puede comprobar en *Buitreraptor* porque el extremo rostral de ambos frontales está erosionado. En otros paravianos como *Gobivenator, Linheraptor* y *Archaeopteryx*, el frontal carece de procesos anterolaterales y anteromediales diferenciados como ocurre en *Austroraptor* y *Saurornitholestes*.

En la porción posterior y ventral se observa la articulación con el parietal. Esta articulación es notablemente dirigida ventralmente por lo que el parietal se ubicaría en una posición más ventral respecto al frontal (si este se ubica con el margen dorsal en posición horizontal; ver Figura 17). Esto coincide con la superficie de la fenestra temporal que se dispone casi a 90 grados respecto al techo del frontal. En el material holotipo de *Buitreraptor* (MPCA 245) se observa que el parietal se ubica inmediatamente posterior al frontal (Figura 18). Sin embargo, observaciones de primera mano del material, y tal como lo indica Gianechini et al. (2017), muestra que el cráneo del holotipo de *Buitreraptor* se encuentra deformado principalmente en

la cara derecha, que se encuentra cizallado respecto a la cara izquierda lo que hizo que el hueso parietal se desplazara dorsalmente. Esto se corrobora con el nuevo material craneano de *Buitreraptor* brevemente dado a conocer por Gianechini et al. (2019) donde se observa el parietal articulando con el frontal en una posición más ventral, tal como ocurriría en *Austroraptor* y que podría ser una condición común dentro de unenlágidos. En algunos troodóntidos (*Gobivenator*, *Sinovenator* y *Latenivenatrix;* Currie, 1995; Yin et al., 2018; van der Reest y Currie, 2018), se puede observar que existe una condición similar a la de unenlágidos ya que el parietal se ubica ventral respecto al frontal cuando se observa en vista lateral, aunque no es tan marcada como en *Austroraptor*, y, más aún, la participación del frontal en la fenestra supratemporal no es tan amplia ya que se reduce a la porción posterior y posterolateral del hueso. En otros troodóntidos (e.g. *Zanabazar*; Norel et al., 2009) cómo así también en la mayoría de eudromaeosaurios (e.g. *Bambiraptor*, *Saurornitholestes; Velociraptor, Linheraptor, Tsaagan*; Barsbold y Osmólska, 1999; Burnham et al., 2000; Burnham, 2004; Norel et al., 2006; Xu et al., 2010; 2015; Currie y Evans, 2020) presentan el parietal inmediatamente posterior al frontal por lo que la articulación/fusión entre ambos elementos es entre las caras posterior y anterior respectivamente. Con respecto a la participación del frontal en la conformación de la cresta supratemporal, la misma es reducida a las porciones laterales del mismo.

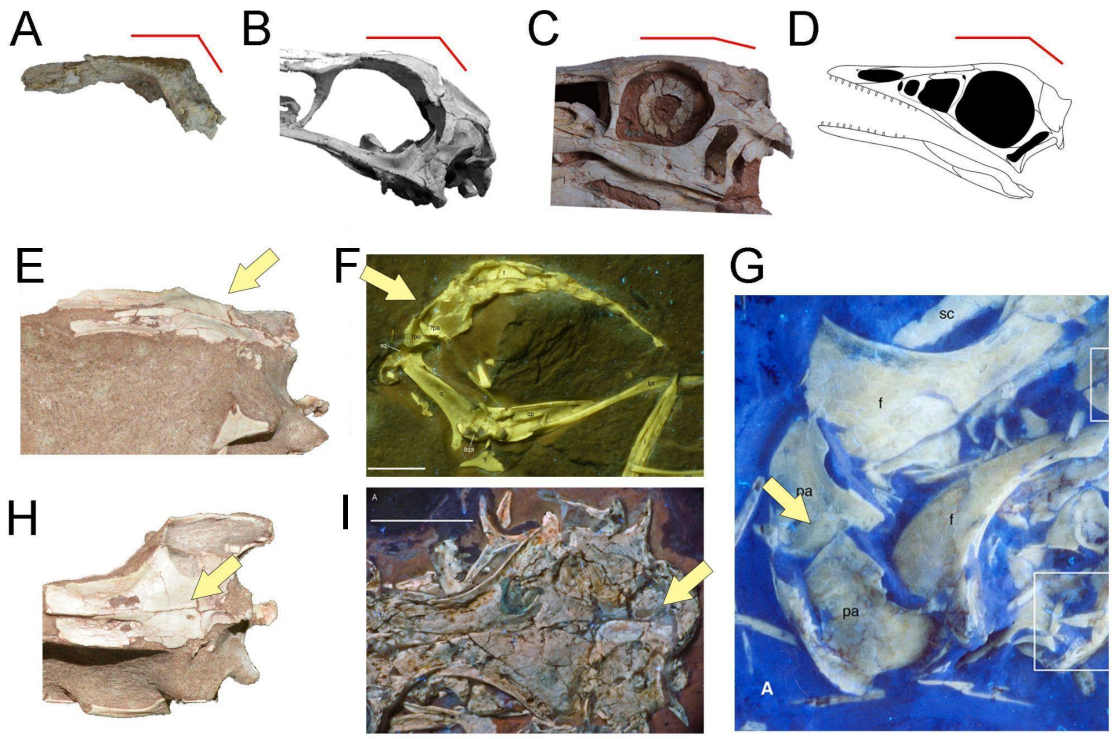

Figura 18. Detalles de frontales de paravianos selectos. (**A-D**) frontales de *Austroraptor* (**A**), *Gobivenator* (**B,** modificado de Tsuihiji et al., 2014), *Linheraptor* (**C**), *Archaeopteryx* (**D**; modificado de Rauhut, 2014). Detalles del frontal y parietal del holotipo de *Buitreraptor* en vista laterodorsal (**E**) y dorsal (**H**). Detalle del frontal y parietal de *Archaeopteryx* (**F y G**, modificado de Rauhut, 2014; **I**, modificado de Rauhut et al., 2019). Referencias: las líneas rojas indican el ángulo entre la cara dorsal del frontal y la inclinación posterior; las flechas amarillas indican la falta de cresta parietal en *Buitreraptor* y *Archaeopteryx*. Los cráneos de las imágenes B-D fueron orientados con la cara dorsal del frontal horizontal a modo de comparación con el frontal aislado de *Austroraptor*.

Por otro lado, en aves basales como *Archaeopteryx*, *Jeholornis, Confuciusornis, Sapeornis* y enantiornithes (Elzanowski y Wellnhofer, 1996; Chiappe et al., 1999; O´Connor y Chiappe, 2011; Rauhut, 2014; Rauhut et al., 2019; Hu et al., 2020; 2022b; Wang et al., 2021), en general se reconstruye al parietal en el mismo plano que el frontal, aunque el margen dorsal de este último es más alto respecto al margen dorsal del parietal (Figura 18). Cabe destacar que los especímenes de dichas aves basales suelen estar incompletamente preservados, desarticulados y/o desplazados respecto al resto de los elementos (Chiappe et al., 1999; Hu et al., 2020; 2022a). Por ejemplo, en el espécimen Múnich de *Archaeopteryx*, se observa que el parietal se ubica por debajo del frontal al menos en una de sus contrapartes (Rauhut, 2014 fig. 2) tal como lo indican Elzanowski y Wellnhofer (1996), quienes comentan que la sutura entre el parietal y el frontal del espécimen Múnich se encuentran desplazada posterior y ventralmente. A pesar de las posibles reconstrucciones de los cráneos de aves basales, la mayoría de los autores consideran que el complejo fronto-parietal presente en la mayoría de las aves basales corresponde a una condición de cráneos altamente globosos y abovedados presentes en aves derivadas en las cuales el parietal se ubica posteroventralmente respecto al frontal (Bhullar et al., 2016; Maddin et al., 2016). Lo que se observa en *Austroraptor* es una posición que recuerda a la de las aves, ya que el parietal articula ventralmente respecto al frontal y sería una condición intermedia entre los cráneos con el techo frontoparietal recto de la mayoría de terópodos no avianos y un techo craneano abovedado típico de las aves.

Si bien no se preservaron los parietales de *Austroraptor,* la posición ventral y poco desarrollada de la sutura respecto al frontal indica que no existiría una cresta sagital. Para el caso del parietal de *Buitreraptor,* Gianechini et al. (2017) indica que la cresta sagital está presente, aunque es poco desarrollada. Sin embargo, durante la observación de primera mano del cráneo de *Buitreraptor* (Figura 18) no se observó una cresta sagital en los parietales. Más aún, material adicional en estudio de *Buitreraptor* dado a conocer recientemente (MPCA PV

627; Gianechini et al., 2020) muestra parietales bien preservados sin deformación y los cuales carecen de cresta sagital. Por otra parte, la cresta sagital está ausente en aves basales y derivadas (e.g. *Archaeopteryx*; *Confusciusornis*; *Jeholornis;* Enantionithes; Elzanowski y Wellnhofer, 1996; Chiappe et al., 1999; O´Connor y Chiappe, 2011; Rauhut, 2014; Rauhut et al., 2019) (Figura 18). Esto contrasta con la mayoría de troodóntidos, eudromaeosaurios y microraptores los cuales poseen una cresta sagital marcada (Currie, 1995; Xu y Wu, 2001; Xu et al., 2015a; van der Reest y Currie, 2017) o apenas sobresaliente como en *Anchiornis* (Pei et al., 2017a). En este sentido, los unenlágidos poseen la condición derivada presente en las aves con la ausencia de cresta sagital media.

Comparaciones de las estructuras internas del frontal

Gracias a las tomografías computadas, en *Austroraptor* únicamente se observan en la porción medioventral algunos canales que conectan pequeñas cámaras internas que podrían relacionarse con estructuras neurovasculares ya que externamente no se observan recesos que invadan el elemento (Figura 16). A su vez, no se observan espacios interóseos en el interior del frontal por lo que se trata de un elemento macizo. Este hueso contrasta con los frontales de *Archaeopteryx* en el cual se observan notables cámaras trabeculares en su interior (Kundrát et al., 2019). Faltan trabajos que presenten las estructuras o morfología interna del frontal de paravianos para realizar mayor comparación.

Postorbital

El espécimen holotipo de *Austroraptor* conserva el postorbital derecho (Novas et al., 2009) en buen estado de preservación (Figura 19). Este elemento es transversalmente angosto, dorsoventralmente alargado y medialmente curvado, en forma de “coma” en vista lateral (Figura 19). El proceso anterior (o frontal) está roto en su base, pero el escaso grosor de la base sugiere que era proporcionalmente corto. La rama posterior (o escamosa) también está rota en la parte posterior, pero la porción preservada indica que se extendió unos milímetros más en la parte posterior ya que es muy delgado y comprimido lateralmente.

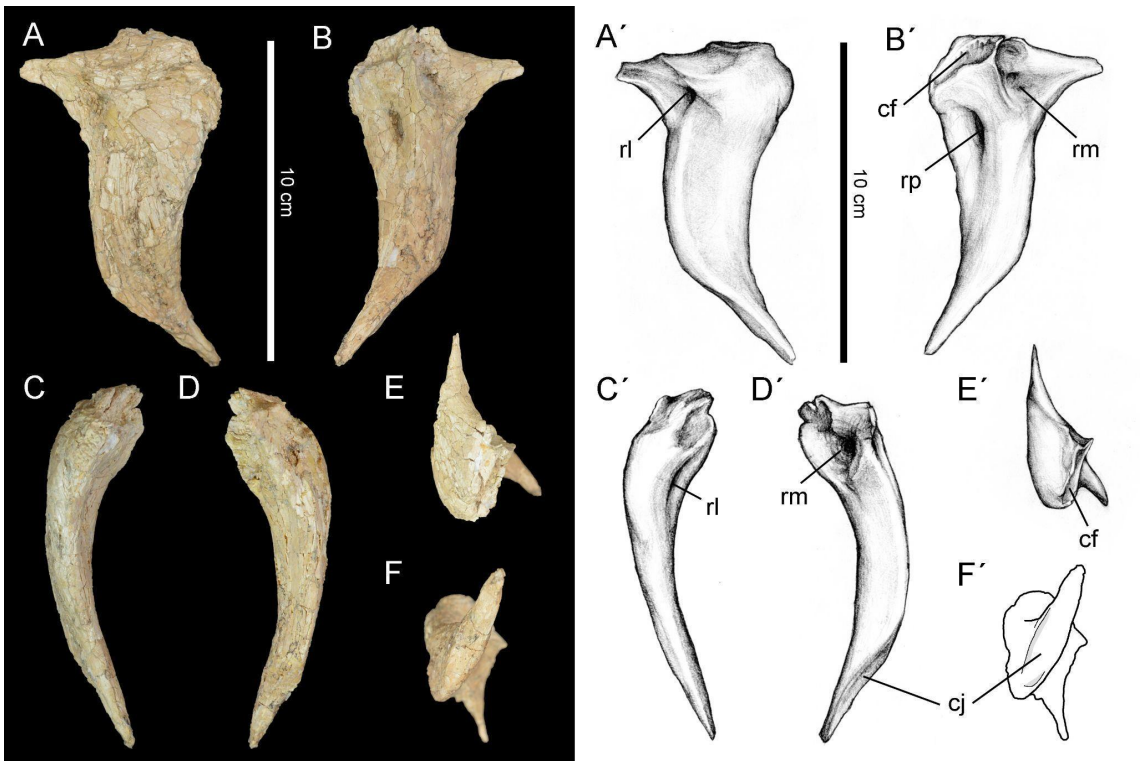

Figura 19. Postorbital derecho de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vista lateral (**A**), medial (**B**), anterior (**C**), posterior (**D**), dorsal (**E**) y ventral (**F**). Abreviaturas: **cf**, contacto con el frontal; **cj**, contacto con el jugal; **rl**, receso lateral; **rl**, receso lateral; **rm**, receso medial.

La rama ventral (o yugal) es la más prominente del postorbital y conforma el cuerpo del mismo (Figura 19). La rama ventral se estrecha ventralmente y su mitad distal se curva anteriormente, siguiendo el contorno de la órbita. En el margen posteroventral de la porción distal hay una superficie articular conspicua, de forma elíptica, para contactar con el yugal.

En la rama anterior del postorbital hay una superficie rugosa que probablemente represente la superficie de articulación con el frontal. Esta concavidad está delimitada posteriormente por una cresta orientada dorsoventralmente. En vista dorsal, el postorbital de *Austroraptor* es anteroposteriormente más largo y se estrecha posteriormente en la rama posterior (Figura 19).

Las imágenes tomográficas muestran que el postorbital de *Austroraptor* posee cámaras internas amplias de tejido esponjoso, principalmente en su rama ventral donde se observan en corte transversal (Figura 20). Respecto a la neumaticidad, pueden diferenciarse al menos tres recesos que invaden, en mayor o menor medida, el cuerpo del hueso (Figura 20).

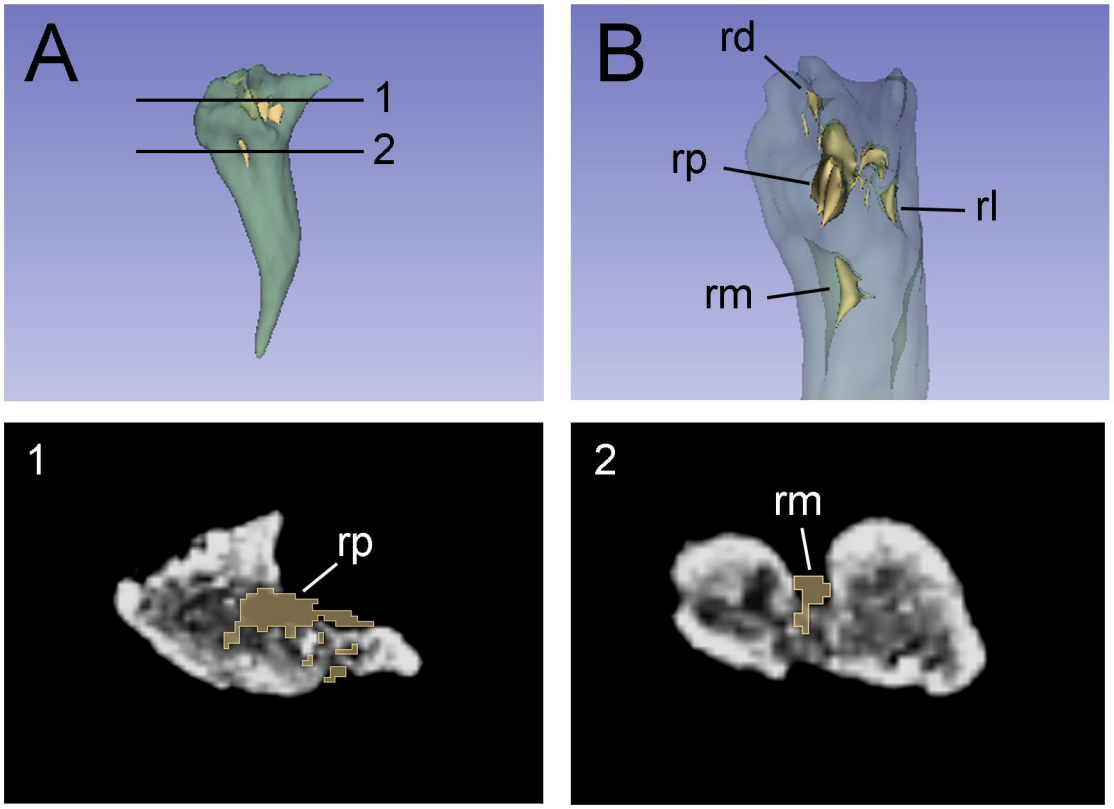

Figura 20. Reconstrucción en tres dimensiones del postorbital derecho de *Austroraptor* en vista medial (**A**), detalle posterior (**B**) y cortes transversales selectos (**1,2**). Abreviaturas: **rd**, receso medial; **rl**, receso lateral; **rm**, receso medial, **rp**, receso posterior. Referencias: en amarillo se indican los recesos y las cámaras neumáticas.

Existe un gran y complejo receso que ocupa la porción dorsal del postorbital y cuyo eje mayor se encuentra dispuesto horizontalmente (Figura 20). El receso posee una apertura que se ubica en la cara medial, entre la conjunción de las ramas ventral y posterior formado por un foramen amplio que se observa a simple vista en el hueso. Por otro lado, el receso muestra pequeños canales dorsales que se conectan con un receso dorsal pequeño y en forma de embudo que se ubica en la cara dorsal del postorbital y que puede observarse a simple vista. Por último, el receso se comunica mediante canalículos con un receso pequeño y semiesférico ubicado en la cara lateral del postorbital. De esta manera, la porción dorsal del postorbital muestra un complejo sistema interconectado de canales que unen una gran cámara y otra más pequeña con tres recesos ubicados en las caras dorsal, medial y lateral (Figura 20).

Otro receso neumático se ubica en la cara medial de la rama ventral, cercano a la conjunción de la rama ventral y anterior (Figura 20). Este receso se observa externamente y es

dorsoventralmente elongado. Este receso posee al menos dos proyecciones internas con forma de canales, cuyas extensiones no pueden precisarse.

Comparaciones del postorbital

El postorbital de *Austroraptor* muestra una gran reducción de las ramas anterior y posterior, mientras que la rama ventral es prominente y conforma el cuerpo del postorbital. Esta condición le confiere al postorbital un aspecto dorsoventralmente alto en vista lateral, en contraste con *Buitreraptor,* así como con la mayoría de los paravianos (e.g., *Deinonychus, Bambiraptor, Sinornithosaurus, Tsaagan* y *Archaeopteryx*; Ostrom 1969; Xu et al., 1999; Burnham et al., 2000; Makovicky et al., 2005), en el que el hueso postorbitario tiene forma subtriangular en vista lateral (Figura 21). Solo los troodóntidos *Gobivenator* y *Caihong,* y las aves basales *Anchiornis* y *Archaeopteryx* muestran un postorbital alargado dorsoventralmente similar al de *Austroraptor* (Figura 21) (Tsuihiji et al., 2014; Pei et al., 2017b; Hu et al., 2018; Rauhut et al., 2018) lo que probablemente indica que la órbita está encerrada posteriormente por el postorbital, y con poca participación de la rama dorsal del hueso yugal. Si bien el postorbital de *Austroraptor* muestra similitudes con algunos troodóntidos y aves basales, es notable que en *Austroraptor* la rama ventral es más robusta y que las ramas anterior y posterior se encuentran muy reducidas.

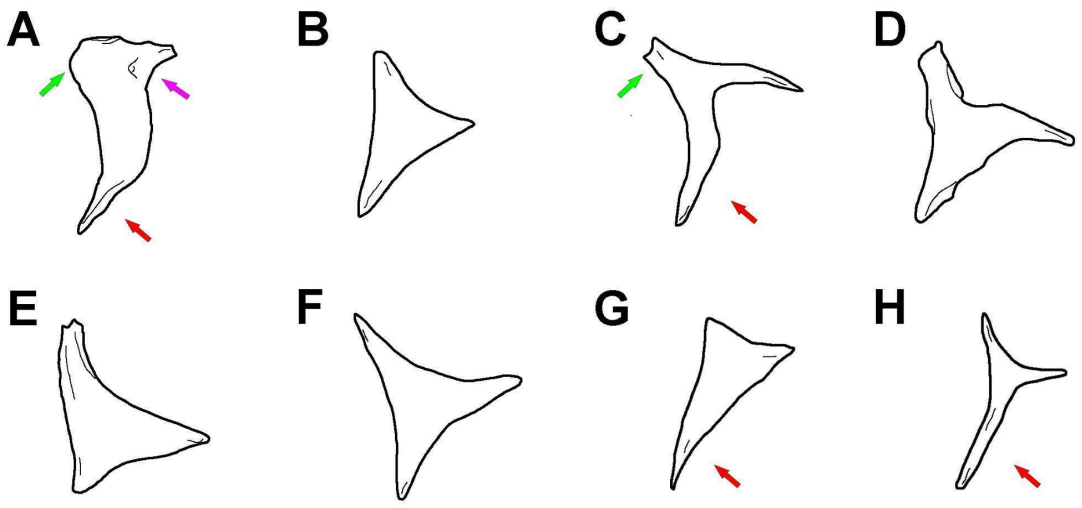

Figura 21. Dibujo interpretativo del postorbital derecho de diversos paravianos en vista lateral view. **A**, *Austroraptor* (MML-195); **B**, *Buitreraptor*, (basado en MPCA 245; Gianechini et al., 2017); **C**, *Gobivenator* (basado en Tsuihiji et al., 2014); **D**, *Deinonychus* (basado en Ostrom, 1969); **E**, *Bambiraptor* (basado en Burnham et al., 2000; Burnham,

2004); **F,** *Sinornithosaurus* (basado en Xu y Wu, 2001); **G**, *Anchiornis* (basado en Pei et al., 2017a); **H**, *Archaeopteryx* (basado en Rauhut et al, 2019). La flecha roja indica la longitud notablemente larga de la rama ventral; la flecha verde indica la rama anterodorsal reducida; la flecha rosa indica la presencia de agujeros laterales entre la rama posterior y ventral. Imagen no escalada.

Comparaciones de las estructuras internas del postorbital

El postorbital de *Austroraptor* muestra notables recesos neumáticos internos. Lamentablemente se desconoce la estructura interna del postorbital de otros paravianos. Sin embargo, en la mayoría de los paravianos (e.g. *Gobivenator, Sinovenator, Saurornitholestes, Dromaeosaurus, Tsaagan, Linheraptor, Microraptor, Anchiornis*) los postorbitales son delgados o laminares cuyos procesos se encuentran reforzados en la cara medial por crestas. En las descripciones disponibles de postorbitales de paravianos no se describen forámenes o recesos en el postorbital. Contrariamente, en *Austroraptor* se destacan al menos dos recesos neumáticos que invaden el elemento. En aves basales como *Archaeopteryx* recientemente se dio a conocer el hueso postorbital y las descripciones disponibles indican la presencia de neumatización al menos en la cara lateral en la confluencia de la rama jugal (ventral) y frontal (dorsal) (Rauhut, 2014; Kundrát et al., 2019). La presencia de recesos y divertículos neumáticos en paravianos basales necesita aun estudios descriptivos detallados para lograr un mejor entendimiento del desarrollo de estas estructuras en esta porción del clado de los terópodos. Cabe destacar que en trabajos donde se exploran la neumaticidad de elementos craneanos de terópodos, como *Skorpiovenator* (Cerroni, 2021), *Alioramus* (Gold, et al., 2013) y *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), tampoco se observan cavidades neumáticas. Sin embargo, en *Carnotaurus*, *Majungasaurus* y *Skorpiovenator* autores previos indicaron la presencia de un foramen neurovascular en la porción dorsal de la cara medial del postorbital, anteriormente a la cresta dorsoventral que separa la órbita de la fenestra temporal lateral (Sampson y Witmer, 2007, Cerroni et al., 2021; Cerroni, 2021). En el postorbital de *Austroraptor*, y esa misma posición, se ubica una cavidad neumática que invade el elemento y que podría tratarse de un divertículo asociado al foramen observado en otros terópodos mencionados anteriormente.

Por otro lado, el postorbital de *Austroraptor* muestra una concavidad con un gran receso neumático en la cara medial, en la porción dorsal justo posteriormente de la superficie de articulación con el frontal. Esta concavidad no se encuentra presente en otros paravianos (e.g. *Deinonychus*, *Saurornitholestes*) ni en el postorbital preservado de *Archaeopteryx* (Kundrát et

al., 2019). Más aún, este receso neumatizado interno a la fenestra temporal es llamativo ya que se encuentra inmerso en la fenestra temporal. Tanto la neumatización anterior y posterior nombradas podrían deberse, en base a sus posiciones, a la invasión de divertículos de sacos neumáticos suborbitales hipotetizados por Witmer y Ridgely (2008) para *Majungasaurus* y *Tyrannosaurus*.

Cuadrado

Se dispone del cuadrado derecho del especímen holotipo de *Austroraptor* (MML-195), el cual se lo describe por primera vez. El elemento está muy erosionado en su capa externa (Figura 22). La porción dorsal del proceso pterigoideo y el cóndilo ventromedial están rotos. Aunque la conservación del elemento es pobre, se pueden observar algunos rasgos.

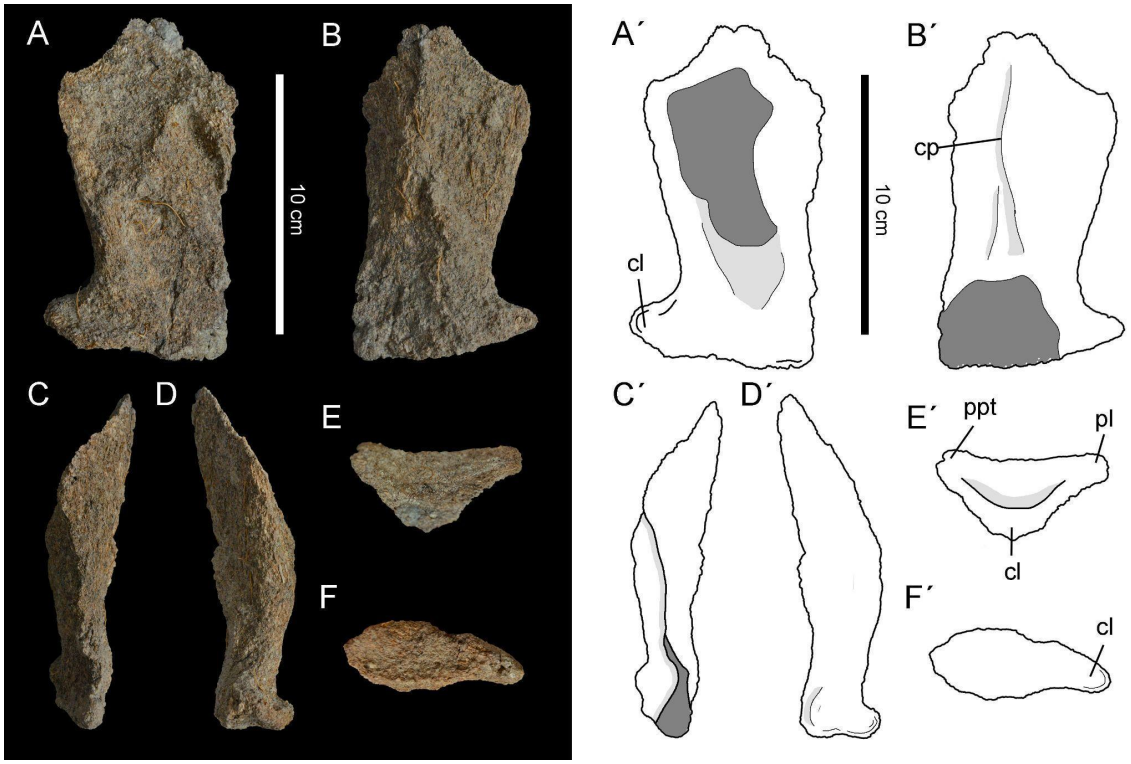

Figura 22. Cuadrado derecho de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vista anterior (**A**), posterior (**B**), medial (**C**), lateral (**D**), dorsal (**E**) y ventral (**F**). Abreviaturas: **cl**, cóndilo lateral; **cp**, cresta posterior; **pl**, proceso lateral; **ppt**, proceso pterigoides.

En vista posterior, el elemento es lateromedialmente ancho con el margen medial recto mientras que el lateral describe una concavidad entre el cóndilo lateral y el proceso lateral

(Figura 22). El margen dorsal es subtriangular al observase en vista posterior. Una cresta longitudinal baja corre a lo largo de la superficie posterior, desde el extremo del proceso dorsal hasta la porción media del eje. Esta cresta separa al proceso pterigoideo ("ala pterigoidea") del proceso lateral ("rama escamosa", "brida lateral", "brida anterior" o "ala yugal" de otros autores, Gianechini et al., 2017). Ambos procesos están separados por un ángulo de alrededor de 100 grados, como se ve en la vista dorsal. El proceso lateral se extiende anterolateralmente más allá del nivel del cóndilo lateral, al observarse en vista posterior. En vista anterior, se presenta una amplia concavidad en la superficie anterior, delimitada lateral y medialmente por los procesos lateral y pterigoideo respectivamente. En vista lateral, el vástago del cuadrado se curva hacia atrás con el margen posterior cóncavo y el margen anterior convexo. El proceso pterigoideo está roto en la porción dorsal y no es posible conocer la extensión anterior de este proceso.

Se conserva el cóndilo lateral de articulación con la mandíbula, y probablemente es más pequeño que el medial, como se puede apreciar en la vista ventral (Figura 22). El cóndilo mandibular lateral se extiende anterior y lateralmente formando una amplia superficie articular que ocupa su superficie ventral y anterior.

Comparaciones del cuadrado

El cuadrado del *Austroraptor* muestra algunas diferencias con el del *Buitreraptor*. En primer lugar, el cuadrado de *Austroraptor* es robusto y dorsoventralmente corto, a diferencia de aquel de *Buitreraptor* que es alargado y grácil (Makovicky et al., 2005; Gianechini et al., 2017). Además, en *Austroraptor* los procesos anterolateral y pterigoideo están menos desarrollados y separados por un ángulo obtuso. En contraste, en *Buitreraptor* son evidentes los procesos bien desarrollados de forma subtriangular, separados por un ángulo agudo, rasgo que fue propuesto como una autapomorfía de *Buitreraptor* por Gianechini et al., (2017). Finalmente, el cuadrado de *Austroraptor* carece del forámen neumático presente en *Buitreraptor* el cual constituye un rasgo distintivo de este pequeño unenlágiido (Gianechini et al., 2017). Algunos troodóntidos como *Sinovenator*, *Zanabazar* y *Gobivenator* (Tsuihiji et al., 2014; Gianechini et al., 2017; Yin et al., 2018) también poseen forámenes neumáticos en su cuadrado, mientras que la mayoría de los dromeosáuridos y microraptoranos carecen de esta característica.

Cuando se observa en vista lateral, el proceso lateral del cuadrado muestra un contorno ligeramente subtriangular, lo que contrasta con la extensión anterior y triangular bien desarrollada del proceso lateral en la mayoría de los paravianos (e.g., *Buitreraptor, Linheraptor, Sinovenator*). Este carácter debe tomarse con cautela ya que el cuadrado de *Austroraptor* se encuentra muy erosionado.

Dentario

Se conservan los dentarios izquierdo y derecho del holotipo de *Austroraptor cabazai* (Novas et al., 2009) y a simple vista muestran morfologías dispares (Figura 23, 24, 26). Ambos dentarios de *Austroraptor* fueron tomografiados lo que permite su comparación. El dentario derecho se encuentra pobremente preservado, comprimido lateralmente y con la superficie erosionada. A simple vista puede observarse que el dentario derecho es más alto, mientras que el izquierdo es más deprimido, pero al observar las tomografías del dentario derecho, se observa que la porción ventral se encuentra comprimida y desplazada ventromedialmente lo que le da aspecto de dentario alto. A su vez, se observa que ocurrió un desplazamiento de la mitad lateral respecto a la mitad medial, tal como se observa incluso a ojo desnudo y siendo notable en el diente de mayor tamaño (Figura 24). Por este motivo la descripción del dentario se basa en el elemento izquierdo.

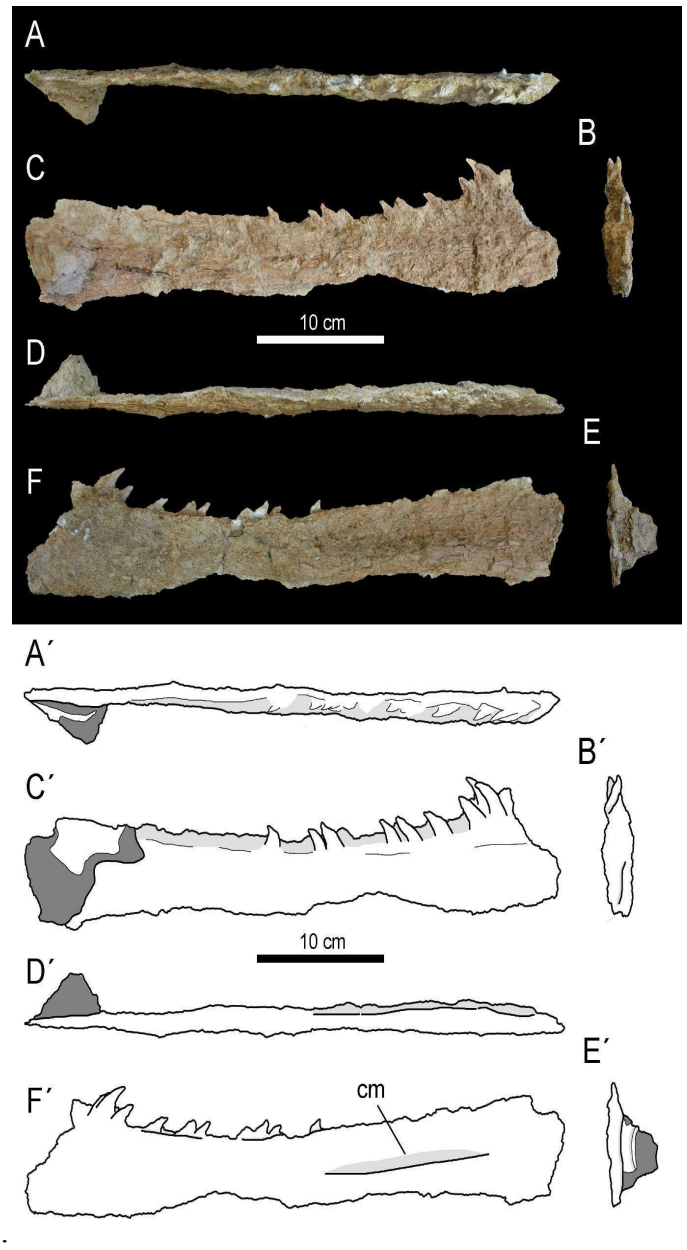

Figura 24. Dentario derecho de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas dorsal (**A**), anterior (**B**), lateral (**C**), ventral (**D**); posterior (**E**) y medial (**F**). Abreviaturas: **cm**, canal meckeliano.

Figura 25. Dentario izquierdo de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vista dorsal (**A**), posterior (**B**), lateral (**C**), ventral (**D**), anterior (**E**) y medial (**F**).

El dentario de *Austroraptor* es grácil, alargado y casi recto en vista oclusal (Figura 25, 26). El dentario izquierdo muestra el extremo posterior lateralmente curvado, que no está presente en el dentario derecho preservado por lo que se desconoce si se trata de una deformación. El margen dorsal es ligeramente cóncavo en vista lateral, mientras que el margen ventral muestra un contorno ligeramente sigmoideo, con la parte anterior convexa y la parte posterior cóncava. Sin embargo, en el aspecto general, los márgenes dorsal y ventral son subparalelos cuando se observa en vista lateral.

El margen anterior del dentario es verticalmente recto en vista lateral y tiene dos protuberancias en su superficie medial, que representan la sínfisis mandibular. La porción caudal, en cambio, se expande dorsoventralmente y muestra un contorno posterior subcircular (Figura 25). Un proceso dorsal está presente en la porción caudal del dentario. Hay una muesca entre el proceso dorsal y la punta caudal del dentario.

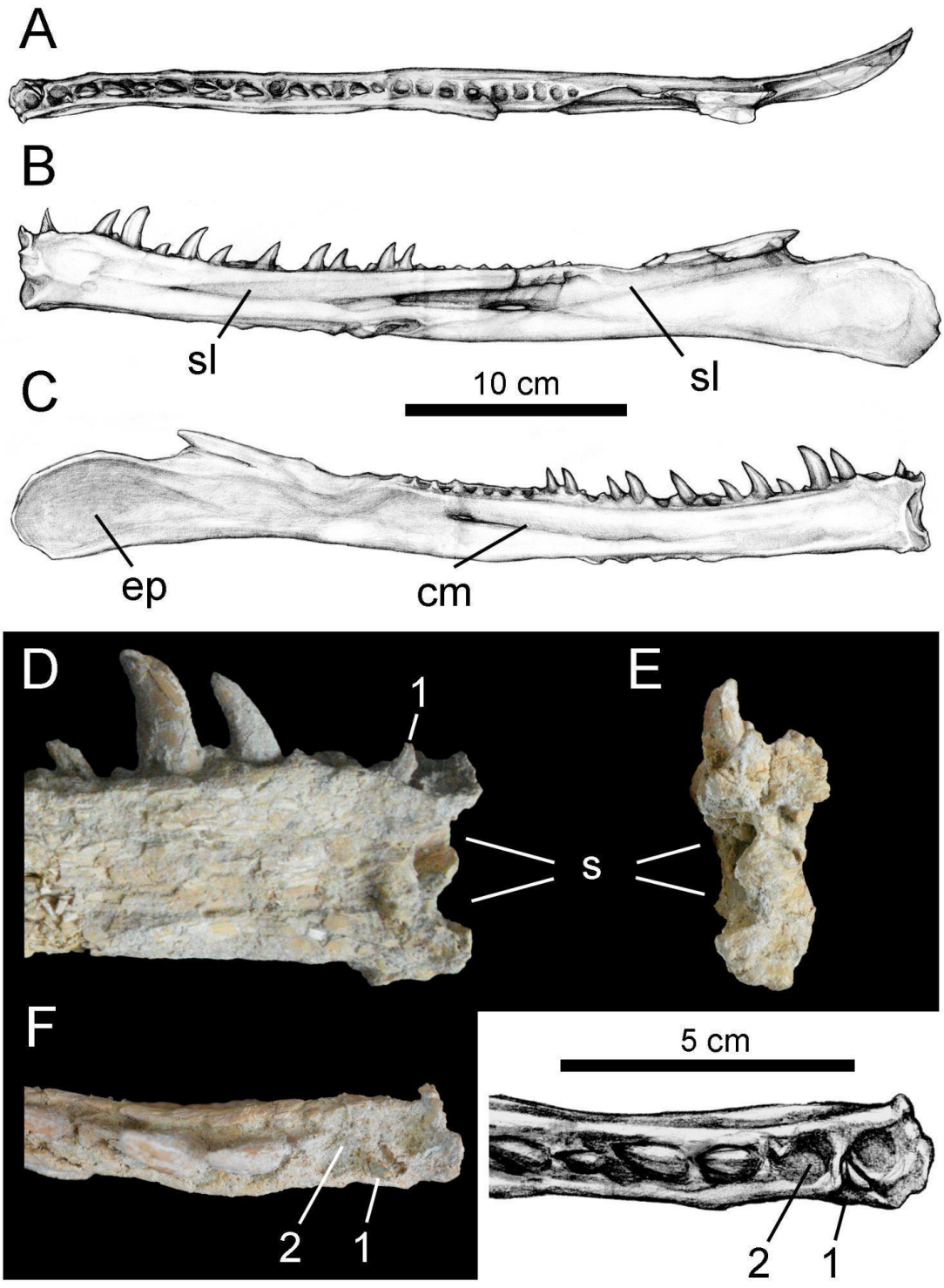

Figura 26. Detalles del dentario izquierdo de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas dorsal (**A** y **F**), lateral (**B**), medial (**C** y **D**), anterior (**E**). Abreviaturas: **cm**, canal meckeliano; **ep**, expansión proximal; **s**, sínfisis mandibular; **sl**, surco lateral.

El cuerpo del dentario posee en casi toda su mitad anterior un contorno de “8” cuando se observa en corte. Esto se debe a que el canal Meckeliano y el canal lateral longitudinal son muy profundos y ocupan casi el mismo nivel. En este sentido, puede observarse en la porción por debajo de los alvéolos de los últimos dientes, una fenestra longitudinal que atraviesa de lado a lado el cuerpo del dentario (Figura 27). Esta fenestra puede observarse también en el dentario derecho.

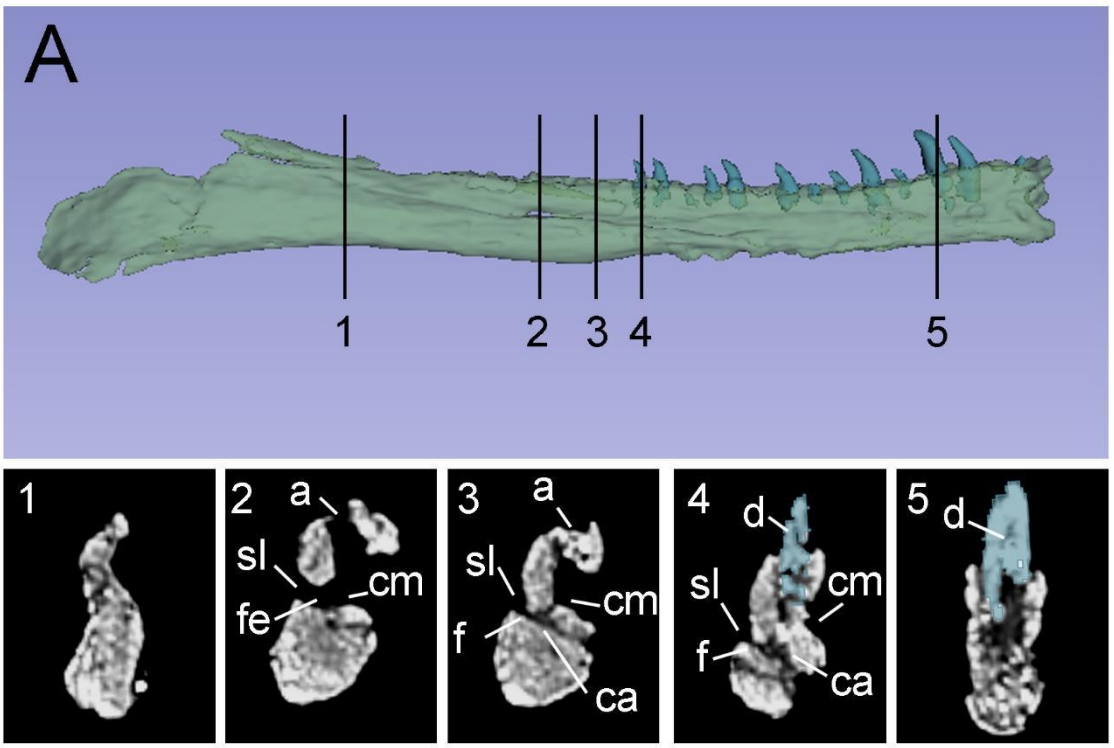

Figura 27. Reconstrucción en tres dimensiones del dentario izquierdo de *Austroraptor* en vista lateral (**A**). Abreviaturas: **a**, alveolo; **ca**, canal alveolar inferior; **d**, diente; **f**, foramen; **fe**, fenestra externa; **sl**, surco lateral longitudinal. Referencias: en azul se indican los dientes. Imagen no escalada.

Con las tomografías computadas no se pudieron discernir canales nerviosos o vasculares debido a la pobre preservación del material. Sin embargo, puede observarse un cambio en la textura interna del dentario, con la porción posteroventral de aspecto compacto, diferente de la porción anterodorsal del dentario, portadora de alvéolos con dientes y cuyo aspecto es menos denso. A su vez, en algunas secciones transversales, puede observarse un foramen en el surco lateral longitudinal por donde ingresa un canalículo que confluye con el canal alveolar inferior. En algunas porciones como en la parte media del dentario, aproximadamente a la altura del diente 15, se observa una clara conexión mediante pequeños

canalículos entre el canal lateral longitudinal, el canal alveolar inferior, y el canal Meckeliano. En la mitad anterior del dentario esta conexión no es evidente.

El dentario posee 24-25 alvéolos y preserva 11 dientes en los dos tercios anteriores del elemento. Los alvéolos son subcirculares en vista oclusal y están separados entre sí por paredes óseas labiolinguales, lo que indica una separación completa entre los dientes adyacentes (Figura 26). Los alvéolos cuarto y quinto son los dientes más grandes conservados, disminuyendo en diámetro hacia atrás. La pared ósea lateral de cada alvéolo es más alta que la medial. Una delgada pared ósea separa anteroposteriormente cada diente y se puede observar placas dentales subtriangulares principalmente en la porción anterior del dentario.

Comparaciones del dentario

Austroraptor, *Buitreraptor* y *Rahonavis* conservan el dentario, lo que permite la comparación entre estos paravianos del hemisferio sur (Novas et al., 2009; Makovicky et al., 2005; Forster et al., 2020) (Figura 28).

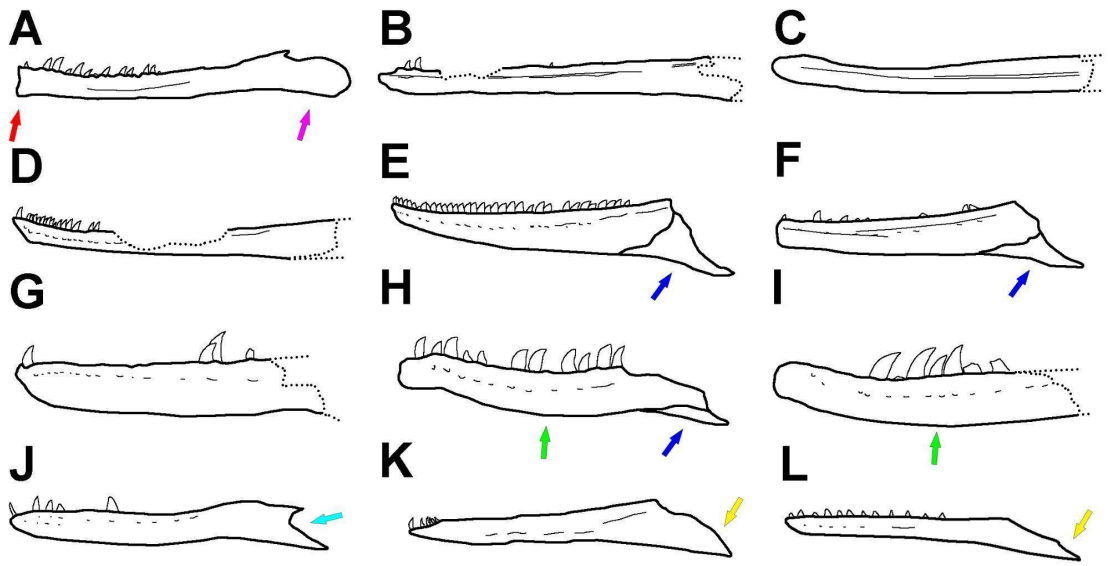

Figura 28. Dibujos interpretativos del dentario de diversos paravianos en vista lateral. **A**, *Austroraptor* (MML-195); **B**, *Buitreraptor* (basado en MPCA 245; Gianechini et al., 2017); **C**, *Rahonavis* (basado en Forster et al., 2020); **D**, *Byronosaurus* (basado en Norell et al., 2000); **E**, *Zanabazar* (basado en Norell et al., 2009); **F**, *Gobivenator* (basado en Tsuihiji et al., 2014); **G**, *Deinonychus* (basado en Ostrom, 1969); **H**, *Linheraptor* (basado en Xu et al., 2010; 2015a); **I**, *Bambiraptor* (basado en Burnham et al., 2000; Burnham, 2004); **J**,

Microraptor (basado en Pei et al., 2014); **K**, *Anchiornis* (basado en Pei et al., 2017a); **L**, *Archaeopteryx* (basado en Wellnhofer, 2009; Rauhut, 2014). La flecha roja indica el margen anterior recto del dentario; la flecha verde indica el contorno convexo ventral del margen ventral del dentario; la flecha azul indica la exposición lateral del esplenial; la flecha rosa indica la extensión dorsoventral de la porción posterior del dentario; la flecha celeste indica la porción bifurcada posterior del dentario; y la flecha amarilla muestra el margen posteroventral agudo del dentario. Imagen no escalada.

En *Austroraptor*, la porción anterior del dentario tiene contorno cuadrangular, con el margen anterior recto. En esta región del hueso los dientes se orientan dorsalmente. Esta condición es similar a *Deinonychus* y *Sinornithosaurus*, mientras que en otros paravianos el margen dorsal del extremo anterior del dentario es oblicuo en vista lateral, con los primeros dientes orientados anterodorsalmente como *Anchiornis*, *Microraptor*, *Archaeopteryx, Sinovenator, Bambiraptor, Saurornitholestes,* y *Wulong* (Burnham, 2004; Rauhut 2014; Pei et al., 2017a, Yin et al., 2018; Currie y Evans, 2020; Poust et al., 2020).

En *Austroraptor* los alvéolos están separados por hueso interalveolar a lo largo de la superficie oclusal del dentario, como ocurre en la mayoría de los paravianos, a excepción de los troodóntidos en los que la porción anterior del dentario tiene un surco continuo en el que anidan los dientes (Currie, 1987). El largo anteroposterior del hueso interveolar de *Austroraptor* es de menor longitud con respecto al largo anteroposterior del alveolo, asemejándose a la condición presente, por ejemplo, en *Buitreraptor*, *Deinonychus*, *Microraptor* y *Byronnosaurus* (Ostrom, 1969; Norell et al. 2000; 2003; Pei et al., 2014). Esta condición contrasta con la porción anterior del dentario de *Rahonavis,* en el que el largo anteroposterior del hueso interveolar es mayor en longitud respecto al largo anteroposterior del alveolo (Forster et al., 2020).

Las placas interdentales están presentes en *Austroraptor,* troodóntidos, *Dromaeosaurus, Anchiornis* y *Archaeopteryx,* mientras que están ausentes en *Buitreraptor,* la mayoría de los dromeosáuridos, microraptoranos y *Rahonavis* (Currie, 1987; Gianechini et al., 2017; Forster et al., 2020; Brum et al., 2021). En *Austroraptor*, la superficie lateral del dentario tiene una fila de forámenes dispuestos en línea y anidados dentro de un profundo surco longitudinal (Novas et al., 2009). Este carácter también está presente en *Buitreraptor*, troodóntidos y anchiornitínos (Currie, 1987; Makovicky et al, 2005; Xu et al., 2011b; Pei et al., 2017a,b), siendo un surco poco profundo en *Archaeopteryx* (Elzanowski, 2001a). El surco longitudinal penetrado con forámenes neurovasculares está ausente en dromeosáuridos y microraptoranos, y se propuso como un rasgo sinapomórfico de los troodóntidos. Sin embargo, esta

característica está ampliamente distribuida porque se exhibe en varios paravianos, incluidos *Austroraptor, Buitreraptor, Rahonavis, Anchiornis* y *Archaeopteryx* (Makovicky et al., 2005; Agnolín y Novas, 2013; Pei et al., 2017a).

Austroraptor exhibe en la porción media del hueso una fenestra abierta lateralmente. Esta fenestra es alargada y coincide con la ubicación de los agujeros de nutrientes más profundos de *Buitreraptor* (Gianechini et al, 2017). Una fenestra abierta es un rasgo único de *Austroraptor* entre los paravianos y no observado en otros terópodos.

En *Austroraptor*, el borde posterior del dentario se expande dorsoventralmente y forma un margen posterior subcircular. Esto es diferente del margen posterior agudo presente en *Deinonychus, Linheraptor, Velociraptor, Troodon, Saurornitholestes* y *Liaoningvenator* (Ostrom, 1969; Xu et al., 2010; Shen et al., 2017; van der Reest y Currie, 2017; Currie y Evans, 2020) (Figura 28). En otros paravianos (e.g., *Anchiornis, Xiaotingia,* Pei et al., 2017a) la porción posterior del dentario se extiende en un proceso posteroventral en forma de lámina (Pei et al., 2017a). Finalmente, en *Microraptor, Sinornithosaurus* y aves derivadas, el extremo posterior del dentario está bifurcado (Xu et al., 1999; Pei et al., 2014; Elzanowski et al., 2018) (Figura 28).

Es interesante notar que la porción del dentario que contiene dientes es anteroposteriormente más corta que en el maxilar. En consecuencia, los dientes ubicados en el extremo posterior del maxilar no tienen contrapartes en el margen oclusal del dentario (Figura 28). Esta condición contrasta con la mayoría de los paravianos en los que la porción con dientes del dentario es más larga que la maxilar (e.g. *Bambiraptor, Linheraptor, Microraptor, Sinornithosaurus*, *Caihong*, *Anchiornis*, *Archaeopteryx* (Xu et al., 1999; 2010; Burnham et al., 2000; Pei et al., 2014; 2017a; Hu et al., 2018; Rauhut et al., 2018). Se desconoce el estado de la serie de dientes del dentario en *Buitreraptor*, debido a que la porción posterior del dentario no se preserva en el espécimen holotipo. La condición descrita anteriormente para *Austroraptor* está presente en algunos terópodos diferentes, como el celofisoideo *Zupaysaurus* (Ezcurra y Novas, 2007), el espinosáurido *Suchomimus* (Sereno et al., 1998) y el abelisáurido *Carnotaurus* (Bonaparte et al., 1990). De esta forma, *Austroraptor* muestra un rasgo autapomórfico o posiblemente plesiomorfico, no presente en otros paravianos.

Surangular

El espécimen holotipo de *Austroraptor* conserva el surangular derecho, que no fue descripto en el trabajo original (Novas et al., 2009). El surangular está mal conservado con la superficie erosionada (Figura 29). Sin embargo, se reconoce por la presencia de una plataforma lateral, similar a otros paravianos, como *Sinovenator* y *Karu* (Yin et al., 2018; Napoli et al., 2021) que permite determinar este elemento. La tomografía del surangular de *Austroraptor* permitió reducir el sedimento digitalmente y observar de manera más precisa la morfología del elemento (Figura 30). En primer lugar, se separó digitalmente una porción anterior que no contacta con el surangular por lo que se trata de otro elemento, posiblemente por la posición se trate del prearticular (Figura 30).

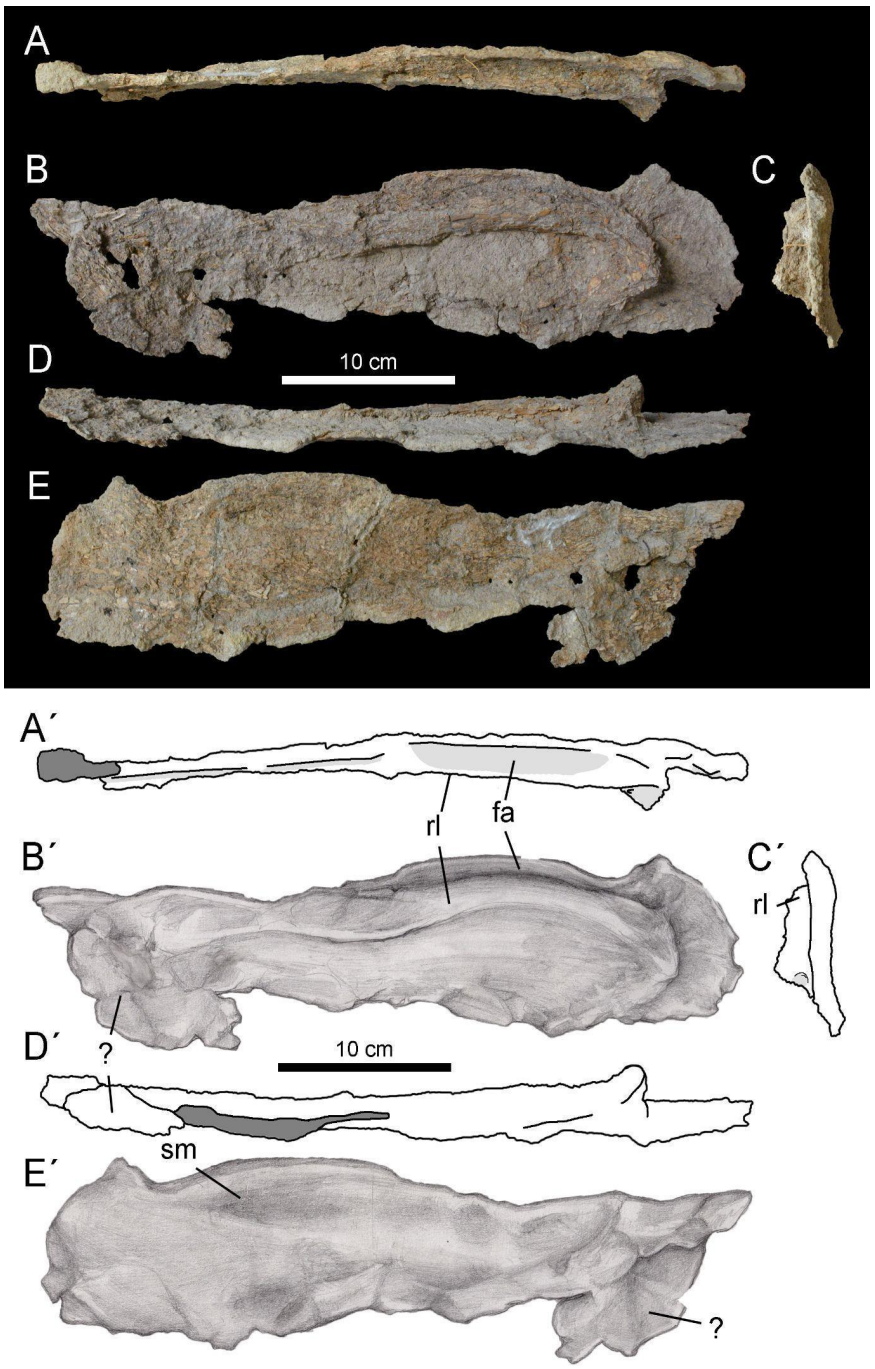

Figura 29. Surangular derecho de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas dorsal (**A**), lateral (**B**), posterior (**C**), ventral (**D**), medial (**E**), views. Abreviaturas: **fa,** fosa aductora; **rl**, repisa lateral; **sm**, surco medial; **?**, fragmento indeterminado.

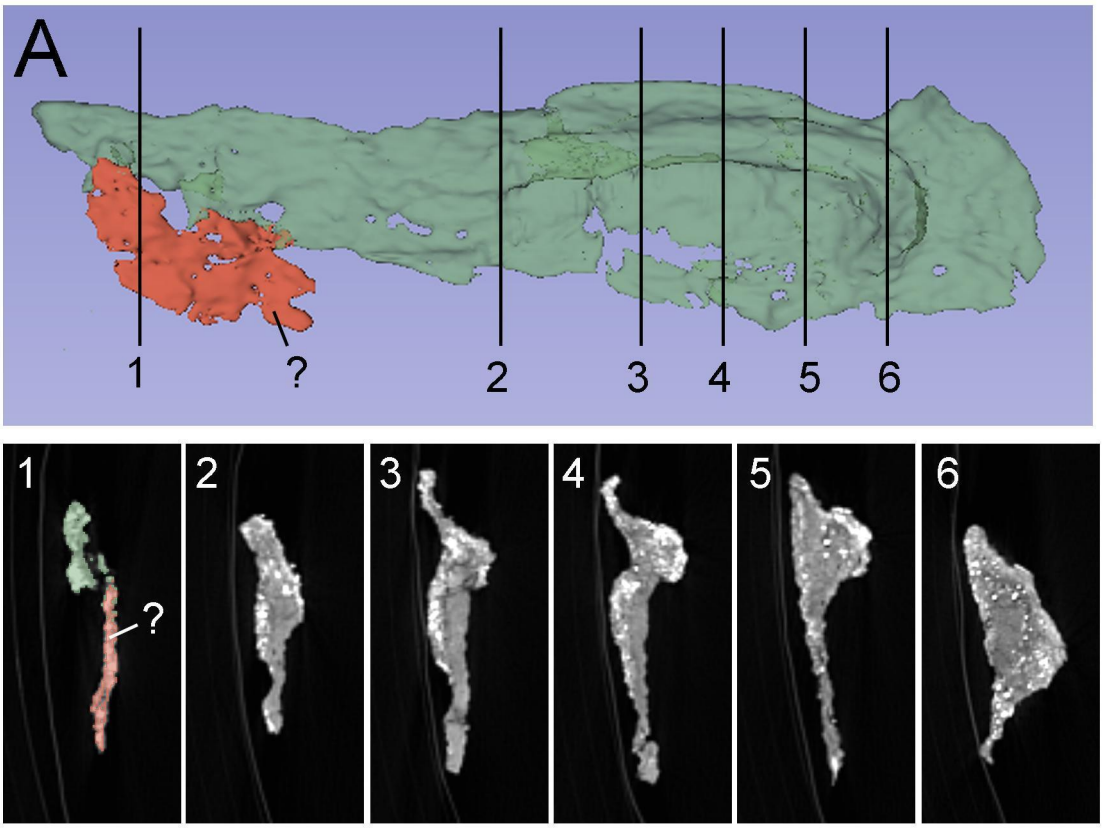

Figura 30. Reconstrucción en tres dimensiones del surangular izquierdo de *Austroraptor* en vista lateral (**A**) y cortes transversales selectos (**1-6**). Referencias: en rojo se indica un elemento indet.

El surangular tiene forma subtriangular en vista lateral, siendo al menos cuatro veces más largo que alto (Figura 29). En la vista medial se ve una plataforma medial en forma de gancho, con el margen ventral cóncavo. Esta plataforma medial ocupa los dos tercios posteriores del hueso, pero sin llegar a su margen posterior. El surangular es recto en vista dorsal y se puede observar la prolongación medial de la plataforma. La fosa aductora, ubicada en la superficie superior de la repisa medial, es ancha y se extiende anteroposteriormente, estando delimitada lateralmente por la plataforma surangular que está orientada dorsalmente, aunque puede estar deformada. En la vista medial se puede observar un surco anteroposterior poco profundo limitado dorsalmente por la plataforma surangular.

En particular, el surangular de *Austroraptor* carece de fenestras surangulares que está presente en la mayoría de los paravianos y tiene una pared medial laminar tal como lo corroboran las tomografías computadas. En la porción anterior del hueso, un fragmento de

hueso laminar está en contacto con la superficie interna del surangular y probablemente representa el esplenial. No se pueden observar superficies articulares para el prearticular o articular.

La tomografía computada muestra que internamente a la repisa lateral puede observarse pequeñas cámaras que poseen la misma densidad que el sedimento que se observa externamente por lo que podría tratarse de cámaras neumáticas internas aunque la definición de la tomografía no permite afirmar.

Comparaciones del surangular

Aunque el surangular de *Austroraptor* está mal conservado, es posible identificar la condición de gancho de la plataforma medial, así como la fosa aductora ancha, ambas características presentes en otros paravianos (e.g. *Gobivenator*, *Sinovenator*, *Linheraptor*, *Kuru;* Tsuihiji et al., 2014; Xu et al., 2015a; Yin et al., 2018; Napoli et al., 2021).

El surangular de *Austroraptor* carece de la fosa surangular en la parte posterior del hueso. Esto puede corroborarse también en las imágenes obtenidas por tomografía computada (Fig. 30). A su vez, este carácter puede observarse en el surangular izquierdo preservado del holotipo de *Buitreraptor gonzalezorum* (Gianechini et al., 2017) y en el surangular preservado de *Pamparaptor*. En la mayoría de los paravianos el surangular presenta un solo foramen surangular como en *Gobivenator, Sinovenator, Adasaurus, Deinonychus, Linheraptor, Tsaagan, Zhenyuanlong* y *Anchiornis* (Ostrom, 1969; Xu et al., 2002; 2010; 2011 2015; Norell et al., 2006; Turner et al. , 2012; Tsuihiji et al., 2014; Lü y Brusatte 2015; Pei et al., 2017a; Yin et al., 2018; Napoli et al., 2021), mientras que en otros paravianos se pueden observar dos forámenes surangulares como en *Sinornithoides*, *Saurornitholestes* y *Kuru* (Russell y Dong, 1993; Currie y Evans 2020; Napoli et al. 2021). Por lo tanto, la ausencia de forámenes surangulares puede ser un rasgo sinapomórfico de Unenlagiidae ya que contrasta con la mayoría de los paravianos en los que el surangular tiene al menos una perforación (ver discusión de caracteres, Capítulo 9).

En *Austroraptor* la fosa aductora es ancha y abierta dorsalmente, recordando a la condición observada en *Deinonychus, Tsaagan* y *Velociraptor*. Por el contrario, la fosa aductora del surangular de *Dromaeosaurus* y *Adasaurus* se abre posterodorsalmente (Turner et al., 2012; Napoli et al., 2021).

Esplenial?

El ejemplar MML-220 referido a *Austroraptor cabazai* preserva un hueso no ilustrado ni descripto en la publicación de Currie y Paulina Carabajal (2012), el cual podría corresponder a un esplenial.

Este elemento fue asignado con dudas a un hueso angular por Currie y Paulina Carabajal (2012) y por Gianechini (2014), aunque este último autor no descartó que se trate de una porción posterior del dentario. Aunque tienen un contorno similar cuando se compara con la porción posterior del dentario (Figura 31), este elemento es diferente porque tiene un surco interno longitudinal y profundo en la porción posterior, así como ausencia de dientes y alvéolos. En contra de la hipótesis de que sea un hueso angular, el elemento muestra una muesca o foramen bien marcado que no se documenta en el angular de ningún paraviano basal conocido (e.g. *Buitreraptor*, *Saurornitholestes*; Gianechini et al., 2017; Currie y Evans 2020). Más aún, las crestas y surcos internos no coinciden con la cara interna del hueso angular. Por este motivo se descarta aquí la propuesta de que el elemento sea un angular. Por otro lado, el elemento posee una muesca bien marcada en la superficie ventral, que recuerda a la muesca hioides presente en el hueso esplenial de la mayoría de los terópodos (e.g. *Allosaurus*, *Carnotaurus*; Madsen 1976; Cerroni et al., 2020) y paravianos basales (e.g. *Buitreraptor*, *Saurornitholestes*, *Deinonychus*; Ostrom, 1969; Gianechini et al., 2018; Currie y Evans, 2020). Más aún, el elemento muestra una forma laminar anterior que recuerda a la porción anterior del elemento esplenial. Por último, las crestas y surcos internos se asemejan al contacto con los huesos dentario y surangular. Por estos motivos, aquí se considera a este elemento como un esplenial derecho. Cabe destacar que cuando se compara en tamaño con el dentario conocido del holotipo de *Austroraptor*, el esplenial es más robusto y más alto dorsoventralmente. Esta diferencia podrá ser explicada cuando nuevos materiales craneanos completos de *Austroraptor* salgan a la luz.

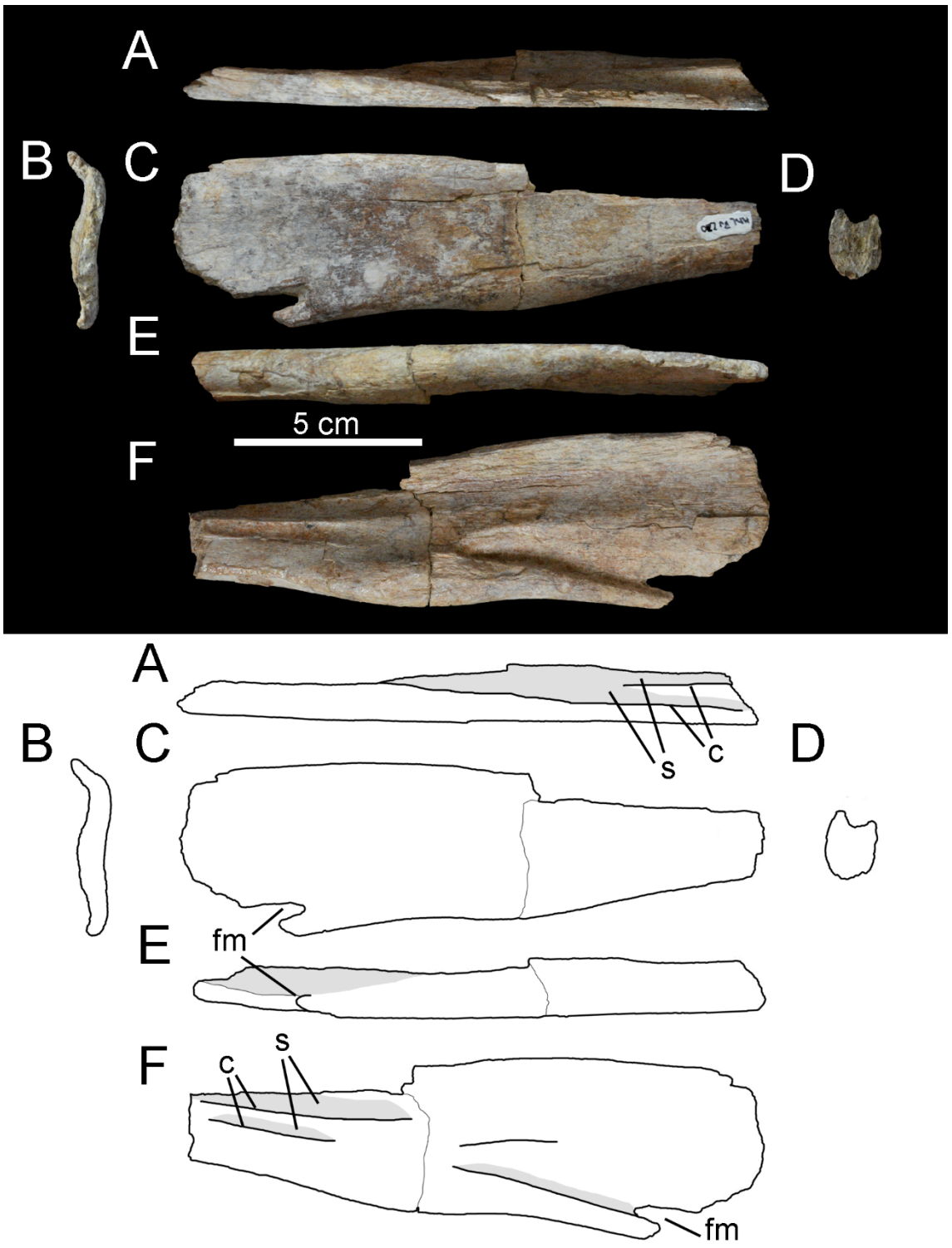

Figura 31. Esplenial derecho? de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vista dorsal (**A**), anterior (**B**), medial (**C**), distal (**D**), ventral (**E**) y lateral (**F**). Abreviaturas: **c,** concavidad; **fm**, foramen milohioideo; **s**, surco.

El esplenial del ejemplar referido (MML-220) se encuentra bien conservado, aunque falta parte de la porción anterior, anterodorsal, la postero dorsal y la porción posterior. Por este motivo el largo total del esplenial no puede ser determinado (Figura 31).

La porción preservada del elemento es subtriangular y se estrecha posteriormente cuando se observa en vista lateral (Figura 31). La porción anterior del hueso está comprimida transversalmente y exhibe un contorno sigmoide, con el margen dorsal medialmente curvado en vista anterior (Figura 31). Por el contrario, la porción posterior preservada es subcircular en la sección transversal. La superficie interna es lisa y tiene una superficie cóncava longitudinal y dorsoventralmente alta. Al contrario, la superficie externa del hueso muestra un surco longitudinal ubicado ventral y posteriormente que es continuo correspondiendo posiblemente al foramen milohioideo. El foramen delimita dorsalmente un proceso ventroposterior en forma de dedo. Este surco es poco profundo en la parte posterior y se vuelve más profundo en la porción anterior. Anterior y ventralmente a este surco, el hueso exhibe una protuberancia interna y tiene una superficie medial cóncava y rugosa. Otro surco longitudinal se abre medialmente en la porción media del hueso, pero tuerce anteriormente y se abre dorsalmente en la porción anterior.

Comparación del esplenial

El posible esplenial de *Austroraptor* se halló separado del dentario, lo que indica que estos elementos no se hallaban fusionados. Esto también se verifica en el holotipo (MML-195), cuyos dentarios no están fusionados con el esplenial. Esta condición se aplica también a *Buitreraptor* en el cual el esplenial no se fusiona con el dentario (Gianechini et al., 2017). La presencia o ausencia de fusión entre esplenial y dentario es variable entre los paravianos, ya que están fusionados en *Zanabazar* y *Archaeopteryx* (Norell et al., 2009; Rauhut et al., 2019), aunque se encuentra no fusionado en eudromaeosaurios como *Deinonychus* y *Saurornitholestes* (Ostrom, 1969; Currie y Evans, 2020).

Una característica distintiva del posible esplenial de *Austroraptor* es la presencia de un foramen milohioideo abierto ventralmente. Esto es compartido con *Buitreraptor* y eudromaeosaurios como *Sinornithosaurus, Saurornitholestes*, y *Dromaeosaurus* (Currie, 1995; Xu et al., 1999; Currie y Evans, 2020), y contrasta con el foramen milohioideo cerrado de troodóntidos (e.g. *Gobivenator* y *Zanabazar*; Norell et al., 2009; Tsuihiji et al., 2014) y *Archaeopteryx* (Elzanowski y Wellnhofer, 1996; Rauhut et al., 2019).

Dentición

El maxilar izquierdo de *Austroraptor* conserva 24 alvéolos y 15 dientes maxilares en posición, mientras que el derecho tiene 13 alvéolos y 4 dientes en posición. El dentario izquierdo de *Austroraptor* conserva 25 alvéolos y 11 dientes, mientras que el dentario derecho no se pueden dilucidar la cantidad de alveolos debido a la deformación, pero sí se observan al menos 8 dientes (Figura 32). Adicionalmente, se han encontrado cinco dientes aislados en asociación con el espécimen MML-195, siendo 3 de ellos mejor conservados (Figura 33). Currie y Paulina Carabajal (2012) reportaron para el espécimen MML-220 dos fragmentos del maxilar derecho con cuatro alvéolos y dos dientes aislados.

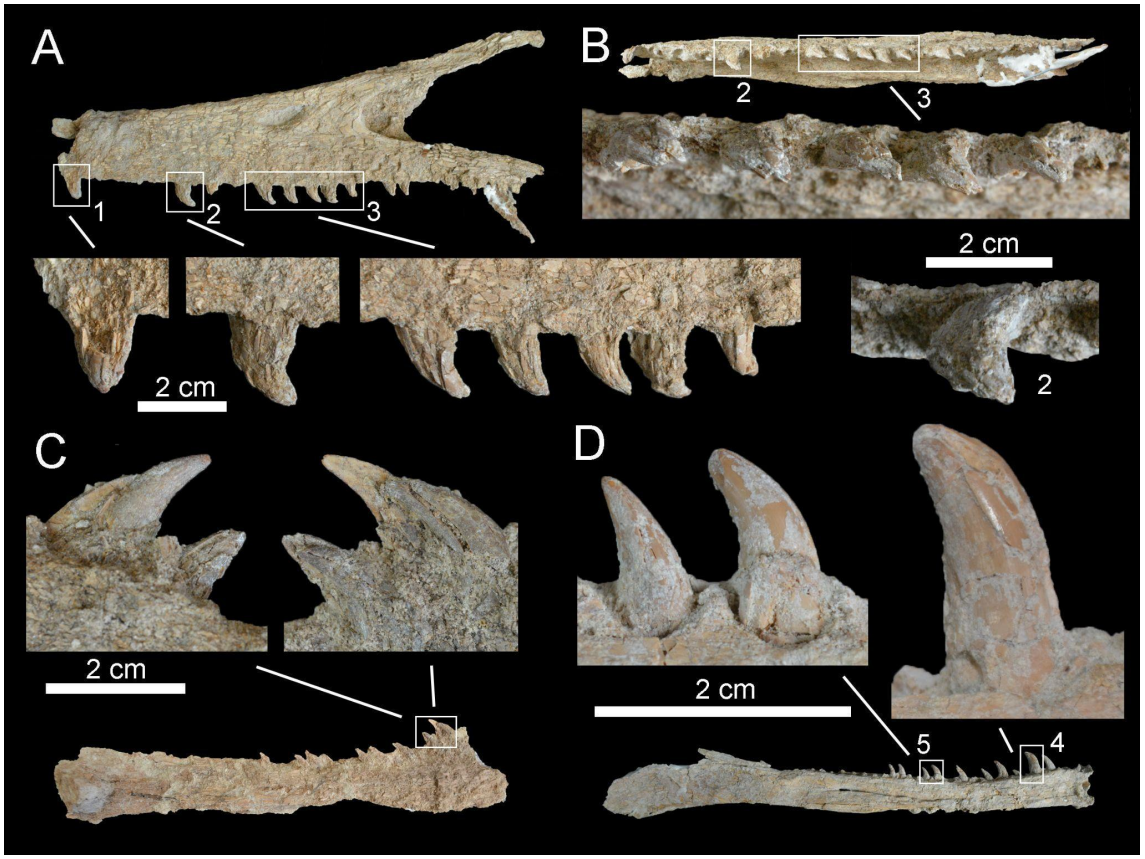

Figura 32. Dientes seleccionados de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas lingual (**A, D**) y oclusal (**B**). **A y B**, dientes de la maxila izquierda, **C**, dientes del dentario derecho, **D**, dientes del dentario izquierdo. La Imagen **C** muestra los dientes más anteriores preservados del dentario derecho en vista labial (izquierda) y lingual (derecha).

Figura 33. Dientes aislados maxilares (**A**) y dentarios (**B** y **C**) de *Austroraptor cabazai* (MML-195). El diente maxilar izquierdo anterior (**A**) se encuentra en vista lingual (**izquierda**) y labial (**derecha**). El diente posterior derecho del dentario (**B)** en vistas labial (**arriba**), lingual (**abajo e izquierda**) y distal (**abajo y derecha**). El diente anterior izquierdo (**C**) en vistas labial (**izquierdo**), distal (**centro**) y lingual (**derecho**).

Aunque el maxilar y el dentario carecen de la serie completa de dientes, las piezas conservadas indican que los dientes más grandes están ubicados en la parte media del hocico (alrededor de las posiciones de los dientes del 1 al 6 en el maxilar y del 1 al 5 en el dentario).

Una de las características más distintivas de los dientes de *Austroraptor* y que lo comparte *Buitreraptor*, halszkaraptorinos y algunos troodóntidos es la ausencia de dentículos tanto en los márgenes mesial y distal (Makovicky et al., 2005; Novas et al., 2009; Cau et al., 2017).

Los dientes maxilares varían en forma y tamaño a lo largo de la serie dentaria (Figura 32). El primer diente preservado del maxilar izquierdo es más ancho anteroposteriormente que los dientes medios y posteriores. Si bien se encuentra erosionado, el primer diente del maxilar derecho también presenta una base de la corona más ancha que los dientes medios. Por otro

lado, el primer diente preservado del maxilar izquierdo no presenta una clara curvatura distal del ápice, la cual es notable en los dientes medios. Esta curvatura no se puede discernir en la maxila derecha por el mal estado de preservación. Por último, el diente anterior presenta una curvatura lingual, y no parece contar con la torsión de la corona presente en los dientes medios.

Con respecto a los dientes medios del maxilar, poseen una condición intermedia entre cónica y zifodonte, ya que presentan una compresión linguodistal a labiomesial. Esta compresión se puede observar claramente en la serie dentaria desde el diente 5 al 15 (se observan en los dientes preservados 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 14 y 15) (Figura 32). A su vez, este tipo de compresión en los dientes nombrados acompaña una curvatura del ápice en dirección linguodistal. Esta curvatura no es producto de deformación ya que el mismo patrón puede observarse en los dientes del maxilar derecho, como así también en uno de los dientes aislados y en las reconstrucciones por tomografía de los dientes maxilares. Esta curvatura es acompañada por una torsión de la corona respecto a la raíz. La torsión y curvatura distolingual de la corona hace que el eje mayor en sección de los dientes medios de la maxila sea oblicuo respecto al eje anteroposterior del cuerpo de la maxila, rasgo observable en vista oclusal. La torsión es clara cuando se observan las imágenes tomográficas del dentario en vista oclusal (Figura 34, 35). En la reconstrucción de los dientes anteriores (e.g. diente 5) se puede observar una clara torsión longitudinal de la corona, que se verifica también en los dientes aislados del maxilar. Esta torsión longitudinal hace que el plano axial de la raíz sea paralelo respecto al plano sagital de la maxila, mientras que el plano axial de la porción distal de los dientes se halla oblicua respecto al plano sagital del maxilar en un ángulo aproximado de 37 grados, con excepción del diente más anterior que presenta un ángulo aproximado de 20 grados (Figura 34, 35). La torsión produce que la cara lingual de los dientes anteriores se dirige posterolingualmente. En el caso de los dientes posteriores, la torsión no es tan clara por lo que se asemeja a los dientes inferiores.

Los dientes posteriores preservados del maxilar de *Austroraptor* (dientes 18 y 19) disminuyen en tamaño respecto a los dientes anteriores y medios. A su vez, carecen de la curvatura lingual del primer diente maxilar y de la curvatura linguodistal de los dientes medios descrita previamente (Figura 32, 34, 35). Por último, estos dientes son cónicos, apenas comprimidos labiolingualmente.

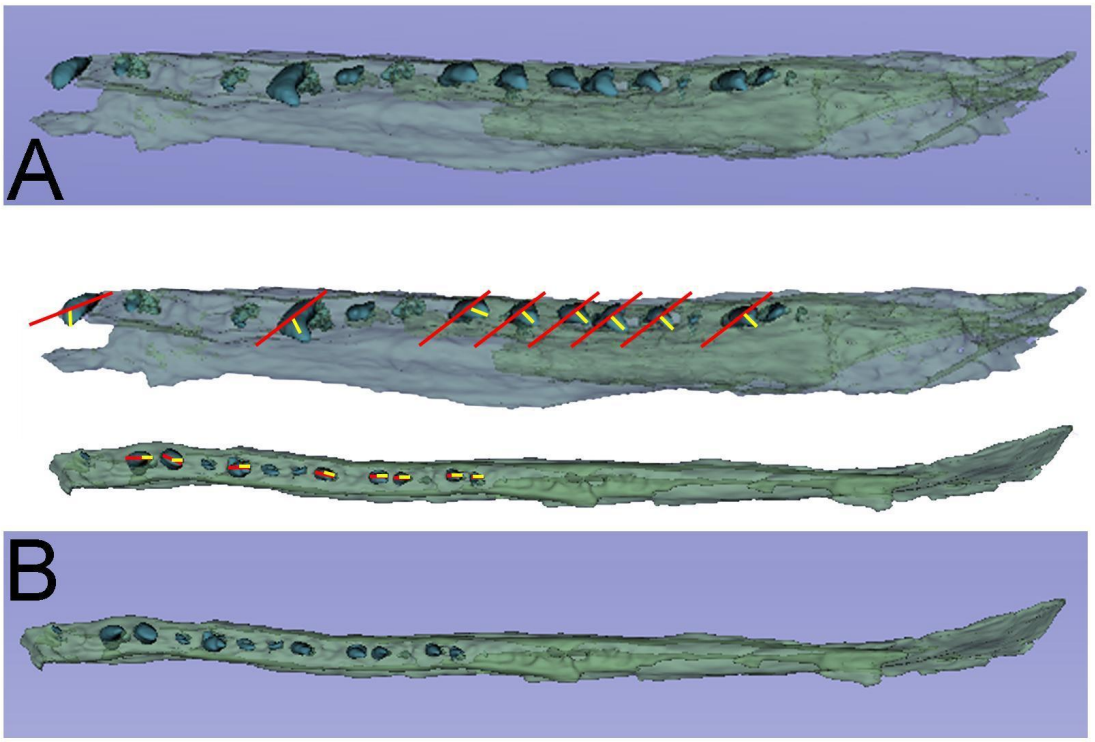

Figura 34. Reconstrucción en tres dimensiones del maxilar izquierdo (**A**) y dentario derecho (espejado, **B**) de *Austroraptor* en vista ventral. Referencias: la línea roja indica el ancho transversal mayor de la base del diente, la línea amarilla indica la dirección a la que apunta la cúspide.

La morfología de los dientes del dentario se mantiene constante a lo largo de la serie dentaria (Figura 32, 34, 35). Son cónicos, con el ápice curvado distalmente, siendo más notable en los dientes anteriores (se observa en los dientes preservados 4 y 6). A su vez, carecen de la curvatura lingual presente en los dientes maxilares. A lo largo de la serie dentaria se observa en sección transversal que el eje mayor es anteroposterior, en el mismo plano respecto al eje longitudinal del dentario. Esto puede observarse en vista oclusal de ambos dentarios preservados.

Los dientes del dentario y los maxilares presentan las siguientes similitudes: 1) las coronas no poseen carinas y carecen de dentículos mesiales y distales (Makovicky et al., 2005; Novas et al., 2009; Gianechini et al., 2011a), como ocurre en los dientes conocidos de *Buitreraptor*; 2) falta de una constricción entre la corona y la raíz, condición que también se aprecia en *Buitreraptor*.

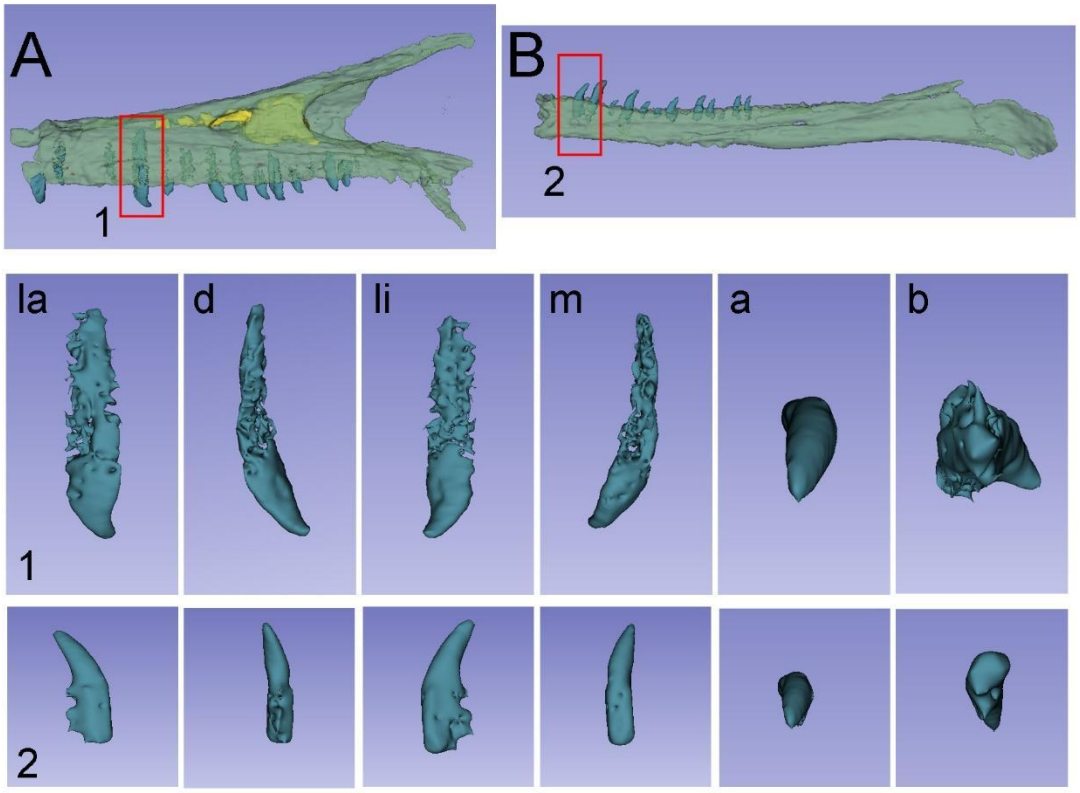

Figura **35.** Reconstrucción en tres dimensiones del diente 5 del maxilar izquierdo (**A**, **1**) y del diente 3 del dentario derecho (espejado, **B, 2**) de *Austroraptor* en vistas labial (**la**), distal (**d**), lingual (**li**), mesial (**m**), apical (**a**) y basal (**b**).

Los dientes de *Austroraptor* también se caracterizan por la presencia de estrías en sus superficies labial y lingual y también por crestas longitudinales que se encuentran separados por suaves surcos (denominadas como "flutes" o estrías, Makovicky et al., 2005; Novas et al., 2009; Gianechini et al., 2011a,b) (Figura 32, 33). Es importante destacar que las estrías de los dientes de *Austroraptor* son consideradas aquí como ornamentaciones de la dentina y/o el esmalte (aunque son necesarios cortes paleohistológicos o imágenes por tomografía microscópica de barrido) y no se refiere a las crestas observados en algunos dientes de *Austroraptor* y de *Buitreraptor* los cuales están restringidos a ciertas partes del diente (ver más abajo). Las estrías ornamentales presentes en *Austroraptor* son numerosas, pequeñas y no muestran un patrón ordenado como ocurre con las crestas o "flutes". Las estrías se pueden observar claramente a lo largo de varios dientes como, por ejemplo, en la superficie lingual del primer diente maxilar, en la superficie lingual del 4° diente dentario izquierdo preservado,

y en el primer diente preservado del dentario derecho de *Austroraptor*. Además, el diente aislado más grande muestra estrías en la superficie mesiolingual.

Con respecto a la presencia de crestas o "flutes" en *Austroraptor* (comparables a los de *Buitreraptor*, Gianechini et al., 2011a,b) se pueden observar tanto en dientes maxilares cómo en dientes del dentario aunque su distribución es más limitada. En los dientes inferiores únicamente se puede corroborar la presencia de crestas en el diente preservado más anterior (diente 1?) del dentario derecho y en el diente 3 inferior izquierdo, siendo este último poco visible por la deficiente preservación (Figura 32). En el caso del diente 1? inferior derecho, puede observarse al menos 3 crestas únicamente en la cara labio-distal. Las crestas están bien marcadas y delimitan surcos internos longitudinales. Contrariamente a lo que ocurre en el diente anterior preservado, los dientes medios y posteriores de ambos dentarios no exhiben crestas. Por último, no se observan crestas linguales en ningún diente del dentario.

Para el caso de los dientes superiores, pueden observarse crestas en los dientes anteriores preservados de la maxila izquierda (dientes 1, 5, 8, 9, 10, 11, 13 y 14) y en uno de los dientes aislados. En estos dientes del maxilar pueden observarse crestas únicamente en la cara lingual. El número de crestas es variable y no se puede establecer una serie clara debido a la condición de preservación del material. Sin embargo, en los dientes 1, 8, 10, 12, 13 y 14, puede observarse una carina prominente que corre desde el margen mesial de la base de la corona, hasta el ápice en su cara lingual. De esta manera, la cresta rodea el diente y acompaña la curvatura linguodistal y la torsión descrita previamente. Esta cresta es aquí considerada como la carena mesial, que tiene la particularidad en *Austroraptor* que a medida que corre hacia el ápice se posiciona en la cara lingual. Posterior a la carena mesial pueden observarse crestas accesorias en los dientes 1, 8, 13 del maxilar izquierdo y en uno de los dientes aislados del holotipo. En el diente 1 pueden observarse 3 crestas accesorias, en el diente 8 se observan al menos 2, y en el diente 13 se ven 2 crestas accesorias. Estas crestas son menos prominentes que la carena mesial y delimitan surcos pequeños entre crestas.

Comparaciones de los dientes

Austroraptor posee numerosos alvéolos y dientes en su maxilar (24) y en su dentario (25). Gianechini et al. (2011a) estimaron la presencia de 25 dientes en el dentario de *Buitreraptor* aunque no se puede constatar el número exacto. En el dentario preservado de *Rahonavis*

(Forster et al., 2020) son visibles 15 alvéolos, aunque probablemente el número de dientes en el hueso completo era aún mayor ya que carece de la porción posterior del hueso. En dromeosáuridos, microraptores y *Archaeopteryx* el número de dientes varía entre 9 y 16 (Makovicky y Norell 2004; Makovicky et al., 2003). Algunos troodóntidos derivados tienen más de 20 dientes (e.g., 19 dientes maxilares en *Gobivenator*; aproximadamente 30 dientes en *Byronnosaurus;* Makovicky et al., 2003; Pei et al., 2017a). La presencia de un gran número de dientes maxilares y dentarios es característico de unenlágidos y en algunos troodóntidos como *Byronnosaurus* (ver discusión de caracteres, Capítulo 9).

Austroraptor y *Buitreraptor* comparten con la mayoría de los dromeosáuridos, microraptores y *Rahonavis* la falta de constricción entre la corona y la raíz (Gianechini et al., 2011a; Hendrickx et al., 2020). Por el contrario, los dientes maxilares y dentarios posteriores de troodóntidos, *Anchiornis* y *Archaeopteryx* muestran una clara diferenciación entre la corona y la raíz (Pei et al., 2017b; Kundrát et al., 2019; Hendrickx et al., 2020).

Los dientes de *Austroraptor* y *Buitreraptor* carecen de dentículos tanto en la carena mesial como en la distal, una condición reportada recientemente para los dientes maxilares de *Ypupiara* (Brum et al., 2021). Esta condición también está presente en algunos troodóntidos (e.g., *Byronosaurus, Gobivenator, Papiliovenator*; Norell et al., 2000; Tsuihiji et al., 2014; Pei et al., 2022), *Halszkaraptor* y aves basales como *Anchiornis, Archaeopteryx* y *Rahonavis* (Cau et al., 2017; Pei et al., 2017a; Forster et al, 2020). Por el contrario, la presencia de grandes dentículos se documenta en la mayoría de los troodóntidos (e.g., *Linhevenator*, *Saurornithoides*), mientras que numerosos y pequeños dentículos están presentes en algunos dientes de troodóntidos, dromeosáuridos y microraptores (Norell y Makovicky, 2004).

Los dientes maxilares de *Austroraptor* varían de zifodontes/cónicos (anteriores y medios) a cónicos (posteriores). Los dientes medios y anteriores presentan una compresión labio-lingual que dibuja un contorno elíptico a la base de la corona en corte de sección. En este sentido, los dientes de *Austroraptor* se diferencian de aquellos de *Buitreraptor,* en que en este último la corona está comprimida labiolingualmente y con un contorno de la raíz en sección en forma de "8" (Gianechini et al., 2011a; 2017). Para el caso de los dientes maxilares de *Ypupiara,* Brum et al. (2021) proponen una condición intermedia entre conidonte y zifodonte. Sin embargo, esta condición difiere de la observada en los dientes maxilares de *Austroraptor* en el cual la compresión labio-lingual es más marcada (ver sección "Comentarios sobre *Ypupiara lopai*", Capítulo 8).

En el caso de los dientes inferiores de *Austroraptor*, su morfología se asemeja a la condición conidonte observada en *Rahonavis,* a la par que difiere de la condición zifodonte presente en *Buitreraptor* (Gianechini et al., 2011a; 2017; Forster et al., 2020). Brum et al. (2021) indicaron la presencia de una curvatura mesiodistal de la superficie labial de los dientes y una depresión labial en la base de la corona en *Buitreraptor* e *Ypupiara,* condiciones que también son observables en *Austroraptor* (MML-195) y *Rahonavis* (Forster et al., 2020).

Diversos autores concuerdan en que uno de los rasgos más distintivos de los dientes de unenlágidos es la presencia de surcos longitudinales y crestas en las superficies labial y lingual ("flutes", Makovicky et al., 2005; Novas et al., 2009; Gianechini et al., 2011a; Brum et al., 2021). Gracias al estudio de la dentición de *Austroraptor* podemos corroborar que esta característica está presente en este unenlágido, aunque es importante aclarar que la disposición y el número de crestas varía a lo largo de la dentición. Los "flutes" o crestas fueron observados en los dientes anteriores y medios de la maxila, y en los dientes anteriores del dentario. Para el caso de los dientes posteriores de la maxila no se pudo corroborar la presencia, aunque no se descarta que puedan estar presentes ya que la preservación de estos dientes en el holotipo de *Austroraptor* es fragmentaria. Por otro lado, las crestas y surcos únicamente se hallaron sobre la cara labial de los dientes del dentario antes mencionados, mientras que en los dientes maxilares se hallan dispuestos en la cara lingual por lo que, durante el cierre de la boca, las crestas y surcos de dientes superiores e inferiores se oponían entre sí.

Esqueleto axial

Elementos axiales se preservan en ambos ejemplares disponibles de *Austroraptor cabazai*: MML-195 (holotipo) conserva el atlas, cuatro vértebras cervicales postaxiales, dos dorsales y una costilla dorsal aislada, mientras que MML-220 conserva vértebras dorsales incompletas y doce centros caudales.

La identificación de las vértebras cervicales y dorsales que aquí se aplica se basa en comparaciones con secuencias presacras más completas, como en *Velociraptor*, *Linheraptor*, *Buitreraptor* y *Shri* (Norell y Makovicky, 1997; 1999; Xu et al., 2010; Novas et al., 2018; Gianechini et al., 2018; Turner et al., 2021). La forma general de los arcos neurales, las proporciones relativas de los centros vertebrales, la posición y la orientación de las

parapófisis y las diapófisis son utilizados para determinar la ubicación aproximada de cada elemento vertebral. Sin embargo, la referencia de las vértebras presacras disponibles de *Austroraptor* es tentativa, a la espera del descubrimiento de especímenes más completos.

Es importante decir que las vértebras cervicales y dorsales del espécimen holotipo de *Austroraptor* tienen el arco neural fusionado con su centro respectivo, lo que sugiere la condición adulta del espécimen.

Vértebras cervicales

Las cervicales conservadas de *Austroraptor* son el atlas, la CV3, la CV6, la CV7 y la CV8. Todas ellas poseen en común la presencia de pleurocelos en la cara lateral del centro vertebral, y la presencia de espinas neurales pequeñas. Sin embargo, importantes modificaciones morfológicas se aprecian a lo largo de la serie cervical desde las cervicales anteriores hasta las posteriores, incluyendo: 1) vertebras anteroposteriores más cortas, 2) vertebras más altas que anchas, 3) centro vertebral pasa de contorno trapezoidal a subcuadrangular (en vista lateral), 4) las parapófisis son más largas en las CVs posteriores, 4) las CVs anteriores tienen una pre- y postzigapófisis dirigidas anterior y posteriormente mientras que las pre- y postzigapófisis de las CVs posteriores están dirigidas dorsalmente.

Atlas

El espécimen MML-195 preserva un atlas completo conformado por el arco neural y el intercentro. La porción izquierda del arco neural está fusionada con el intercentro mientras que la derecha está separada (Figura 36). La porción derecha del arco neural muestra una superficie cóncava en su superficie ventral para la articulación con una superficie convexa en la porción dorsolateral del intercentro. Cada porción del arco neural se bifurca dorsalmente en dos procesos. El proceso interno o “ampolla” (*sensu* Yin et al., 2018) está dirigido medialmente pero no contacta con el opuesto, siendo así diferente de *Deinonychus* (Ostrom, 1969) y recordando a *Sinovenator* (Yin et al., 2018) en el cual ambos procesos internos no contactan. El proceso posterolateral representa a la postzigapofisis cuyas facetas articulares no están claramente definidas como ocurre en *Deinonychus* y *Sinoventor* (Ostrom, 1969; Yin et al., 2018) y tal como lo indicó Gianechini (2014). Tampoco se observan epipófisis como en *Sinovenator* (Yin et al., 2018). Además, el arco neural del atlas de *Austroraptor* es suave, sin

la laminación y sin procesos, similar a *Sinovenator*, aunque contrastando con *Deinonychus* donde se aprecia un sistema de láminas y procesos (Ostrom, 1969; Yin et al., 2018).

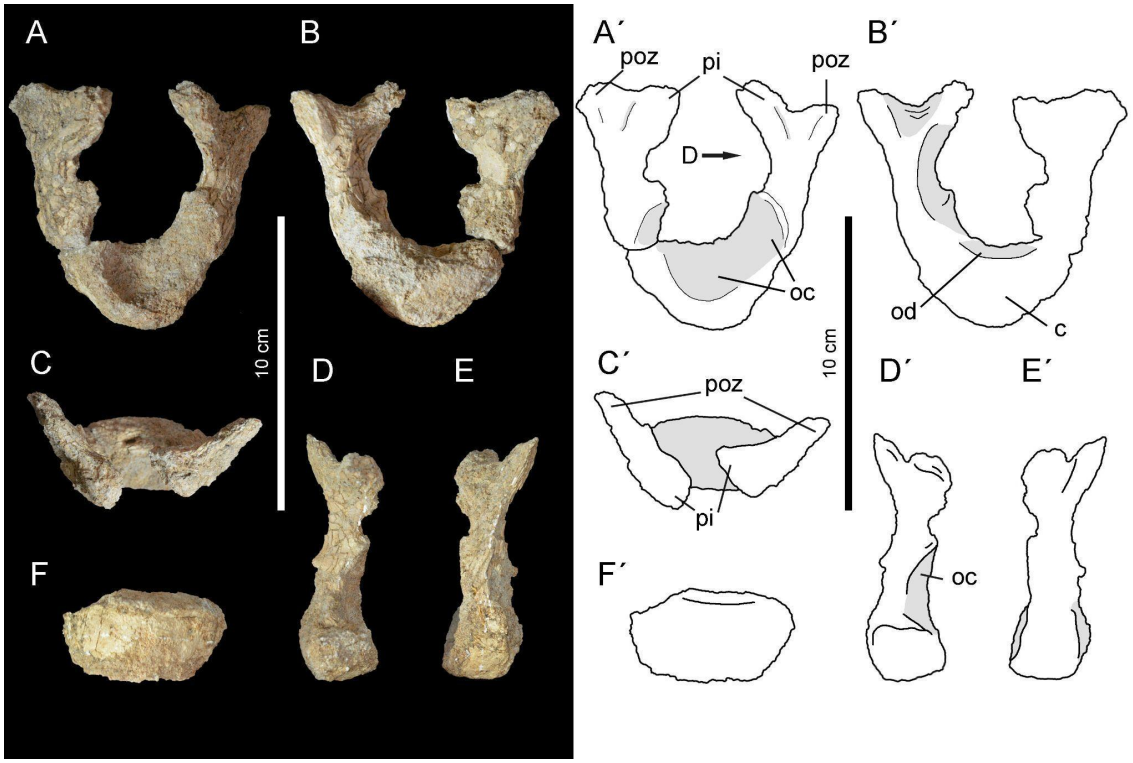

Figura 36. Atlas de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas anterior (**A**), posterior (**B**), dorsal (**C**), interna (**D**), izquierda (**E**) y ventral (**F**). Abreviaturas. **c**. centro. **pi**, proceso interno; **poz**, postzigapófisis; **oc**, concavidad para recepción del cóndilo occipital; **od**, concavidad para recepción del proceso odontoides del axis.

En vista anterior, la base del arco neural muestra un proceso que limita dorsalmente una superficie articular que se continúa con una gran superficie cóncava en el intercentro para la recepción del cóndilo occipital (Figura 36). Este proceso en la cara anterior de la base del arco neural del atlas se observa en *Deinonychus* aunque se encuentra ausente en el troodóntido *Sinovenator* (Ostrom, 1969; Yin et al., 2018).

El intercentro de *Austroraptor* es dorsoventralmente deprimido, siendo transversalmente más ancho que alto. La superficie dorsal del intercentro es cóncava y corresponde a la articulación con las apófisis odontoides (Figura 36). La superficie ventral del intercentro es convexa cuando se observa en vistas anterior o posterior, lo que contrasta con la forma cuadrada del intercentro de *Deinonychus* (Ostrom, 1969) y recuerda, al contrario, a lo que se observa en el

troodóntido *Sinovenator* (Yin et al., 2018). No se observan tubérculos en la superficie ventral como en *Deinonychus* y *Liaoningvenator* (Shen et al., 2017).

Cervical 3?

Esta vértebra es más larga que alta y de forma trapezoidal en vista lateral (Figura 37). La espina neural es baja y las diapófisis son pequeñas, características que indican que esta cervical se posiciona anteriormente en la serie cervical de vértebras, asemejándose a las cervicales anteriores de *Deinonychus* y *Shri* (Ostrom, 1969; Turner et al., 2021) (Figura 37).

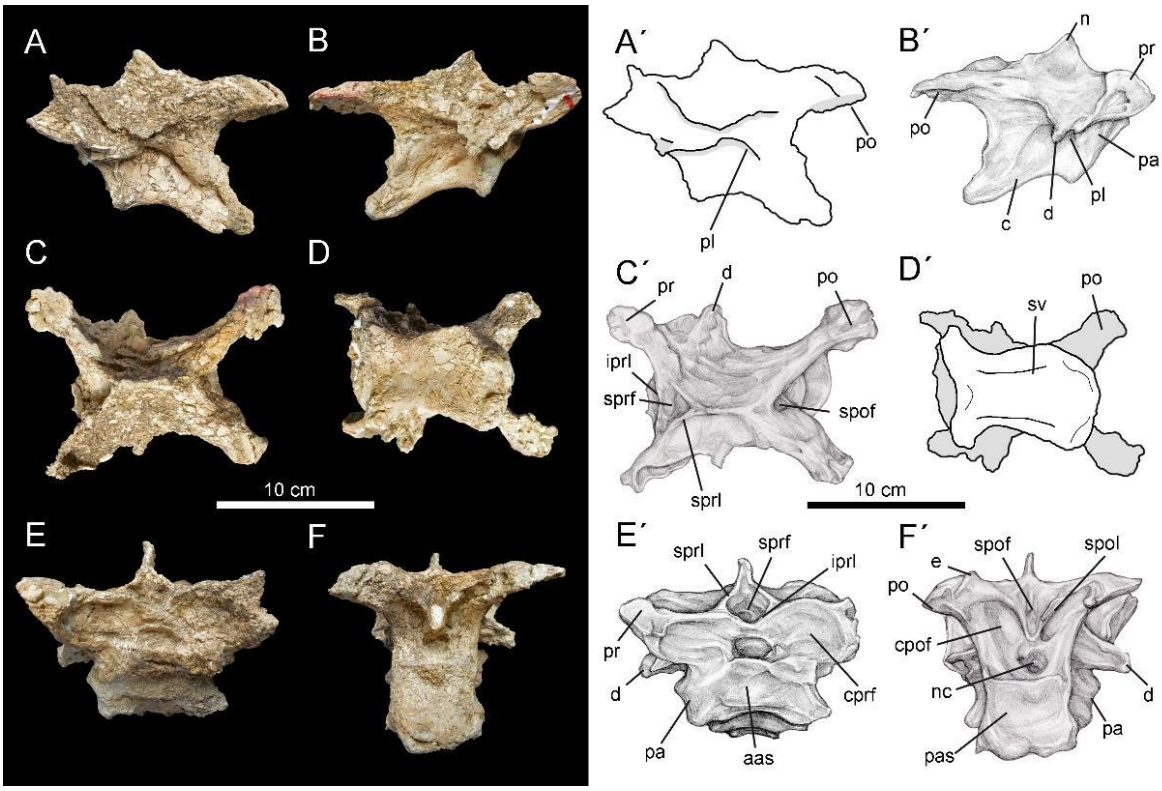

Figura 37. Vértebra cervical 3? de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas lateral izquierdo **(A)**, lateral derecho **(B)**, dorsal **(C),** ventral **(D)**, anterior **(E)** y posterior **(F)**. Abreviaturas. **c**, centro; **cpof**, fosa centropostzigapofisaria; **cprf**, fosa centroprezigapofisaria; **dp**, diapófisis; **en**, espina neural; **ep**, epífisis; **iprl**; lámina interprezigapofisaria; **nc**, canal neural; **pl**, pleurocelo; **pp**, parapófisis; **poz**, postzigapófisis; **prz**, prezigapófisis; **saa**, superficie articular anterior; **sap**, superficie articular posterior; **spol**, lámina espinopostzigapofisaria; **spof**, fosa espinopostzigapofisaria; **sprl**, lámina espinoprezigapofisaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisaria; **sv**, surco ventral.

La espina neural está conectada anteriormente con la prezigapófisis a través de las láminas espinoprezigapofiseal y con la postzigapófisis a través de las láminas espinopostzigapofiseal.

Estas láminas delimitan dorsalmente las fosas espinoprezigapofiseal y espinopostzigofiseal, respectivamente.

Las prezigapófisis son altas y proyectadas anterolateralmente. Están conectadas con las diapófisis a través de las láminas centroprezigapofiseal. Estas láminas delimitan una fosa centroprezigapofiseal, anteroventralmente ubicada respecto a las prezigapófisis. Las prezigapófisis se conectan entre sí a través de la lámina intraprezigopofisaria, dorsal al canal neural, y delimitan ventralmente la fosa espinoprezigapofiseal. La superficie articular de la prezigapófisis está orientada dorsomedialmente.

Las postzigapófisis son largas y se extienden más allá del margen posterior del centro (Figura 37) y sus superficies articulares están orientadas ventrolateralmente. Las postzigapófisis están conectadas con el centro a través de las láminas centropostzigapofisarias, que delimitan lateralmente una fosa centropostzigapofiseal. Medialmente, las postzigapófisis están conectadas entre sí por la lámina intrapostzigopofisaria, que se encuentra dorsalmente al canal neural y encierra medialmente las fosas centropostzigapofiseal. En la superficie dorsal, las postzigapófisis poseen epífisis representadas por una protuberancia que no sobrepasa el margen caudal de la postzigapófisis (Figura 37).

Las diapófisis son proporcionalmente pequeñas y proyectadas lateroventralmente. Las láminas prezigodiapofiseal y las láminas postzigodiapofiseal conectan las diapófisis con las prezigapófisis y las postzigapófisis, respectivamente.

Las parapófisis están representadas por una protuberancia situada en el ángulo anteroventral del centro.

El centro de CV3? es deprimido dorsoventralmente en la porción anterior, pero se expande en la parte posterior, mostrando un margen ventral oblicuo en vista lateral (Figura 37). El margen ventral forma un ángulo cercano a los 35 grados respecto al plano dorsoventral posterior cuando se observa en vista lateral. La superficie ventral del centro es liso, pero con una excavación longitudinal poco profunda. La porción media del centro muestra una constricción con respecto a la porción proximal y distal, cuando se observa en vista ventral, lo que le da aspecto de reloj de arena. En la vista posterior, el centro tiene un contorno subcuadrangular, con el margen dorsal recto, que delimita ventralmente un canal neural circular y pequeño (Figura 37). La superficie articular anterior del centro es

proporcionalmente pequeña, mientras que la superficie posterior es ancha y alta, representando el doble de alto de la cara anterior.

La superficie lateral del centro vertebral exhibe dos pleurocelos ubicados en la mitad anterior del cuerpo vertebral (Figuras 37, 38). Los pleurocelos están separados por crestas oblicuas que tienen una orientación anterodorsal a posteroventral, tal como se observa claramente en la superficie lateral derecha del CV3?. La tomografía de la CV3? de *Austroraptor* muestra que los pleurocelos invaden internamente el centro vertebral. Los recesos del pleurocelo son amplios externamente, y en corte pueden observarse que al menos los pleurocelos superiores muestran proyecciones que se adentran al centro mediante cámaras que son difusas (Figura 38). Esto ocurre en los pleurocelos superiores derechos e izquierdo. En los pleurocelos inferiores no pareciera existir una invasión hacia dentro del centro.

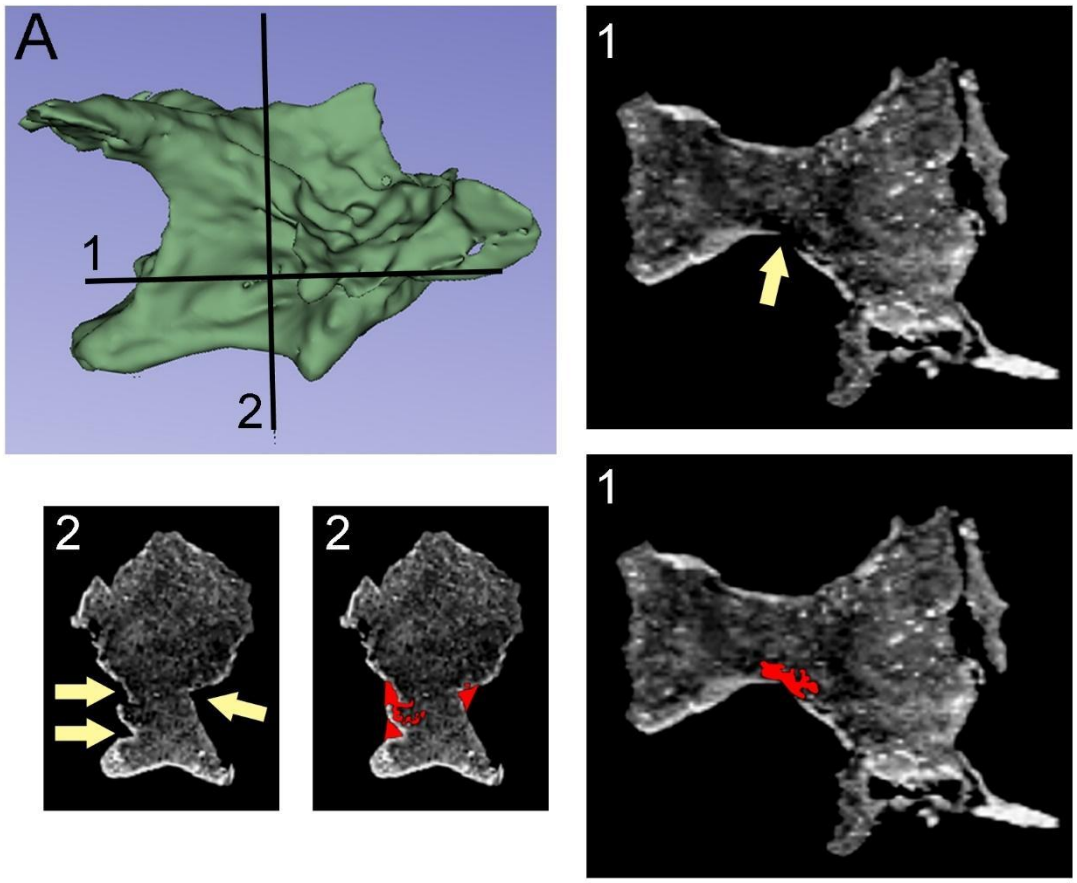

Figura 38. Reconstrucción en tres dimensiones en vista lateral derecha **(A)** y cortes por tomografía selectos **(1-2)** de la vértebra cervical 3 de *Austroraptor cabazai*. La flecha amarilla indica los pleurocelos, y el área roja indica la invasión de los recesos neumáticos. Imagen no escalada.

Cervical 6?

Esta vértebra es deprimida y anteroposteriormente más corta que la CV3?, lo que indica una posición más posterior en la serie cervical. La espina neural es baja y las postzigapófisis no están conservadas (Figura 39). La CV6? muestra el centro con las superficies articulares extremadamente oblicuas, un contorno cuadrado en la vista dorsal y prezigapófisis robustas que se asemejan a las vértebras cervicales medias y posteriores de *Shri* (Turner et al., 2021).

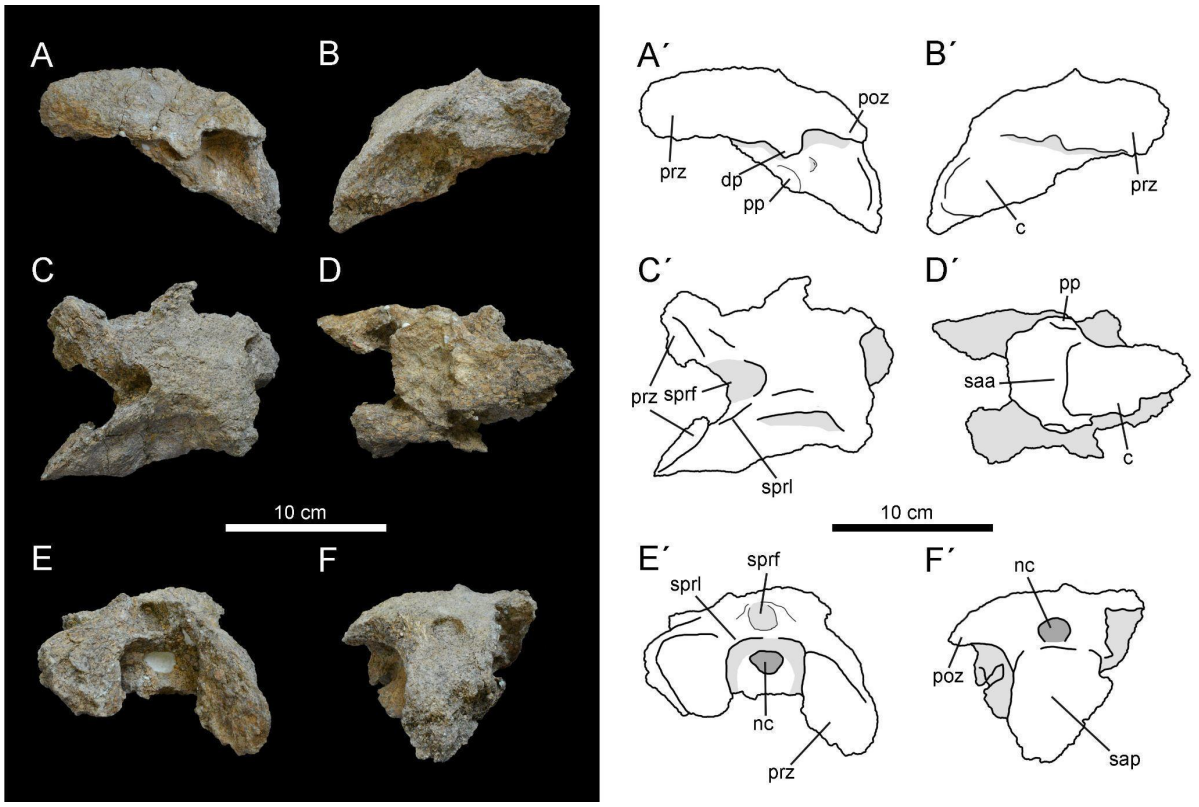

Figura 39. Vértebra cervical 6? de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas lateral izquierdo **(A)**, lateral derecho **(B)**, dorsal **(C)**, ventral **(D)**, anterior **(E)** y posterior **(F)**. Abreviaturas. **c**, centro; **dp**, diapófisis; **nc**, canal neural; **pp**, parapófisis; **poz**, poszigapófisis; **prz**, prezigapófisis; **saa**, superficie articular anterior; **sap**, superficie articular posterior; **sprl**, lámina espinoprezigopofisaria; **sprf**, fosa espinoprezigopofisaria.

Las prezigapófisis son grandes, dirigidas anteriormente y son notablemente más robustas y anchas que las prezigapófisis de la CV3? Ambas prezigapófisis son asimétricas, lo que indica deformación (Figura 39). La superficie articular de las prezigapófisis está orientada dorsoanteriormente.

El centro vertebral de la CV6? es trapezoidal en vista lateral, con el margen ventral oblicuo. Es notable que la porción anterior del centro sea dorsoventralmente más deprimida que la porción posterior (Figura 39), en mucho mayor grado que en la CV3? De esta forma, la superficie articular anterior de la CV6? se dirige anteroventralmente, mientras que la posterior se dirige dorsoposteriormente. Esta morfología se asemeja a las vértebras cervicales anterior y media de *Linheraptor* y *Shri* (Xu et al., 2010; Turner et al., 2021).

La diapófisis es subtriangular en vista dorsal, y situada más posteriormente respecto a la diapófisis de CV3? Está conectado con la prezigapófisis y la postzigapófisis por las láminas prezigodiapofiseales y postzigodiapofiseales, respectivamente.

La parapófisis (conservada del lado derecho) constituye una protuberancia de cuadrangular, cuando se observa en vista posterior. Una lámina prezigaparapofiseal conecta las prezigapófisis y las parapófisis.

Se observan dos pleurocelos (Figura 40). Uno pequeño perfora la porción dorsal del centro, cerca de la conjunción con el arco neural, mientras que otro perfora el centro vertebral. La tomografía computada muestra que los pleurocelos (superior e inferior) invaden la cavidad interna del centro vertebral (Figura 40) aunque no se observan la apertura interna con divertículos como se observa en la CV3? Debido a la condición deprimida del centro vertebral, es notable que el pleurocelo superior se ubique casi a la misma altura que el canal neural, a diferencia de la CV3? que se ubica por debajo.

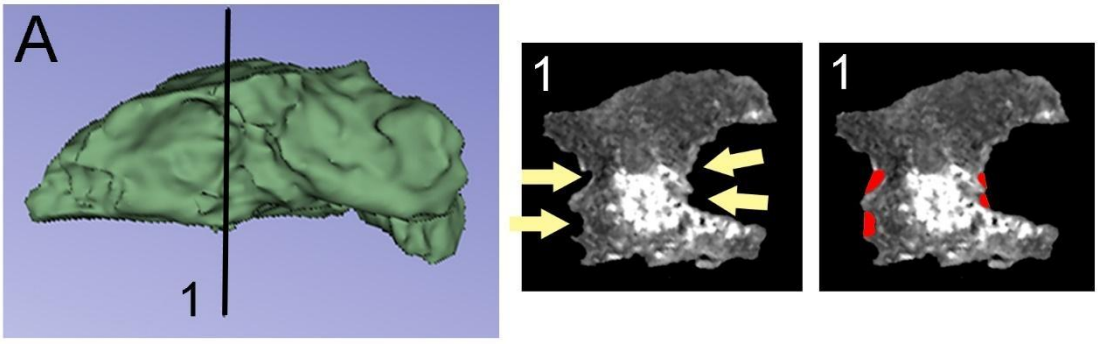

Figura 40. Reconstrucción en tres dimensiones en vista lateral derecha (**A**) y corte por tomografía selecto **(1)** de la vértebra cervical 6? de *Austroraptor cabazai*. La flecha amarilla indica los pleurocelos, y el área roja indica la invasión de los recesos neumáticos. Imagen no escalada.

Cervical 7?

El espécimen MML-195 incluye una vértebra mal preservada, erosionada (Figura 41), solo representada por la porción anterodorsal del centro vertebra y las prezigapófisis. Cuando se comparan en vista dorsal la CV7? y la CV8? ambas muestran un contorno ancho y subcircular en la prezigapófisis, mientras que en vista anterior son subtriangulares y se estrechan dorsalmente.

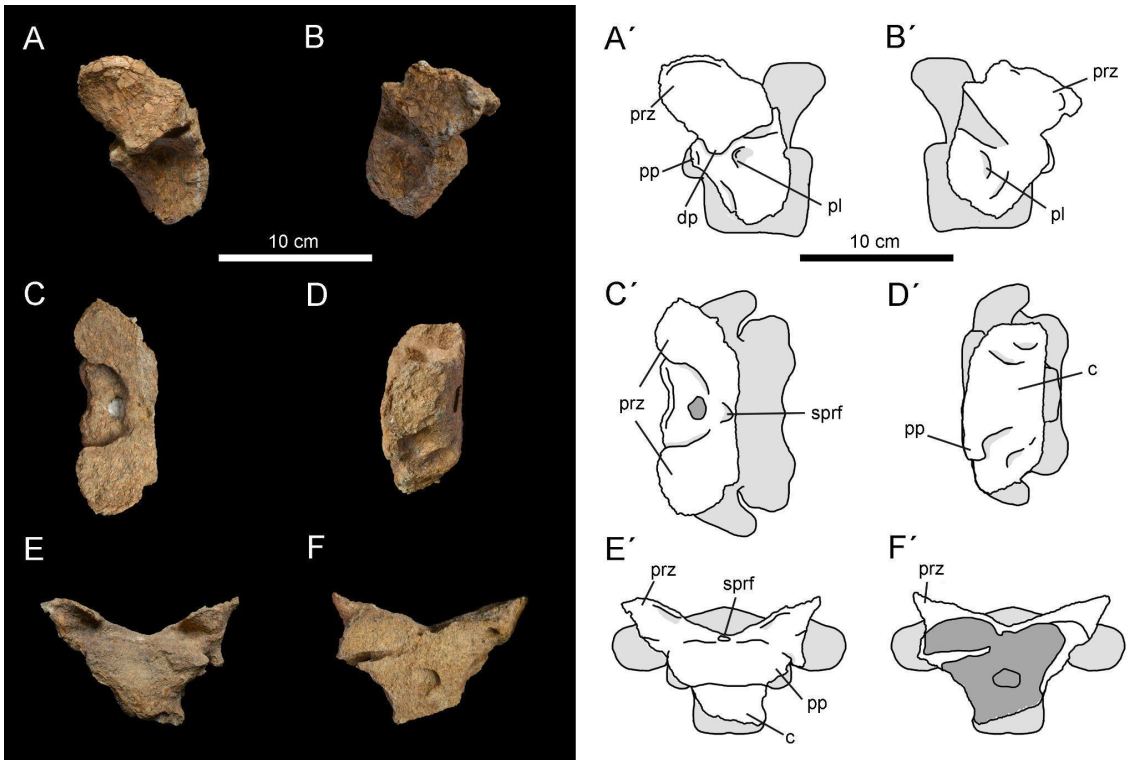

Figura 41. Vértebra cervical 7? de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas lateral izquierdo **(A)**, lateral derecho **(B)**, dorsal **(C)**, ventral **(D)**, anterior **(E)** y posterior **(F)**. Abreviaturas. **c**, centro; **dp**, diapófisis; **pl**, pleurocelo; **pp,** parapófisis; **prz**, prezigapófisis; **sprf**, fosa espinoprezigapofisaria.

Las prezigapófisis están conectadas entre sí por la lámina interprezigapofiseal. La prezigapófisis también está conectada con la diapófisis por una lámina prezigodiapofiseal. La diapófisis es pequeña, subtriangular en vista lateral, y está ubicada anteriormente y desplazada anteriormente en comparación con la CV8? (Figura 41). A su vez, la diapófisis proyecta una lámina posterior que probablemente se conecta con la postzigapófisis y se trate de la lámina postzigodiapofiseal.

El centro vertebral carece de su porción anterior y posterior. La superficie lateral muestra un amplio pleurocelo ubicado en la porción media del centro. El pleurocelo se abre principalmente posteroventralmente. En las imágenes por tomografía computada no se aprecia debido a la preservación del material la invasión de los pleurocelos.

Por último, la parapófisis es pequeña y está ubicada en la porción dorsoanterior del centro, a diferencia de la parapófisis grande y ventralmente ubicada de la CV8?.

Cervical 8?

El ejemplar MLL-195 conserva completa a la vértebra CV8?. Este elemento es más alto que largo anteroposteriormente y más ancho transversalmente que largo anteroposteriormente, y con caras articulares anterior y posterior paralelas y subverticales. La morfología general de esta vértebra se asemeja a la de las vértebras dorsales anteriores (Figura 42).

La espina neural está poco desarrollada tal como ocurre en las cervicales descriptas previamente, y es menos desarrollada que las D2? y D4? Las zigapófisis están bien desarrolladas y robustas como CV7? y son más robustas y anteroposteriormente más cortas que CV3? y CV6? El arco neural está muy excavado en las superficies anterior, lateral y posterior y muestra una notable plataforma dorsal lisa.

Las prezigapófisis se proyectan dorsalmente y sus superficies articulares se orientan dorsomedialmente. Ambas prezigapófisis se conectan entre sí a través de la lámina intraprezigapofiseal. Las prezigapófisis se conectan con el centro a través de las láminas centroprezigopofisarias, y delimitan lateralmente una fosa centroprezigapofiseal que se ubica anteroventralmente respecto de la prezigapófisis. Cada prezigapófisis está conectada con la diapófisis a través de la lámina prezigodiapofiseal, que sirve como límite dorsal de la fosa centroprezigodiapofiseal. Esta fosa es ancha y profunda, y está rodeada anteriormente por las láminas centroprezigopofiseal, dorsalmente por las láminas prezigodiapofiseal y posteroventralmente por la lámina centrodiapofiseal anterior (Figura 42).

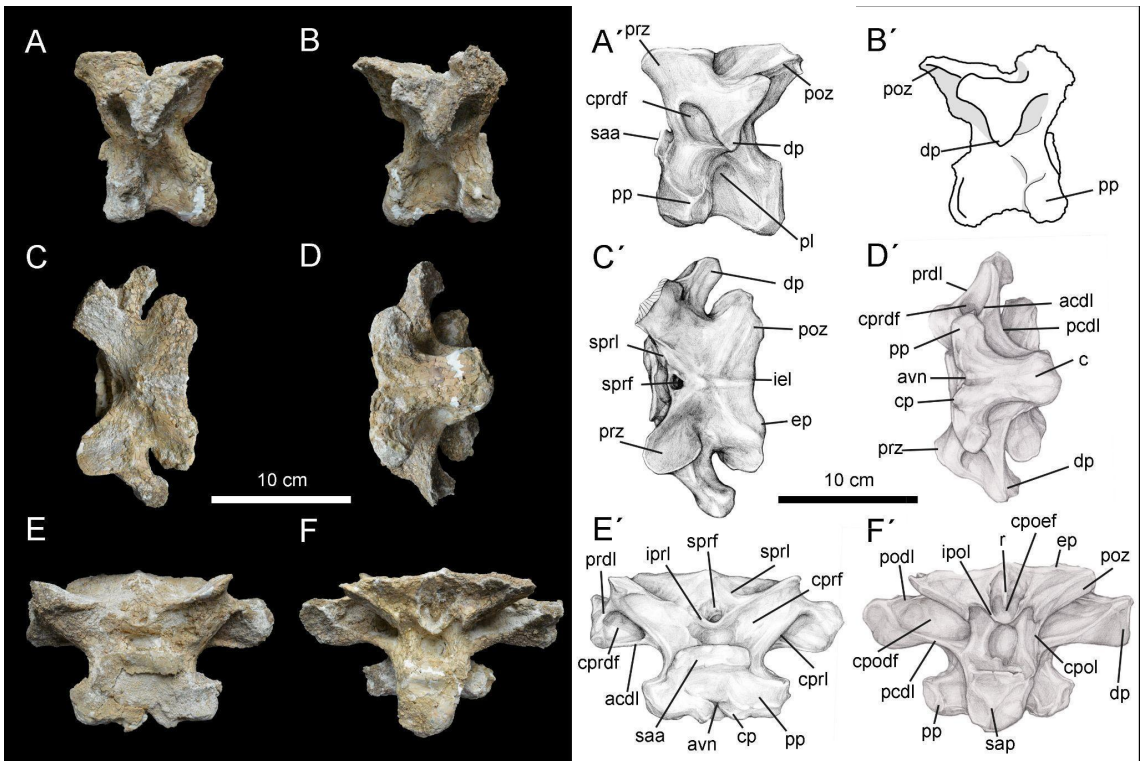

Figura 42. Vértebra cervical 8? de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas lateral izquierda **(A)**, lateral derecha **(B)**, dorsal **(C)**, ventral **(D)**, anterior **(E)** y posterior **(F)**. Abreviaturas: **acdl**, lámina anterior-centrodiapofisaria; **avn**, muesca anteroventral; **c**, centro; **cp**, proceso carotídeo; **cpodf**, fosa centropostzigodiapofisaria; **cpoef**, fosa centropostzigoepipofisaria; **cpof**, fosa centropostzigapofisaria; **cpol**, lámina centropostzigapofisaria; **cprf**, fosa centroprezigapofisaria; **cprdf**, fosa centroprezigodiapofisaria; **dp**, diapófisis; **ep**, epífisis; **iel**, lámina interepipofisaria; **ipol**; lámina interpostzigoapofisaria; **iprl**; lámina interprezigapofisaria; **pcdl**, lámina postero-centrodiapofisaria; **pp**, parapófisis; **poz**, poszigapófisis; **podl**, lámina postzigodiapofisaria; **pr**, prezigapófisis; **prdl**, lámina prezigodiapofisaria; **saa**, superficie articular anterior; **sap**, superficie articular posterior; **spol**, lámina espinopostzigapofisaria; **sprl**, lámina espinoprezigapofisaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisaria.

Las postzigapófisis están bien desarrolladas y presentan la superficie articular orientada ventrolateralmente. Ambas postzigapófisis están conectadas a través de una lámina interpostzigapofiseal. Las epipófisis son pequeñas y se localizan en el margen posterodorsal interno de la postzigapófisis (Figura 42). Ambas epipófisis están conectadas por una lámina interepipofiseal. Una fosa postespinal está delimitada dorsalmente por la lámina interepipofiseal y ventralmente por la lámina interpostzigopofiseal. La fosa postespinal exhibe una cresta dorsoventral interna, que se interrumpe en la porción ventral.

Las diapófisis están bien desarrolladas, lateralmente expandidas y muy excavadas. Las láminas prezigodiapofiseal y las láminas postzigodiapofiseal conectan las diapófisis con las

prezigapófisis y las postzigapófisis, respectivamente. En la superficie anterior, las diapófisis presentan una profunda fosa prezigapofiseal-centrodiapofiseal, que se abre anterolateralmente. La superficie posterior de las diapófisis presenta la fosa postzigapofiseal-centrodiapofiseal, delimitada dorsalmente por la lámina postzigodiapofiseal, posteriormente por la lámina prezigapofiseal-centrodiapofiseal y ventralmente por la lámina postero-centrodiapofiseal. Esta fosa es profunda y ancha y abierta posteriormente.

El centro vertebral es proporcionalmente pequeño con respecto al arco neural (Figura 42). Es lateralmente cóncavo, presentando un contorno subtrapezoidal en vista lateral. La superficie articular anterior es convexa en su porción dorsal, pero cóncava en su mitad ventral. Por el contrario, la superficie articular posterior es cóncava en su porción dorsal y convexa en su porción ventral, lo que sugiere que las vértebras inmediatamente anteriores y posteriores tenían una conformación similar en lo que respecta a las superficies articulares.

Uno de los rasgos más conspicuos de este elemento son las parapófisis bien desarrolladas, que se extienden más allá de los márgenes laterales y ventrales del centro. Tales parapófisis agrandadas confieren un aspecto en forma de "T" al centro, cuando se observan en vista ventral (Figura 42). En la superficie lateral, el centro vertebral presenta un solo pleurocelo inmediatamente detrás de las parapófisis. El centro presenta dos procesos carotídeos redondeados ubicados anteroventralmente y separados por una muesca anteroventral.

La vértebra cervical 8 (CV8) presenta un buen contraste en las tomografías lo que permite observar de manera clara la condición camelada del centro vertebral (Figura 43). A su vez, es interesante que se presenten dos porciones con tejido trabecular menos denso que el resto del elemento. Una porción menos densa es de aspecto globoso y se encuentra en la parte posterior del centro vertebral y separado por una pared ósea más densa de la porción menos densa anterior (Figura 43). La porción menos densa anterior posee forma de “U” ya que rodea lateralmente al canal neural y se extiende hasta el arco neural. En la base, a la altura del pleurocelo se puede observar que se conecta externamente con el pleurocelo derecho, aunque no es clara la conexión externa con el pleurocelo izquierdo.

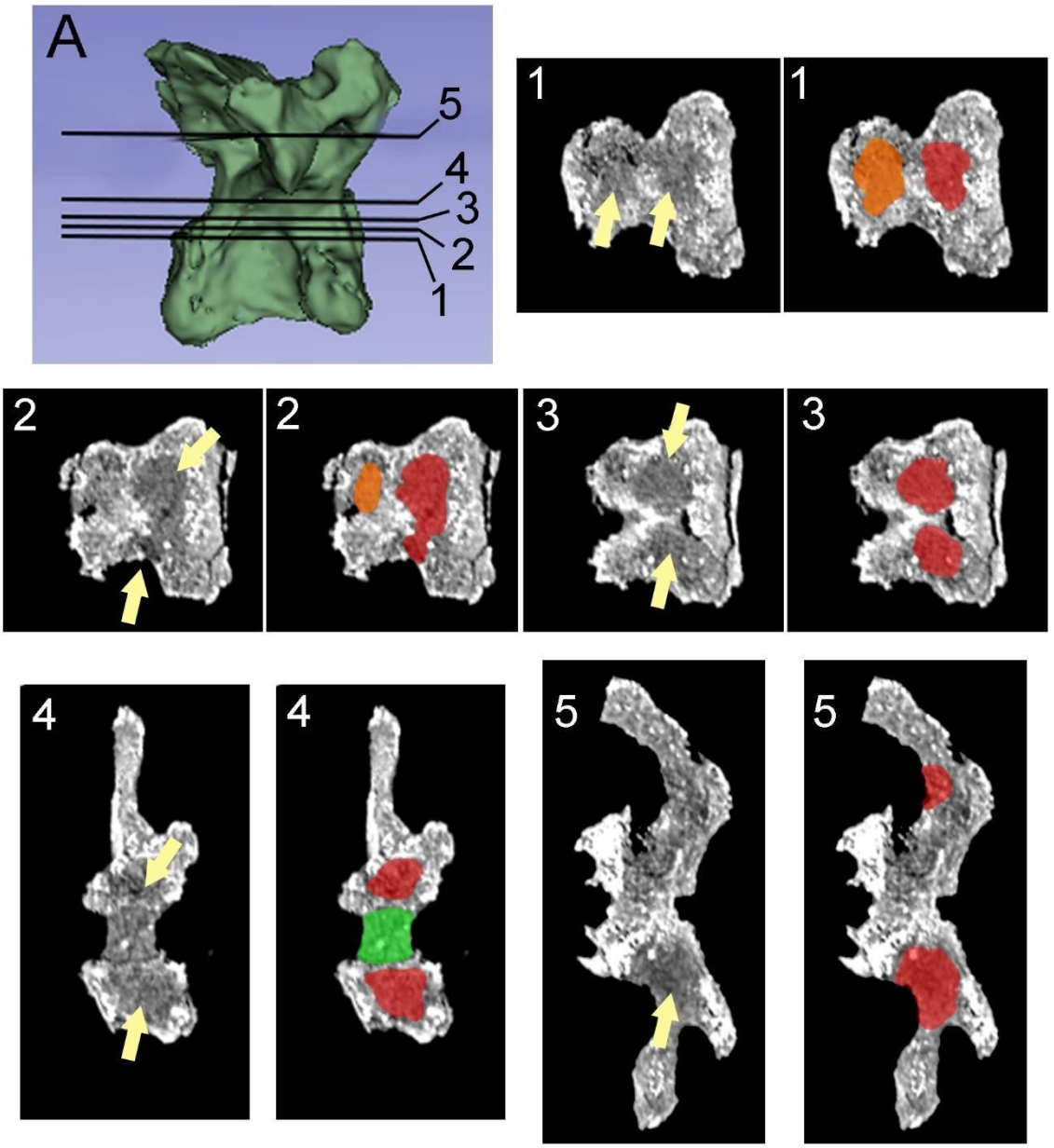

Figura 43. Reconstrucción en tres dimensiones en vista lateral derecha **(A)** y cortes por tomografía selectos **(1-5)** de la vértebra cervical 8 de *Austroraptor cabazai*. Las flechas amarillas indican las áreas óseas menos densas, el área roja indica las áreas óseas menos densas anteriores y el área color naranja indica el área menos densa posterior del centro caudal. Nótese en la imagen 2 la posible conexión entre el pleurocelo y el área menos densa anterior. Imagen no escalada.

Comparaciones de vértebras cervicales

En general, las vértebras cervicales de *Austroraptor* comparten rasgos similares con otros paravianos, incluido el centro platicélico, la presencia de pleurocelos y espinas neurales bajas

(Turner et al., 2012). Además, la superficie articular anterior anteroventralmente dirigida de CV3 y CV6 es un rasgo muy extendido entre los paravianos (Figura 44) (Ostrom, 1969, Senter et al., 2004).

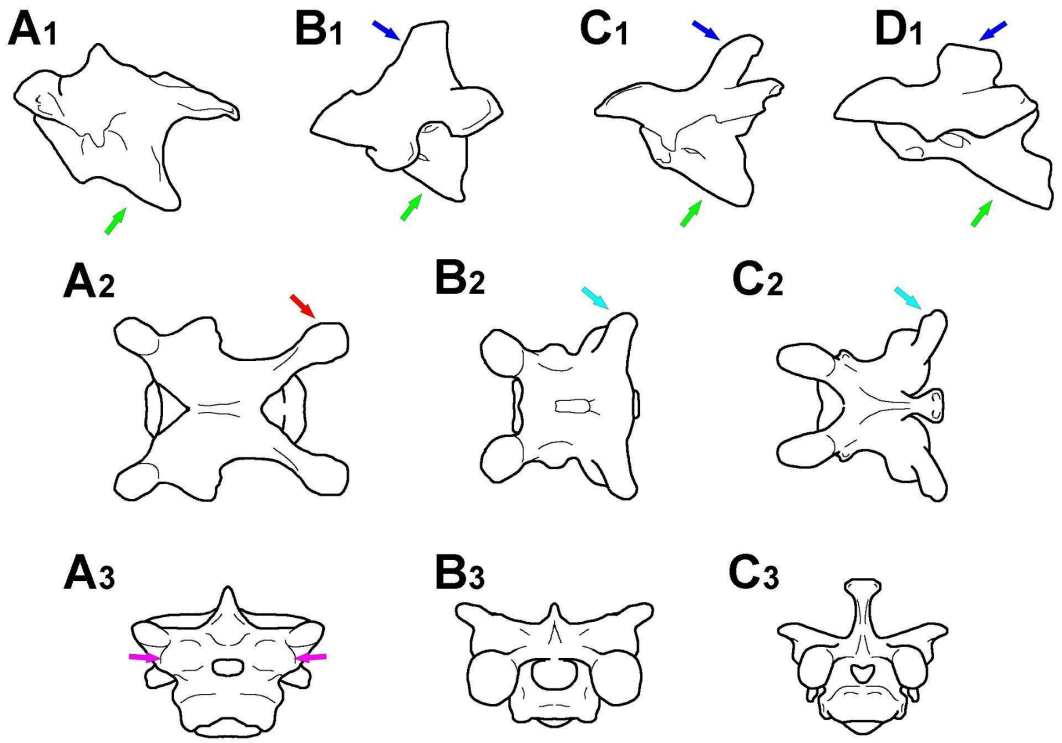

Figura 44. Dibujo interpretativo de la vértebra cervical anterior de paravianos seleccionados en vista lateral **(1)**, dorsal **(2)** y anterior **(3)**. **A**, *Austroraptor* (MML-195); **B**, *Shri* (basado en Turner et al., 2021); **C**, *Deinonychus* (basado en YPM 5204; Ostrom, 1969); **D**, *Gobivenator* (basado en Tsuihiji et al., 2014). Referencias: la flecha azul indica la espina neural bien desarrollada que contrasta con la condición de *Austroraptor*; las flechas verdes indican el margen ventral oblicuo del centro cervical; la flecha roja indica postzigapófisis posteriores extendidas de *Austroraptor*; las flechas celestes indican la extensión posterolateral de las epífisis; las flechas rosas indican la fosa prezigocentrodiapofisaria ancha y profunda. Imagen no escalada.

En la CV3? de *Austroraptor*, la prezigapófisis y la postzigapófisis están dirigidas anterolateral y posterolateralmente, respectivamente, lo que confiere un contorno en forma de "X" en vista dorsal. Esta condición también está presente en diversos paravianos, incluidos *Daliansaurus*, *Deinonychus*, *Tsaagan, Jianianhualong*, *Mei*, *Microraptor*, *Zhenyuanlong*, *Anchiornis* y *Archaeopteryx* (Ostrom, 1969; Xu y Norell, 2004; Wellnhofer, 2009; Pei et al., 2014; 2017a; Norell et al., 2006; Xu et al., 2017; Lü y Brusatte, 2015; Shen et al., 2017)

(Figura 44). Esta condición, extendida entre los paravianos, contrasta con otros terópodos no paravianos en los que las vértebras cervicales exhiben pre- y postzigapófisis alineadas anteroposteriormente (por ejemplo*, Carnotaurus, Sinraptor*, *Tyrannosaurus Mononykus*; *Khan*; *Citipati*; Bonaparte et al, 1990, MACN-CH 894; Currie y Zhao, 1993; Perle et al., 1994; Clark et al., 2001; Brochu, 2003; Balanoff y Norell, 2012). En *Buitreraptor* la condición en forma de "X" es más evidente en las cervicales posteriores, a diferencia de *Austroraptor* en el que esta condición se desarrolla en las vértebras cervicales anteriores y posteriores (Gianechini et al., 2018).

En *Austroraptor* las epipófisis de la vértebra cervical anterior son pequeñas y poco desarrolladas, como también ocurre en *Buitreraptor*, *Gobivenator* y *Anchionis* (Tsuihiji et al., 2014; Pei et al., 2017a; Novas et al., 2018). Esto contrasta claramente con las epipofisis cervicales bien desarrolladas y extendidas posteriormente de los dromeosáuridos *Deinonychus* y *Velociraptor* (Ostrom, 1969; Norell y Makovicky, 1999) (Figura 44).

En *Austroraptor,* la espina neural de las vértebras cervicales anteriores es pequeña y de contorno subtriangular, a semejanza de *Buitreraptor*, en el que la espina neural está representada por una cresta baja. Otros paravianos como *Daliansaurus* y *Halszkaraptor* también presentan espinas neurales reducidas. En contraste, la espina neural es prominente y de contorno subcuadrangular en *Gobivenator*, *Anchiornis, Linhenraptor, Tsaagan, Deinonychus* y *Achillobator* (Ostrom, 1969; Perle et al., 1999; Norell et al., 2006; Xu et al., 2010; Tsuihiji et al., 2014; Pei et al., 2017a).

Las vértebras cervicales posteriores de *Austroraptor* se asemejan a *Deinonychus* y *Achillobator* en que son anteroposteriormente cortas y dorsoventralmente altas, con las prezigapófisis proyectadas dorsalmente. Por el contrario, en la mayoría de los paravianos como *Buitreraptor, Gobivenator*, *Microraptor, Halszkaraptor* y *Archaeopteryx*, las vértebras cervicales son anteroposteriormente alargadas y dorsoventralmente bajas, con prezigapófisis extendidas más anteriormente (Figura 45).

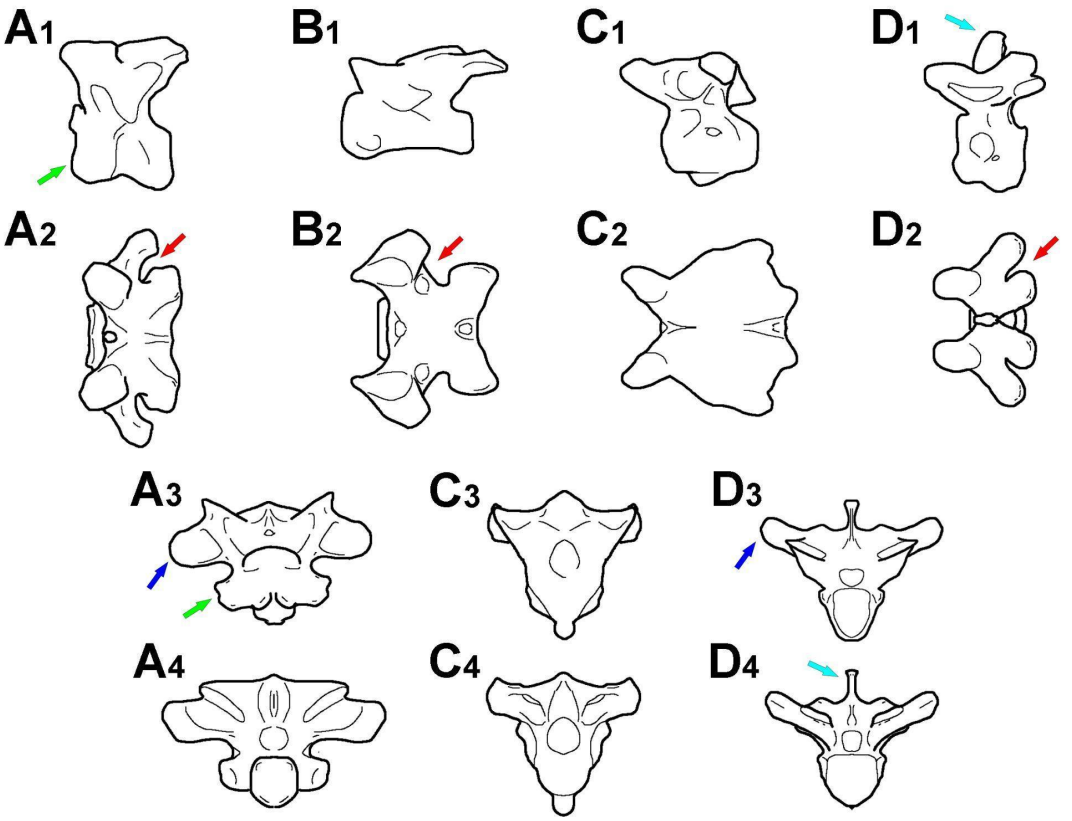

Figura 45. Dibujo interpretativo de la vértebra cervical posterior de paravianos seleccionados en vista lateral **(1)**, dorsal **(2)**, anterior **(3)** y posterior **(4)**. **A**, *Austroraptor* (MML-195); **B**, *Buitreraptor* (basado en MPCA 245; Gianechini et al., 2018); **C**, *Rahonavis* (basado en AU 8656; Forster et al., 1998; 2020); **D**, *Deinonychus* (basado en YPM 5210; Ostrom, 1969). Referencias: las flechas verdes indican las parapófisis de gran tamaño de *Austroraptor*; la flecha roja indica la muesca posterior entre la diapófisis y la postzigapófisis (ausente en *Rahonavis*); las flechas celestes indican la extensión dorsal de la espina neural de *Deinonychus*; la flecha azul indica el proceso transversal bien desarrollado. Imagen no escalada.

Gianechini et al. (2018) describieron para las CV9 y CV10 de *Buitreraptor* la presencia de un par de crestas en la mitad posteroventral del centro, las cuales se proyectan posterolateralmente y terminan en pequeños tubérculos. Estas estructuras están ausentes en las vértebras cervicales preservadas de *Austroraptor*. Sin embargo, ambos taxones de Unenlagiidae muestran parapófisis bien desarrolladas en las últimas cervicales, notablemente más proyectadas lateralmente y más robustas que en otros paravianos, tales como *Deinonychus*, *Achillobator*, *Gobivenator* (Ostrom, 1969; Perle et al., 1999; Tsuihiji et al., 2014; Figura 45). Además, en *Austroraptor* las parapófisis de la CV8 son extremadamente robustas, siendo de tamaño similar al centro respectivo. Este rasgo es exclusivo de

Austroraptor entre los terópodos y se interpreta como un carácter autapomórfico de este taxón.

Austroraptor y *Buitreraptor* comparten la presencia de procesos carotídeos pares, separados por un canal carotídeo, en las vértebras cervicales posteriores (Figura 45). Este carácter también ha sido reportado para *Microraptor, Sinornithosaurus, Tsaagan, Troodon, Sinornithoides*, alvarezsaurios y aves (Chiappe et al., 1999; Currie y Dong, 2001; Chiappe y Walker, 2002; Hwang et al., 2002; Xu, 2002; Norell et al., 2006; Novas et al., 2009; Tsuihiji et al., 2014) constituyendo un carácter diagnóstico de Paraves adquirido convergentemente en Alvarezauridae (Brusatte et al., 2014; Pei et al., 2021).

Comparaciones de las estructuras internas de las vértebras cervicales

Las vértebras cervicales 3 y 6 de *Austroraptor* muestran dos pleurocelos a cada lado del centro vertebral que invaden las trabéculas internas cameladas de la vértebra. En el caso de *Buitreraptor,* que posee vértebras cervicales bien preservadas, no se logra apreciar a simple vista si el único pleurocelo presente ingresa o no a la cavidad trabecular. Esto sí se verifica en *Archaeopteryx* (Britt et al., 1998; Gianechini et al., 2018; Schwarz et al., 2019).

En el caso de la vértebra cervical 8 es notable la separación de dos cavidades trabeculares internas separadas por una pared de tejido más denso. A su vez, es interesante la extensión dorsal de la cámara anterior que se conecta externamente con el único pleurocelo, y a su vez dorsalmente pareciera conectar la fosa centropostzigodiapofisaria (posterior) con la fosa centroprezigodiapofisaria (anterior). De forma similar se describen cámaras porosas en el interior del arco neural de *Archaeopteryx* (Schwarz et al., 2019) las que no llegan a formar una condición claramente camelada. Para el ave basal *Anchiornis* ("*Serikornis"*, sensu Agnolín et al., 2019; contra Lefèvre et al., 2017; ver Materiales y Métodos) se observó la condición camelada en las vértebras cervicales anteriores (Lefèvre et al., 2017). Lamentablemente no existe información provista por tomografías computadas para otros paravianos que permita la observación de la neumaticidad interna de las vértebras cervicales y comparación con *Austroraptor*.

Respecto a la presencia de neumaticidad en las vértebras cervicales, se observa que la mayoría de los paravianos (e.g. *Austroraptor*, *Buitreraptor, Deinonychus, Velociraptor, Archaeopteryx*) poseen cavidades neumáticas relacionadas con el arco (fosas interlaminares)

o con el centro vertebral (pleurocelos). Esto es concordante con el patrón común reconocido para los terópodos en general propuesto por Benson et al. (2011), quienes proponen que las primeras invasiones neumáticas se produjeron evolutivamente en las vértebras cervicales ya que son las más comunes y se encuentran ampliamente distribuidas dentro del clado Theropoda.

Vértebras dorsales

Solo se conservan dos vértebras dorsales de *Austroraptor*. Corresponden al espécimen holotipo (MML-195) e incluyen las probables vértebras D2? y D4? Estos elementos son anteroposteriormente cortos y presentan una espina neural bien desarrollada. La D2? tiene un contorno similar a CV8? cuando se compara en vista lateral (Figura 46). Ambas vértebras tienen una prezigapófisis bien desarrollada y una fosa prezigapofiseal-centrodiapofiseal ancha. Sin embargo, la D2? tiene la espina neural alta y la cresta ventral se observa en otras vértebras dorsales anteriores de los paravianos (por ejemplo, *Buitreraptor*, *Deinonychus*).

El D4? de *Austroraptor* se diferencia de la D2? en que tiene una espina neural alta y una lámina paradiapofiseal bien desarrollada. Además, la parapófisis del D4 es más pequeña que la del D2?.

Dorsal 2?

Esta vértebra se preserva casi completa. La D2? de *Austroraptor* es dorsoventralmente alta y anteroposteriormente corta. El centro es pequeño en comparación con el arco neural (Figura 46).

La espina neural es anteroposteriormente extensa y dorsoventralmente alta respecto al centro vertebral. La espina neural se eleva en la mitad posterior del arco neural, está inclinada hacia atrás y es subtriangular en vista lateral. La espina neural es transversalmente comprimida y su extremo distal es estrecho en vista posterior (Figura 46). Similar a lo que ocurre en la CV8?, la espina neural de D2? está conectada con las prezigapófisis por láminas espinoprezigapofiseal y con las postzigapófisis por láminas espinopostzigapofiseal. Estas láminas delimitan dorsalmente las fosas espinoprezigapofiseal y espinopostzigapofiseal ubicadas anterior o posteriormente con respecto a la espina neural, respectivamente. La fosa

espinopostzigapofiseal es más profunda y ancha que la fosa espinoprezigapofiseal y está parcialmente dividida por una lámina postespinal en el sector dorsoventral.

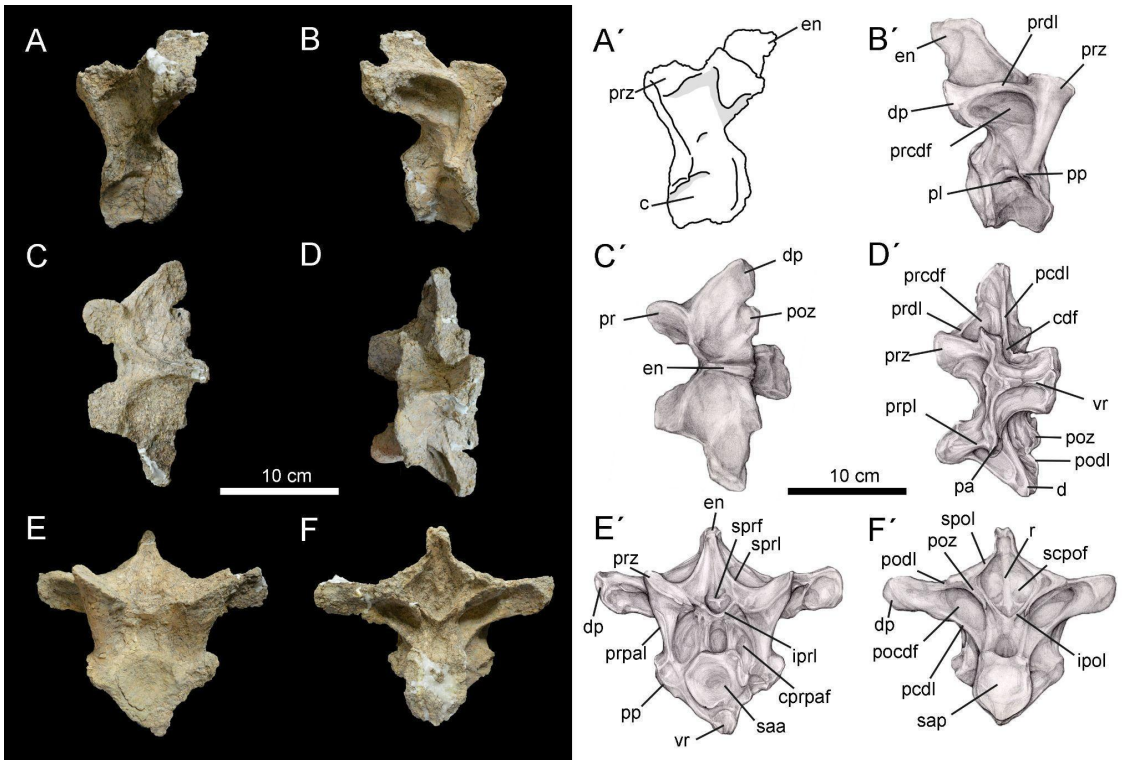

Figura 46. Vértebra dorsal 2? de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas lateral izquierda **(A)**, lateral derecha **(B)**, dorsal **(C)**, ventral **(D)**, anterior **(E)** y posterior **(F)**. Abreviaturas. **c**, centro; **cdf**, fosa centrodiapofisaria; **cpodf,** fosa centropostzigodiapofisaria; **cprpaf**, fosa centroprezigoparapofisaria; **dp**, diapófisis; **ipol**; lámina interpostzigoapofisaria; **iprl**; lámina interprezigapofisaria; **en**, espina neural; **pcdl**, lámina postero-centrodiapofisaria; **pp**, parapófisis; **pl**, pleuroceleus; **poz**, poszigapófisis; **pocdf**, fosa poscigocentrodiapofisaria; **podl**, lámina postzigodiapofisaria; **prz**, prezigapófisis; **prcdf**, fosa prezigocentrodiapofisaria; **prdl**, lámina prezigodiapofisaria; **prpal**; láminas prezigopoparapofisarias; **saa**, superficie articular anterior; **sap**, superficie articular posterior; **scpof**, fosa espinocentropostzigapofisaria; **spol**, lámina espinopostzigapofisaria; **sprl**, lámina espinoprezigapofisaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisaria; **vr**, cresta ventral.

Las prezigapófisis están dirigidas dorsalmente con la superficie articular orientada dorsomedialmente. Las prezigapófisis están conectadas con las parapófisis por las láminas prezigoparapofiseal. Las láminas prezigoparapofiseal delimitan lateralmente la fosa prezigapofiseal-centroparapofiseal que se localiza ventralmente a las prezigapófisis y se abre anterolateralmente (Figura 46). Las prezigapófisis se conectan entre sí mediante la lámina

intraprezigapofiseal, que se encuentra dorsalmente al canal neural y delimitan ventralmente la fosa espinoprezigoapofiseal. Las hipapófisis no se observan claramente en D2?.

Las postzigapófisis están bien desarrolladas y presentan la superficie articular orientada ventrolateralmente. Las postzigapófisis están conectadas con el centro vertebral por las láminas centropostzigopofiseal y están conectadas entre sí entre la lámina intrapostzigopofiseal, que se encuentra ubicada dorsalmente respecto al canal neural. Ambas láminas delimitan una fosa centropostzigapofiseal situada posteriormente. La lámina intrapostzigapofiseal también delimita ventralmente la fosa espinopostzigapofiseal. Un pequeño hipósfeno está representado por una pequeña pared en contacto con la esquina medial de la postzigapófisis y está abierto externamente.

Las diapófisis están bien desarrolladas, lateralmente expandidas y muy excavadas en su superficie ventral. Dorsalmente, forman una amplia superficie debido a la conjunción con las pre- y postzigapófisis a través de las láminas prezigodiapofiseal y postzigodiapofiseal, respectivamente. Existen tres fosas ubicadas ventralmente a las diapófisis, tal como en CV4?. La fosa anterolateral es la fosa prezigapofiseal-centrodiapofiseal que es la de mayor tamaño y está delimitada dorsalmente por la lámina prezigodiapofiseal, ventralmente por la lámina parapodiapofiseal y anteriormente por la lámina prezigoparapofiseal. La fosa lateral es más pequeña y representa la fosa centrodiapofiseal que está delimitada anteriormente por la lámina paradiapofiseal y posteriormente por la lámina posterior-centrodiapofiseal. Finalmente, la fosa posterior es la fosa postzigapofiseal-centrodiapofiseal delimitada anteriormente por la lámina posterior-centrodiapofiseal y dorsalmente por la lámina poszigodiapofiseal. Esta fosa es transversalmente ancha y recibe la prezigapófisis de las vértebras adyacentes.

Las parapófisis migran a la esquina anterodorsal del centro respecto al CV8?. Las parapófisis son notablemente más pequeñas en comparación con las de CV8?, pero de tamaño similar a las de D4?. Las parapófisis están conectadas con las prezigapófisis y las diapófisis por las láminas prezigoparapofiseal y paradiapofiseal, respectivamente.

El centro de D2? es proporcionalmente pequeño con respecto al arco neural. Es lateralmente cóncavo, con superficies articulares cóncavas, presentando un contorno circular en vistas posterior y anterior (Figura 46). La superficie articular anterior es cóncava mientras que la

posterior es convexa. En vista ventral, el centro tiene contorno de "reloj de arena". El margen ventral termina en una sola cresta ventral sobre su porción anterior.

En la superficie lateral, el centro de la D2? presenta un pleurocelo, inmediatamente posterior a las parapófisis (Figura 47). Está dividido por una cresta orientada anteroposteriormente, dividiendo así el pleurocelo en uno ventral y otro dorsal, siendo el primero más grande y más anteriormente ubicado (Figura 47). La tomografía computada muestra en corte perpendicular una invasión en el centro vertebral de los lados derecho e izquierdo a la altura del único pleurocelo presente. A su vez, tal como ocurre con la CV8, se observa una zona interna ósea mucho menos densa que el resto del elemento el cual pareciera estar en contacto externo al menos con el pleurocelo izquierdo por lo que puede apreciarse en la tomografía (Figura 47).

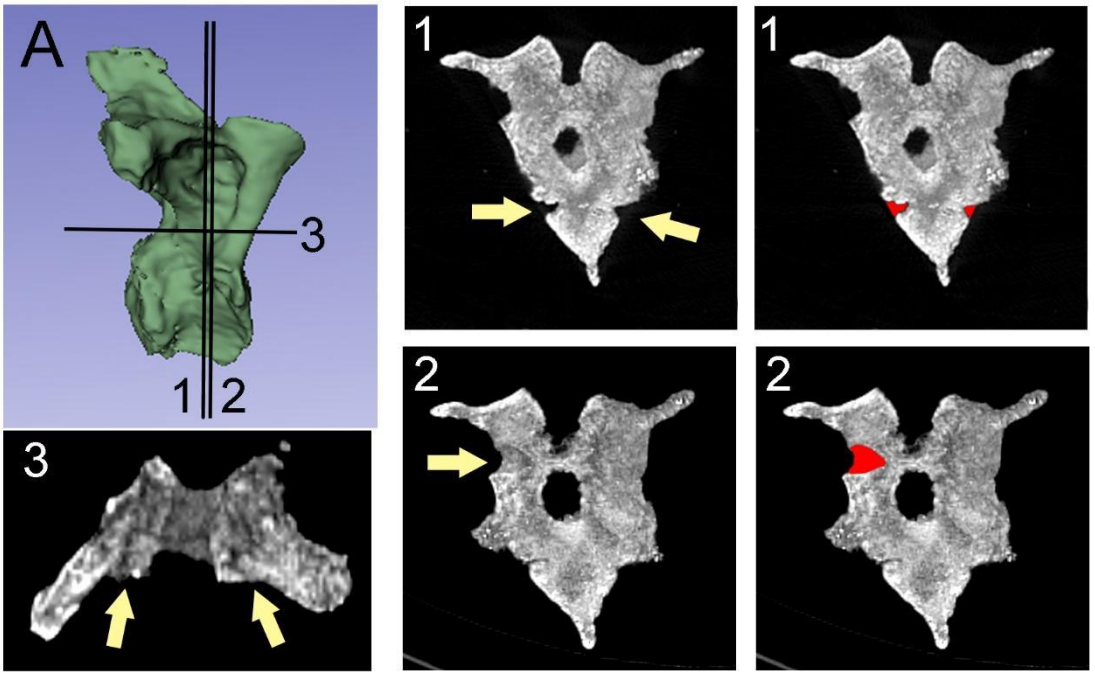

Figura 47. Reconstrucción en tres dimensiones en vista lateral derecha **(A)** y cortes por tomografía selectos **(1-3)** de la vértebra dorsal 2 de *Austroraptor cabazai*. La flecha amarilla indica los pleurocelos, en A3 la flecha amarilla muestra el posible foramen en la fosa centroprezigapofiseal, y el área roja indica la invasión de los recesos neumáticos. Imagen no escalada.

Por otra parte, en la fosa prezigofiseal-paradiapofiseal se observa una proyección interna posiblemente correspondiente a un receso neumático ya que en corte perpendicular se observa claramente que se encuentra rodeado por una pared ósea (Figura 47).

A su vez, ambas fosas centroprezigofiseales muestran un canal en la parte más profunda de la misma que podría tratarse de un canal neurovascular (Figura 47).

Por último, en la fosa parapofiseal-centrodiapofiseal pareciera observarse externamente unos pequeños forámenes que en corte perpendicular conectan con pequeños canalículos internos (Figura 47).

Dorsal 4?

Este elemento está algo deformado, con el centro desplazado hacia el lado izquierdo (Figura 48). El D4? es similar en tamaño respecto al D2?, aunque en vista dorsal está más extendido anteroposteriormente en comparación con el D2? Además, la prezigapófisis de la D4? está reducida respecto a la D2?

La espina neural es baja y se eleva en la mitad posterior del arco neural. El margen anterior es oblicuo y el posterior es subvertical. La espina neural de D4? es más alta que en D2?. En la parte superior de la espina neural hay una "tabla espinal" (“spine table” según Novas et al., 2009) que se expande transversalmente (Figura 48). La proyección derecha de la tabla espinal está rota mientras que la proyección izquierda está mejor conservada. En vista dorsal, la tabla espinal está restringida a la porción posterior de la espina neural, y su ancho transversal es similar al alto total de la espina neural. Existen proyecciones rugosas en los márgenes anterior y posterior de la espina neural (Figura 48). Estas cicatrices probablemente sean proyecciones metaplásicas de los ligamentos interespinales que se observan en dinosaurios de gran tamaño (Wilson et al., 2016).

Las prezigapófisis se proyectan anterodorsalmente, con la superficie articular orientada dorsomedialmente. Las prezigapófisis están conectadas con la espina neural por la lámina espinoprezigapofiseal. Esta lámina delimita dorsalmente a la fosa espinoprezigapofiseal. Las prezigapófisis no están conectadas entre sí porque la fosa espinoprezigapofiseal es ancha y se puede observar en la vista dorsal. Una pequeña hipapófisis está representada por una pequeña pared en contacto con la esquina medial de las prezigapófisis.

Las postzigapófisis están bien desarrolladas y presentan la superficie articular orientada ventrolateralmente. Las postzigapófisis están conectadas entre sí mediante la lámina intrapostzigapofiseal y están conectadas con el centro a través de las láminas

centropostzigapofiseal. Ambas láminas delimitan una fosa centropostzigapofiseal que se abre posteriormente y tiene un contorno subromboidal. Un pequeño hipósfeno está representado por una pequeña pared en contacto con la esquina medial de la postzigapófisis y está abierto externamente (Figura 48).

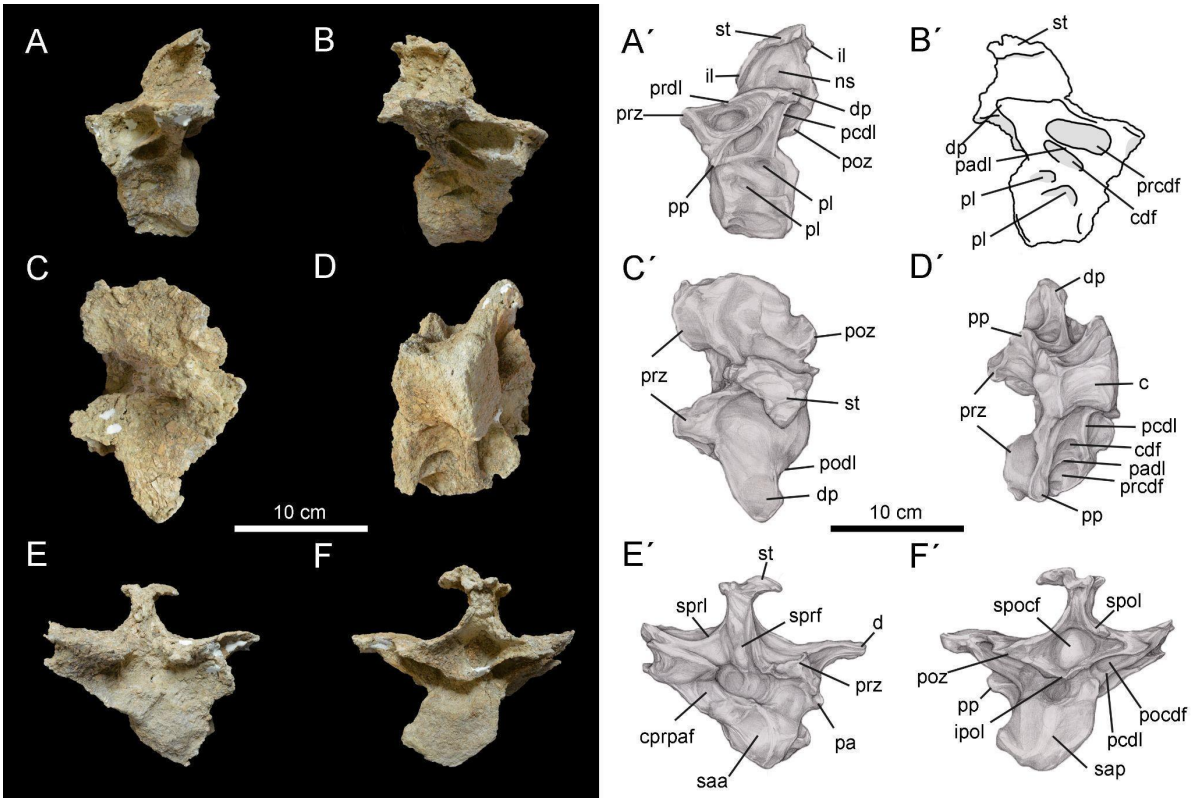

Figura 48. Dorsal 4? de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas lateral izquierda **(A)**, lateral derecha **(B)**, dorsal **(C)**, ventral **(D)**, anterior **(E)** y posterior **(F)**. Abreviaturas. **c**, centro; **cdf**, fosa centrodiapofisaria; **cprpaf**, fosa centroprezigoparapofisaria; **dp**, diapófisis; **il**, ligamento interespinal; **ipol**; lámina interpostzigoapofisaria; **en**, espina neural; **pcdl**, lámina postero-centrodiapofisaria; **pp**, parapófisis; **pl**, pleurocelo; **poz**, poszigapófisis; **pocdf**, fosa poscigocentrodiapofisaria; **podl**, lámina postzigodiapofisaria; **prz**, prezigapófisis; **prcdf**, fosa prezigocentrodiapofisaria; **prdl**, lámina prezigodiapofisaria; **saa**, superficie articular anterior; **sap**, superficie articular posterior; **scpof**, fosa espinocentropostzigopofisaria; **spol**, lámina espinopostzigapofisaria; **sprl**, lámina espinoprezigapofisaria; **sprf**, fosa espinoprezigapofisaria; **st**, "tabla" espinal; **vr**, cresta ventral.

Las diapófisis están bien desarrolladas, lateralmente expandidas y muy excavadas ventralmente. El izquierdo está mejor conservado mientras que el derecho está roto y deformado. Una lámina prezigodiapofiseal conecta la diapófisis con la prezigopófisis y forma una amplia repisa, como se observa en la vista dorsal. Tres fosas están ubicadas ventralmente a la diapófisis. La fosa anterolateral es la fosa prezigapofiseal-centrodiapofiseal, delimitada

dorsalmente por la lámina prezigodiapofiseal y ventralmente por la lámina paradiapofiseal. La fosa lateral es la fosa centrodiapofiseal que está delimitada anteriormente por la lámina paradiapofiseal y posteriormente por la lámina centrodiapofiseal posterior. Tanto la fosa prezigapofiseal-centrodiapofiseal como la centrodiapofiseal son similares en tamaño, a diferencia de D2? en la que la fosa prezigofiseal-centrodiapofiseal es notablemente más grande que la fosa centrodiapofiseal. Además, la lámina paradiapofiseal está bien desarrollada, lo que contrasta con la condición de D2? Finalmente, la fosa posterior es la fosa postzigofiseal-centrodiapofiseal delimitada anteriormente por la lámina posterior-centrodiapofiseal y dorsalmente por la lámina postzigodiapofiseal. Esta fosa es transversalmente ancha y recibe la prezigapófisis de la vértebra adyacente posterior.

El centro es proporcionalmente pequeño con respecto al arco neural. Es lateralmente cóncavo y tiene forma de "reloj de arena" en vista ventral (Figura 48). El centro presenta dos parapófisis desplazadas dorsalmente y se ubican en el margen anterior del centro. El margen ventral del centro vertebral muestra una quilla longitudinal.

En la superficie lateral, el centro presenta un par de pleurocelos, delimitados anteriormente por las parapófisis y separados entre sí por una cresta anteroposterior. El pleurocelo inferior es más grande que el superior. Las imágenes por tomografía muestran que los pleurocelos invaden de forma amplia a la vértebra, en un volumen mayor a la DV2? (Figura 49). Puede observarse también una zona interna menos densa. Por otro lado, en corte perpendicular se observa que la zona de la tabla espinal corresponde a un tejido mucho más denso que el resto de la vértebra.

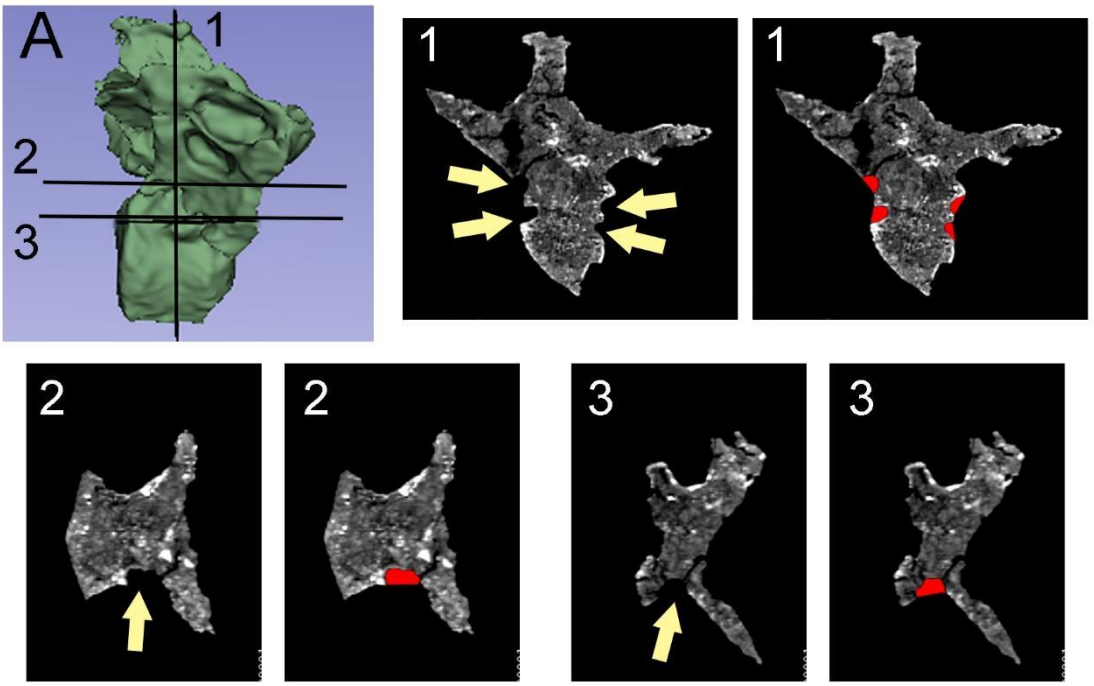

Figura 49. Reconstrucción en tres dimensiones en vista lateral derecha **(A-B)** y cortes por tomografía selectos **(1-3)** de la vértebra dorsal 4 de *Austroraptor cabazai*. La flecha amarilla indica los pleurocelos; y el área roja indica la invasión de los recesos neumáticos. Imagen no escalada

Comparación de las vértebras dorsales

En dromeosáuridos de gran tamaño, como *Austroraptor* y *Achillobator* (Perle et al. 1999), los centros de las vértebras dorsales anteriores y medias son anteroposteriormente cortos y mucho más altos que largos (Figura 50, 51). En *Unenlagia*, de aproximadamente la mitad de tamaño que *Austroraptor,* las proporciones relativas de los centros dorsales son similares a las de los dromeosáuridos de tamaño mediano, como por ejemplo *Deinonychus* y *Velociraptor* (Ostrom, 1969; Norell y Makovicky, 1999). En todos estos taxones, los centros vertebrales son relativamente cortos y casi tan altos como largos, o ligeramente más altos. Por el contrario, en paravianos de pequeño tamaño, como *Microraptor, Sinornithosaurus*, *Buitreraptor*, *Anchiornis* y aves basales (*Archaeopteryx, Rahonavis*) los centros dorsales son bajos y notablemente alargados, siendo su longitud casi el doble de su altura (Forster et al., 1998; Xu, 2002; Mayr et al., 2007).

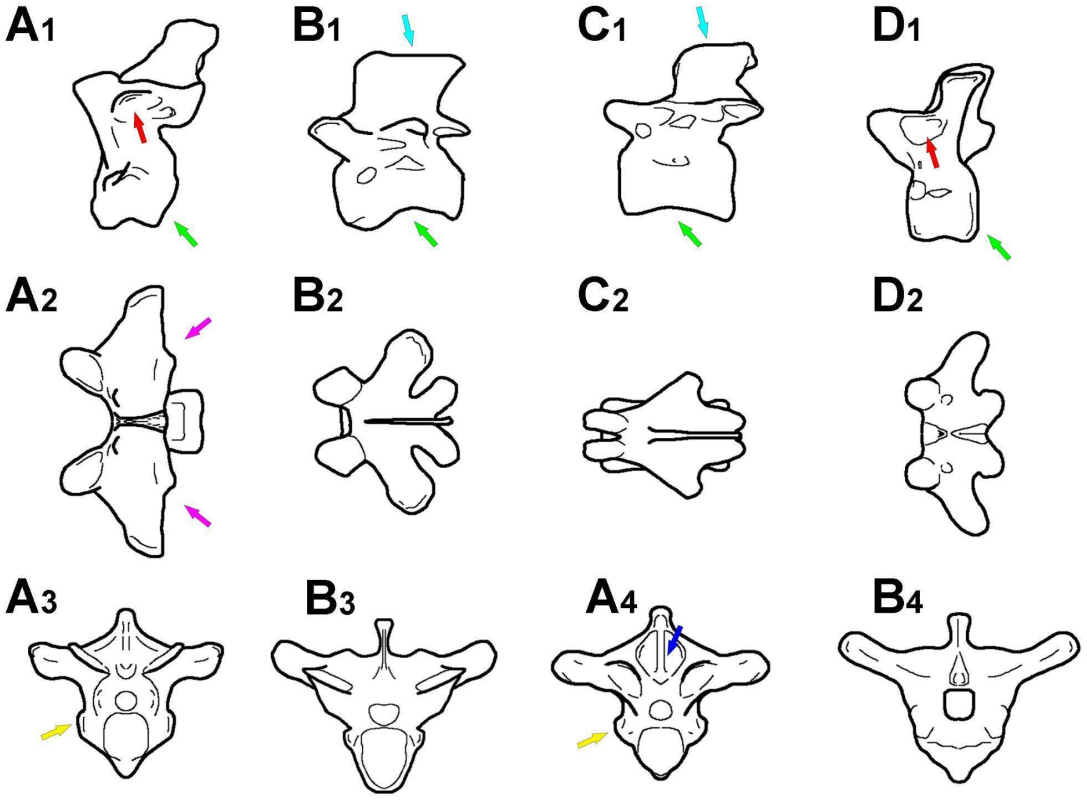

Figura 50. Dibujo interpretativo de la segunda vértebra dorsal de paravianos seleccionados en vista lateral **(1)**, dorsal **(2)**, anterior **(3)** y posterior **(4)**. **A**, *Austroraptor* (MML-195); **B**, *Buitreraptor* (basado en MPCA 245; Gianechini et al., 2018); **C**, *Rahonavis* (basado en AU 8656; Forster et al., 1998; 2020); **D**, *Shri* (basado en Turner et al., 2021). Referencias: la flecha azul claro indica la espina neural baja y anteroposterior larga de *Buitreraptor* y *Rahonavis* que contrasta con la condición de *Austroraptor* y *Shri*; las flechas verdes muestran la diferencia en la longitud del centro; la flecha roja indica la fosa prezigocentrodiapofisaria ancha y profunda; las flechas rosa indican la falta de extensión posterior de las postzigapófisis de *Austroraptor*; las flechas azules indican la fosa espinocentropostzigoapofisaria ancha y profunda de *Austroraptor*; las flechas amarillas indica las parapófisis de gran tamaño de *Austroraptor*. Imagen no escalada.

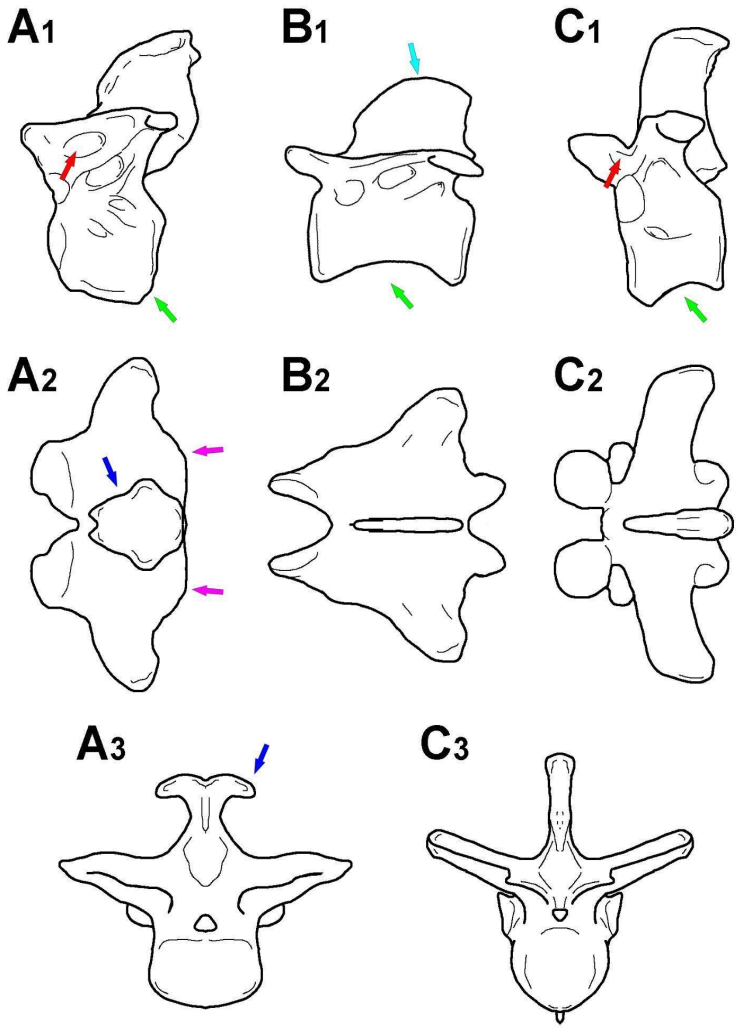

Figura 51. Dibujo interpretativo de la cuarta vértebra dorsal de paravianos seleccionados en vista lateral **(1)**, dorsal **(2)** y posterior **(3)**. **A**, *Austroraptor* (MML-195); **B**, *Buitreraptor* (basado en MPCA 245; Gianechini et al., 2018); **C**, *Deinonychus* (basado en YPM 5204; Ostrom, 1969). Referencias: la flecha celeste indica la espina neural baja y anteroposterior larga de *Buitreraptor* que contrasta con la condición de *Austroraptor* y *Deinonychus*; las flechas verdes muestran la diferencia en la longitud del centro; la flecha roja indica la fosa prezigocentrodiapofisaria ancha y profunda; las flechas rosas indican la falta de extensión posterior de las postzigapófisis de *Austroraptor*; las flechas azules indican la tabla neural expandida transversalmente de *Austroraptor*. Imagen no escalada.

De esta manera, mientras que en los paravianos de tamaño pequeño (e.g., *Buitreraptor, Archaeopteryx, Microraptor, Rahonavis*) las vértebras dorsales son alargadas, en las formas de tamaño mediano (e.g., *Unenlagia, Velociraptor*) son relativamente cortas y altas, y en los taxones gigantes (e.g., *Achillobator, Austroraptor*) los centros son extremadamente acortados. De acuerdo con Xu (2002) es posible que el acortamiento del centro vertebral haya estado relacionado con el

tamaño corporal de estos dinosaurios. Además, la serie dorsal de los paravianos de tamaños mediano a grande muestra espinas neurales altas y anteroposteriormente cortas, mientras que los paravianos de tamaño pequeño muestran una espina neural dorsoventralmente baja y de aspecto cuadrangular. Finalmente, los procesos transversos de las dorsales anteriores en *Austroraptor* están más extendidos lateralmente que en *Buitreraptor* y *Rahonavis*.

La D4 de *Austroraptor* posee una "tabla espinal" bien desarrollada y expandida transversalmente en el ápice de la espina neural (Figura 51). Este rasgo se observa en *Unenlagia,* mientras que en *Buitreraptor* y *Rahonavis* carecen de dicha tabla. En algunos dromeosáuridos y *Balaur* se presenta una inflamación en el ápice de la espina neural en las vértebras dorsales (Ostrom, 1969; Norell y Makovicky, 1999; Brusatte et al., 2014). Sin embargo, la tabla espinal observada en *Austroraptor* es claramente más robusta y transversalmente expandida que la de los dromeosáuridos y que en *Unenlagia,* por lo que este rasgo podría corresponder a un rasgo autapomórfico de *Austroraptor* dentro de los unenlágidos y probablemente dentro del clado Paraves.

Comparaciones de las estructuras internas de las vértebras dorsales

Las tomografías computadas de las vértebras dorsales de *Austroraptor* muestran una condición interna camelada aunque no puede definirse claramente el tamaño del espacio entre trabéculas. Esta condición ha sido propuesta para *Austroraptor* por Gianechini y Zurriaguz (2022) quienes observaron la superficie interna expuesta de una de las vértebras, y es confirmado aquí con el uso de la tomografía computada. *Austroraptor,* junto con los unenlágidos *Unenlagia comahuensis*, *U. paynemili* y *Buitreraptor,* muestran la condición camelada en sus vértebras dorsales (Gianechini y Zurriaguz, 2022). Esta condición es común para los paravianos en general, ya que está también presente en eudromaeosaurios (con excepción de *Saurornitholestes;* Gianechini y Zurriaguz, 2022), microraptores, halszkaraptorinos, y también a las aves basales como por ejemplo *Rahonavis* y *Archaeopteryx* (Gianechini y Zurriaguz, 2022).

Respecto a los pleurocelos, *Austroraptor* muestra dos pleurocelos ubicados uno por encima del otro. Ambos pleurocelos invaden el centro vertebral, y por lo que se observa en las imágenes obtenidas por tomografía computada se puede observar que parecieran conectarse con la cavidad interna trabecular, tal como ocurre con la CV8. Esto no ha sido posible de corroborar en las vértebras dorsales de *Unenlagia* por Gianechini y Zurriaguz (2022) ni tampoco puede observarse a simple vista en las vértebras dorsales preservadas de

Buitreraptor, U. paynemili, ni del Unenlagiidae indet. de la Fm. Chorrillo. Por lo tanto, *Austroraptor* constituye la primera evidencia clara para un unenlágido en poseer cavidades internas trabeculares en las vértebras dorsales y en conexión con los pleurocelos.

Respecto a la presencia de pleurocelos, puede observarse que en *Austroraptor* existen dos pleurocelos bien definidos, tal como ocurre con *U. paynemili* y la vértebra dorsal aislada de la Fm. Chorrillo (MPM-PV-21546; Novas et al., 2019; ver Capítulo 8). Con respecto a *U. comahuensis*, Gianechini y Zurriaguz (2022) y, particularmente referido a la dorsal 10, indican la presencia de un único pleurocelo, mientras que Novas et al. (2021) indican la presencia de dos pleurocelos. Gianechini y Zurriaguz (2022) indican para la dorsal 10 de *U. comahuensis* la presencia de un foramen neumático posterior que coincide en posición al pleurocelo posterior presente en *U. paynemili* y MPM-PV-21546. En muchos casos los divertículos aéreos suelen invadir zonas previamente presentes por canales neurovasculares (O´Connor, 2006), más aún, la presencia de pleurocelos en ambas caras puede ser asimétrica incluso dentro del mismo espécimen (O´Connor, 2006; e.g. *Aoniraptor* Aranciaga Rolando, 2020a). Por lo tanto, la presencia de un foramen neurovascular en la dorsal 10 de *U. comahuensis* podría indicar la presencia de un pleurocelo poco desarrollado tal como lo indican Novas et al. (2021). Más aún, en la dorsal 8 de *U. comahuensis* presenta una quebradura en la porción posterior del pleurocelo, por lo que no se puede descartar la idea de que exista otro pleurocelo. En resumen, las vértebras dorsales de *Austroraptor*, *U. paynemili,* MPM-PV-21546, y posiblemente *U. comahuensis* (contra Gianechini y Zurriaguz, 2022), presentan dos pleurocelos en algunas de sus vértebras dorsales. Esto contrasta con *Buitreraptor* en el cual se reporta un pleurocelo en el espécimen MPCA 245 únicamente en las dos primeras vértebras dorsales (Gianechini et al., 2018).

En otros paravianos como troodóntidos, halszkaraptorinos, microraptores, carecen de pleurocelos (Turner et al., 2012; Cau et al., 2017; Hwang et al., 2011; Gianechini y Zurriaguz, 2022). En el caso de los eudromaeosaurios la mayoría presenta dos pleurocelos, con excepciones como *Velociraptor* (Norell y Makovicky, 1997; 1999) que sólo posee pleurocelos en las dorsales anteriores, y *Utahraptor* que carece de pleurocelos (Norell y Makovicky, 1999; 1997; Turner et al., 2012; Gianechini y Zurriaguz, 2022).

Para el caso de las aves basales existe variabilidad: en *Rahonavis* se observa un único pleurocelo con un foramen interno embebido; en *Archaeopteryx* se observa un foramen simple no embebido en un pleurocelo; y en la mayoría de las aves basales, incluyendo

Sapeornis, confuciusornítidos, enantionítidos y ornituromorfos, se presenta un gran pleurocelo sin un foramen observable externamente (Gianechini y Zurriaguz, 2022).

Austroraptor presenta dos pleurocelos con una probable conexión interna mediante un foramen, tal como ocurre en *U. comahuensis* y *Rahonavis*. Lamentablemente sólo se conocen las vértebras dorsales anteriores de *Austroraptor*, las cuales muestran pleurocelos ubicados uno por encima del otro, a diferencia de lo que ocurre con *U. paynemili* y MPM-PV-21546 en el que existe un pleurocelo anterior más grande y profundo que el posterior. Por lo tanto, es posible que el pleurocelo dorsal de *Austroraptor* no sea homólogo al de otros unenlágidos ya que se ubica casi a la misma altura del canal neural en la base del arco neural. Esta hipótesis debe ser tomada con precaución ya que las vértebras de *Austroraptor* son las vértebras anteriores, mientras que las vértebras de *U. comahuensis, U. paynemili* y MPM-PV-21546 corresponden a dorsales medias y posteriores.

Sin embargo, aquí se considera un único pleurocelo en el centro vertebral dorsal anterior de *Austroraptor*, similar a lo que ocurre en *Buitreraptor, Rahonavis* y diferente a lo que ocurre en *Unenlagia,* MPM-PV-21546 y en dromaoesaurios donde en general existen dos pleurocelos.

La imagen por tomografía permitió a su vez confirmar la presencia en la DV2 de *Austroraptor* un foramen que conecta con un canal interno ubicado en la fosa centroprezigapofiseal. Esto ha sido mencionado para la DV13 de *U. comahuensis* y en las vértebras anteriores de *Saurornitholestes* (Britt, 1993). Sin embargo, se encuentra ausente en *U. paynemili*, *Deinonychus, Itemimus*, *Bambiraptor* y *Rahonavis* (Ostrom, 1969; Forster et al., 2020, Gianechini y Zurriaguz, 2022).

Vértebras caudales

Se conservan doce centros caudales en el espécimen referido MML220 de *Austroraptor cabazai.* Están mal conservados y están mayormente representados por la mitad derecha o izquierda del centro (Figuras 52, 53). Las vértebras caudales preservadas son alargadas y debido al tamaño y la falta de procesos transversos probablemente representen las vértebras caudales más distales (Motta et al., 2018). La asignación de estos cuerpos vertebrales a diferentes posiciones a lo largo de la serie caudal se basa en comparaciones con terópodos celurosaurios (*Buitreraptor*, *Gallimimus*, *Tyrannosaurus*) en los que se conoce la cola

completa. No obstante, el número de orden asignado debe ser considerado tentativo y solo sirve para agilizar la presente descripción y comparación.

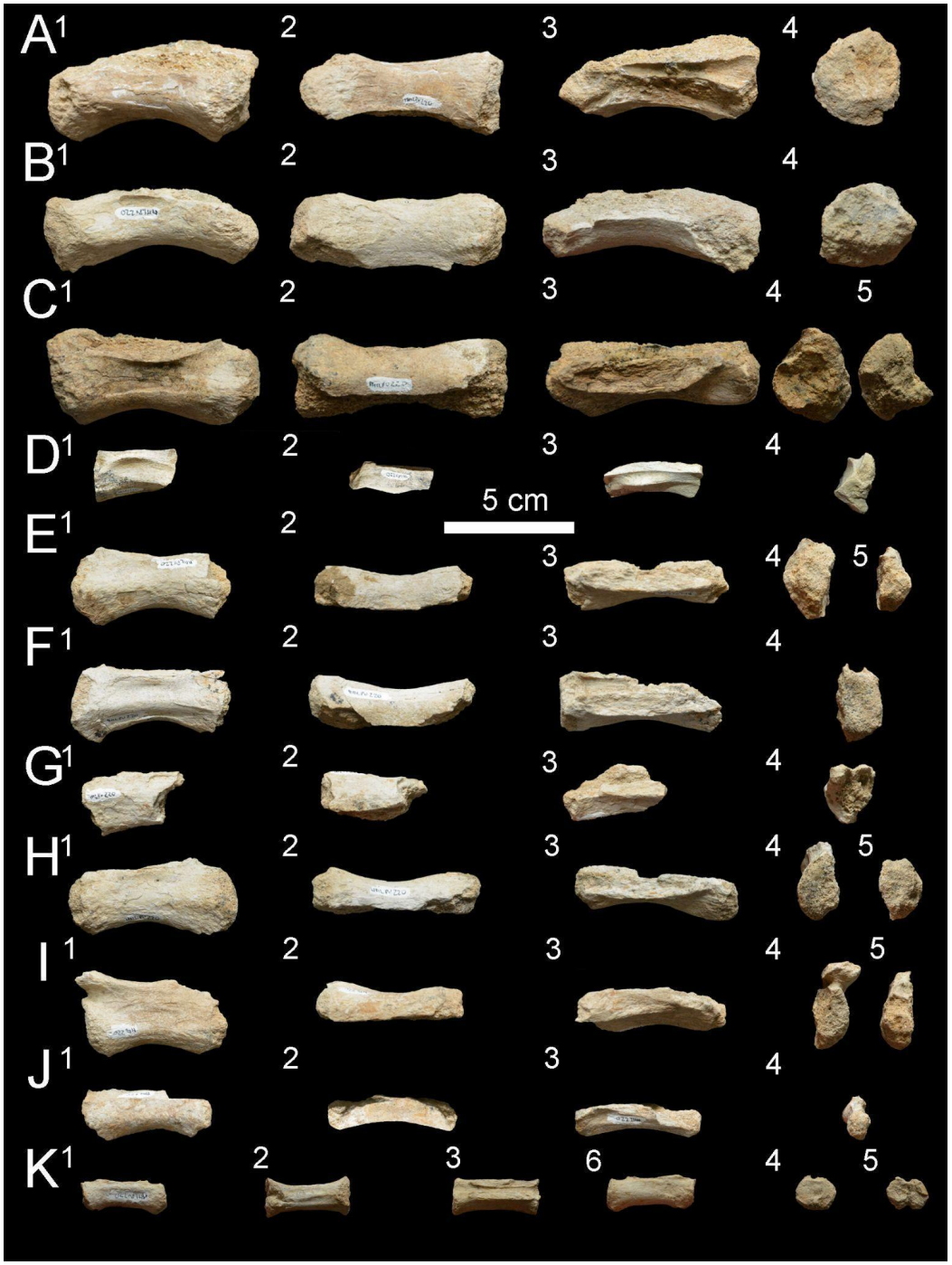

Figura 52. Vértebras caudales distales de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vistas lateral izquierdo (**A1, H1, K1**), lateral derecho (**B1-G1, I1, J1, 6**), ventral (**2**), dorsal (**3**), posterior (**4**), y anterior (**5**).

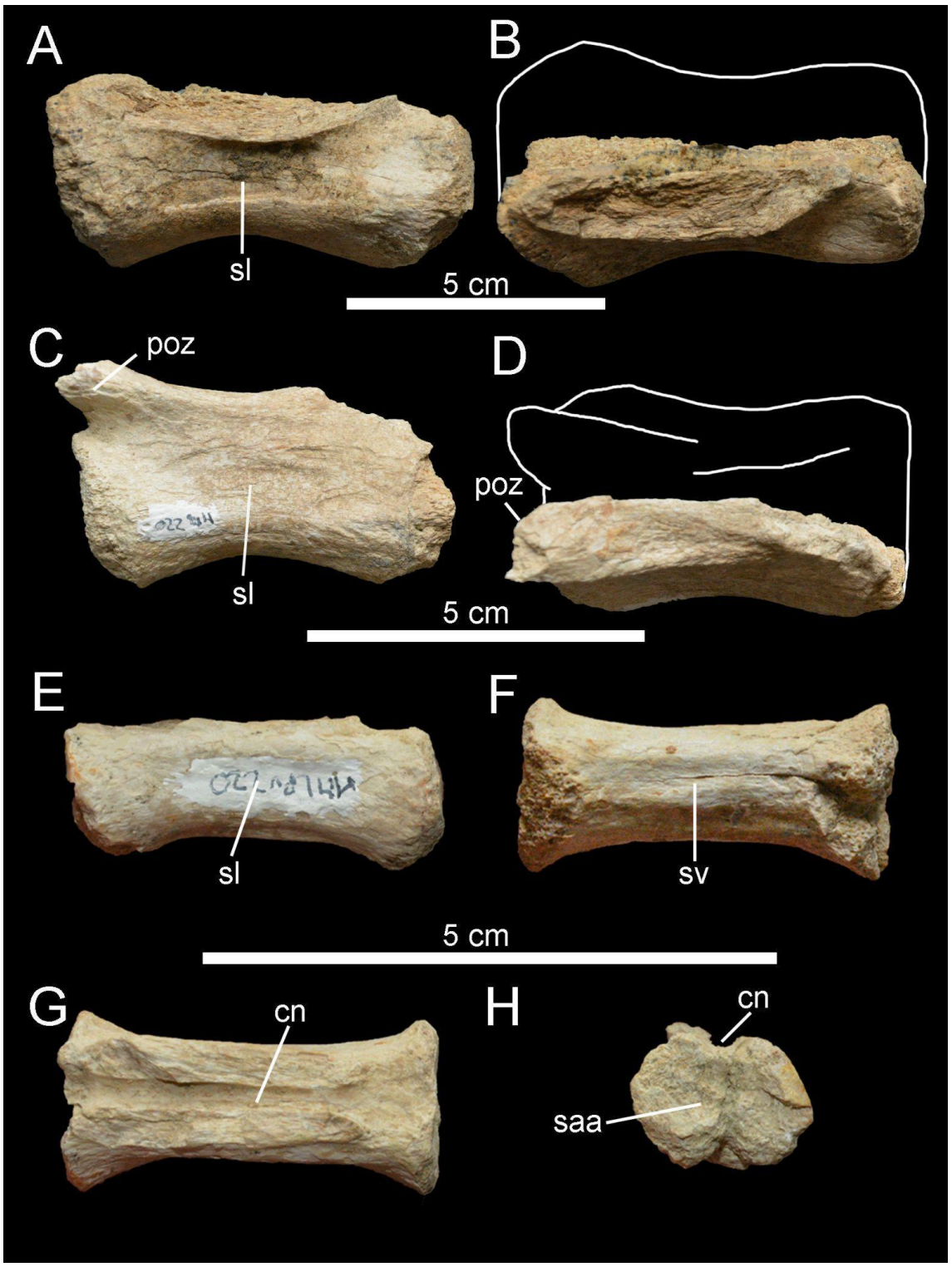

Figura 53. Detalle de vértebras caudales distales (**A-B; C-D; E-H**) de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vistas lateral derecho **(A, C, E)**, dorsal **(B, D, G)**, ventral **(F)** y anterior **(H)**. Abreviaturas: **saa**, superficie articular; **sl**, surco lateral; **cn**, canal neural; **poz**, poszigapófisis; **sv**, surco ventral.

Los centros caudales conservados son anteroposteriormente largos, siendo al menos tres veces más largos que el alto dorsoventral. Los centros caudales son anfiplanos y muestran una constricción en la porción media del eje cuando se observan en vista lateral y ventral (Figura 52, 53).

El sector de la vértebra en el que cabe esperar al proceso transverso, no se conserva en ninguna de las caudales disponibles, excepto un centro vertebral completo en el que se puede determinar positivamente que el proceso transverso está ausente (Figura 52, 53). En la superficie lateral, el centro tiene un surco longitudinal que es más profundo en las vértebras caudales más proximales (y por lo tanto de mayor tamaño) conservadas. Este surco longitudinal está limitado dorsalmente por una cresta que representa la base del arco neural.

Las prezigapófisis se conservan solo en una sola vértebra caudal (Figura 52, 53, C, D). La punta de la prezigapófisis está rota y no se puede observar el alargamiento anterior de esta estructura presente en la mayoría de los dromeosáuridos y microraptores (Turner et al., 2012).

Comparaciones de las vértebras caudales

La mala conservación de las caudales dificulta la comparación con otros paravianos. El tamaño de las vértebras caudales (8,33 cm a 3,29) indica que representan el extremo distal de la serie caudal. Cuando se comparan con las vértebras caudales posteriores de *Buitreraptor* (Novas et al., 2018; Motta et al., 2018), las caudales de *Austroraptor* no muestran la compresión transversal en el centro. Además, la longitud anteroposterior de la caudal conservada de *Austroraptor* es menos de tres veces la altura dorsoventral, en contraste con las caudales posteriores de *Buitreraptor* en las que la longitud es más de 5 veces la altura dorsoventral del centro. Por último, las prezigapófisis son cortas incluso en las caudales posteriores preservadas, lo que se asemeja a los paravianos *Buitreraptor, Rahonavis, Overoraptor*, *Anchiornis* y *Archaeopteryx,* aunque se diferencian de microraptores y eudromaeosaurios en los cuales la elongación de las prezigapófisis es notable y forman la "caudoteca" característica de estos grupos de paravianos (Ostrom, 1969; Hwang et al., 2002; Senter et al., 2011).

Una característica importante que muestran las caudales de *Austroraptor* es que, más allá de las proporciones bajas y alargadas presentes en todos los elementos preservados, se produce un notorio acortamiento progresivo del cuerpo en dirección distal. Esto es claramente

diferente de otros paravianos como *Buitreraptor*, *Anchiornis, Archaeopteryx* y *Rahonavis*. Contrariamente, *Austroraptor* posee la condición plesiomórfica presente en tetanuros basales (e.g. *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*)

Costilla cervical

El espécimen holotipo (MML-195) de *Austroraptor cabazai* preserva una costilla cervical anterior izquierda. El elemento está casi completo, es anteroposteriormente corto y subtriangular en vista lateral, lo que probablemente indica que se trata de una costilla cervical posterior (Figura 54).

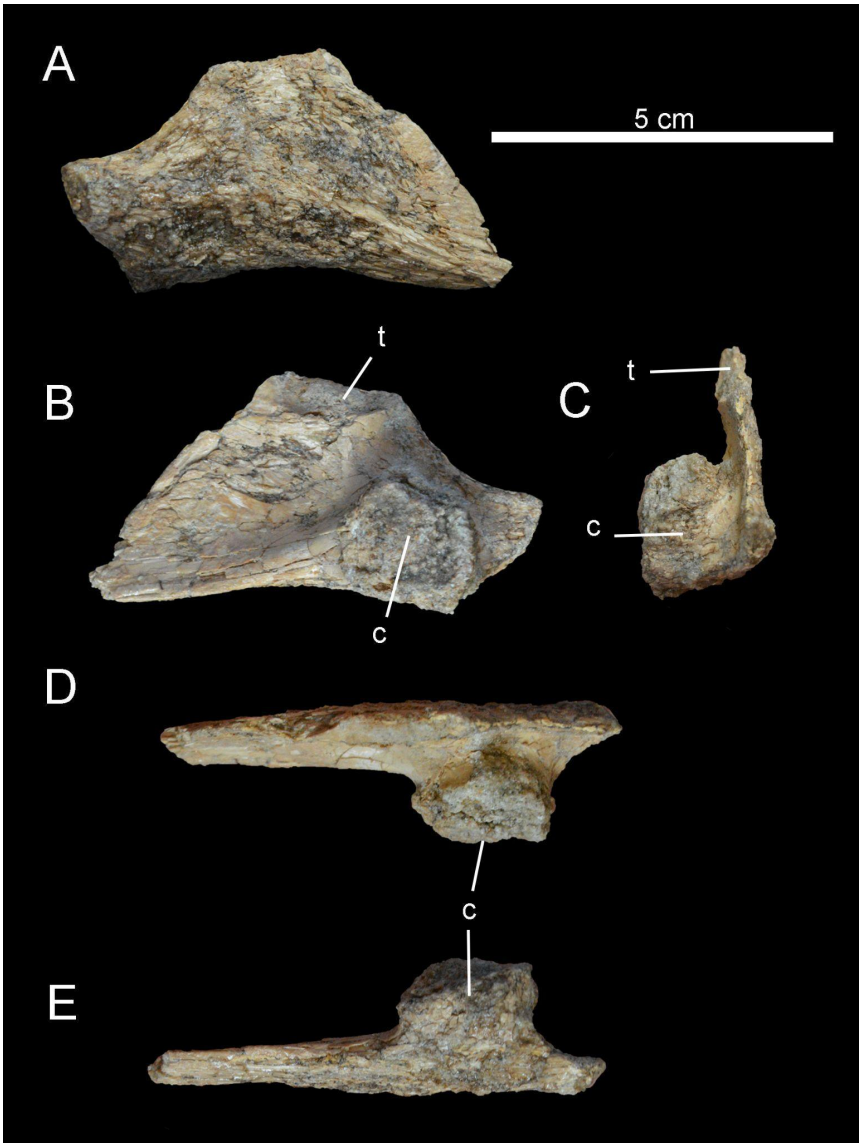

Figura 54. Costilla cervical anterior derecha de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas lateral **(A)**, interior **(B)**, anterior **(C)**, dorsal **(D)** y ventral **(E)**. Abreviaturas: **c**, capítulum, **t**, tuberculum.

La superficie interna muestra un capítulo grande y redondeado que se ubica en el margen ventral pero no se extiende hacia adelante como ocurre en *Deinonychus* (Ostrom, 1969). El capítulo está conectado con el cuerpo de la costilla por una cresta longitudinal que delimita una concavidad interna y dorsal subcircular. Una lámina subtriangular se extiende anteriormente más allá del margen anterior del capítulo (Figura 54). El tubérculo está representado únicamente por un área articular en la porción dorsomedial del hueso a diferencia de las costillas cervicales de *Deinonychus* (Ostrom, 1969) en las que el tubérculo forma una protuberancia.

Costilla Dorsal

El espécimen holotipo de *Austroraptor cabazai* (MML-195) conserva una costilla dorsal aislada del lado derecho (Figura 55). Debido al desarrollo del tubérculo y al ángulo entre el capítulo y el tubérculo, se interpreta que corresponde a una costilla anterior, que se asemeja a la costilla dorsal anterior de *Unenlagia* (Novas et al., 2021).

Esta costilla está casi completa, faltándole el extremo articular del capitulum y la punta esternal del vástago (Figura 55). La costilla es esbelta y larga con el eje mayor curvado medialmente, aunque también tiene forma de "S" cuando se observa en una vista lateral, con la porción distal curvada hacia atrás. Esta curvatura en forma de “S” no se observa en otros paravianos como *Unenlagia, Buitreraptor* y *Deinonychus* (Ostrom, 1969; Novas et al., 2018; 2021) por lo que podría tratarse de una deformación del elemento. El tubérculo es redondeado y contiguo al resto del eje. El capítulo es delgado y aparentemente expandido en su extremo articular. El capítulo se cruza con el tubérculo formando un ángulo de aproximadamente 45 grados (Figura 55).

La base del tubérculo se extiende ventralmente a lo largo de la superficie medial del eje. Presenta una superficie lateral plana, formando un contorno subtriangular en sección transversal. En la porción proximal, se forma una concavidad subtriangular en la intersección entre los cuellos de capítulo y tubérculo. Otro surco longitudinal está presente en la superficie medial cerca del margen dorsal del eje.

En vistas dorsal y ventral es notable la curvatura en forma de “S” del eje de la costilla (Figura 55). A su vez el eje es laminar en los tres tercios distales, siendo más comprimido dorsoventralmente respecto al ancho anteroposterior.

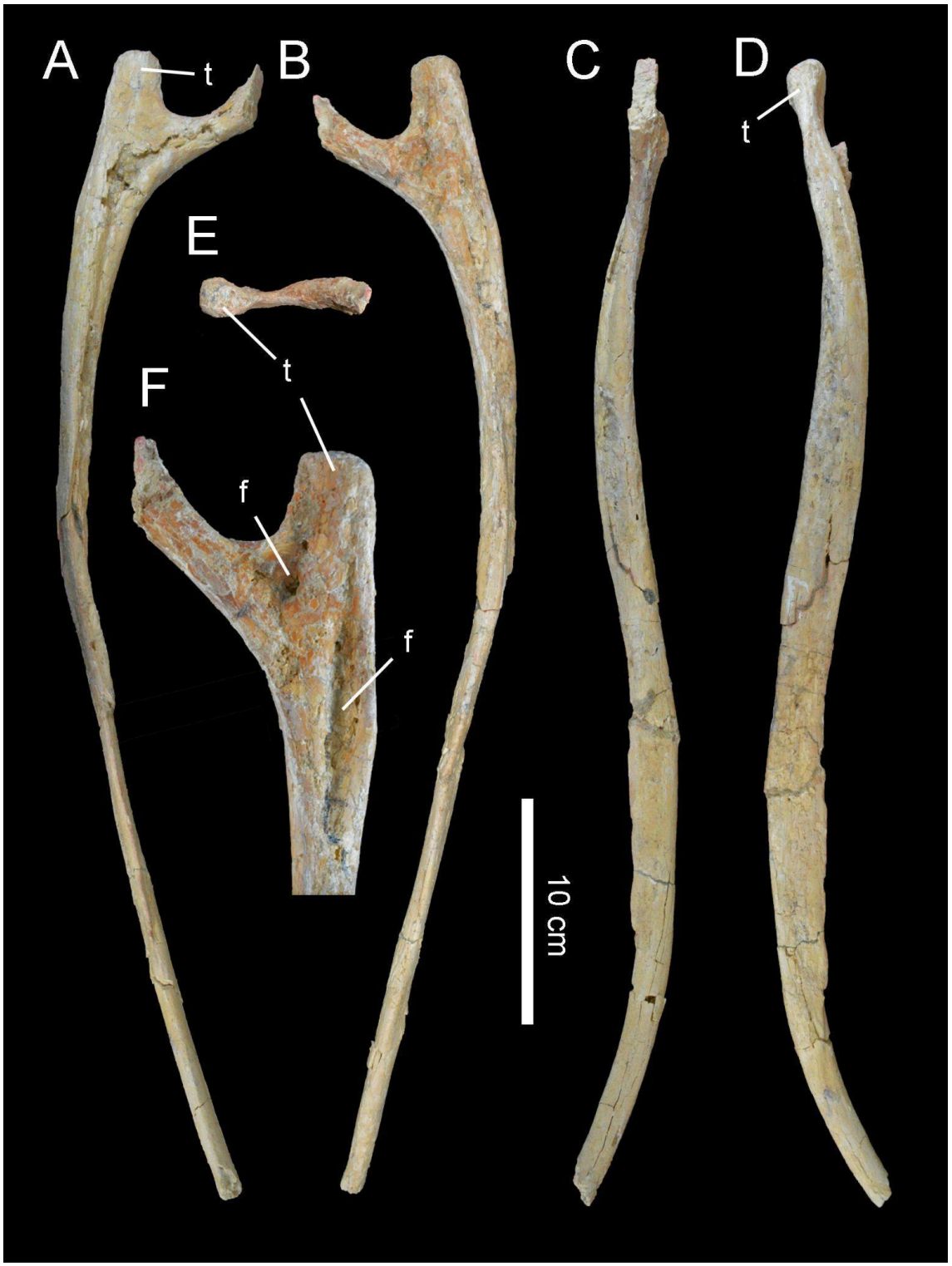

Figura 55. Costilla dorsal anterior izquierda de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas anterior **(A)**, posterior **(B, F)**, interna **(C)**, lateral **(D)** y proximal **(E)**. **F**, Imagen no escalada. Abreviaturas. **f,** fosa; t, tubérculo.

Gastralia

El espécimen MML-195 incluye dos pares de gastralias mediales fusionadas. Un par medial de gastralias está bien conservado y es el que se describe a continuación (Figura 56). Otro par de gastralias fusionadas aún se encuentran en la matriz de sedimento y necesitan ser preparadas técnicamente. Ambos pares de gastralias están fusionados, indicando la falta de movilidad entre ellos en vida del animal.

Las gastralias son gráciles y tubulares a lo largo del eje. El ángulo que forman entre ambas gastralias (derecha e izquierda) es de 120 grados. Solo el par anterior de gastralias de algunos paravianos está fusionado (e.g. *Troodon*, *Anchiornis*, *Sapeornis*; Pei et al., 2017a) y puede indicar que la gastralia conservada de *Austroraptor* también correspondía a la parte más anterior de la canasta gastral (Figura 56). Los elementos gastrales tienen forma de varilla y están ligeramente expandidos medialmente. La gastralia izquierda se fusiona a la superficie posterior y medial del elemento derecho (Figura 56). La longitud máxima conservada (15 cm) parece pequeña al compararla con el ancho transversal estimado del tórax de *Austroraptor* indicando que la cesta gastral habría estado conformada por dos conjuntos de elementos (medial y lateral) como en *Deinonychus, Linheraptor*, *Microraptor, Velociraptor* y *Sinornithoides* (Ostrom, 1969; Russell y Dong, 1993; Norell y Makovicky, 1997; Xu et al., 2010; Pei et al., 2014), y contrastando con *Anchiornis* en el que solo se reconoce un único conjunto de elementos (Pei et al., 2017a). Ambas gastralias tienen una concavidad con cicatrices en la superficie dorsal y anterior del eje (Figura 56).

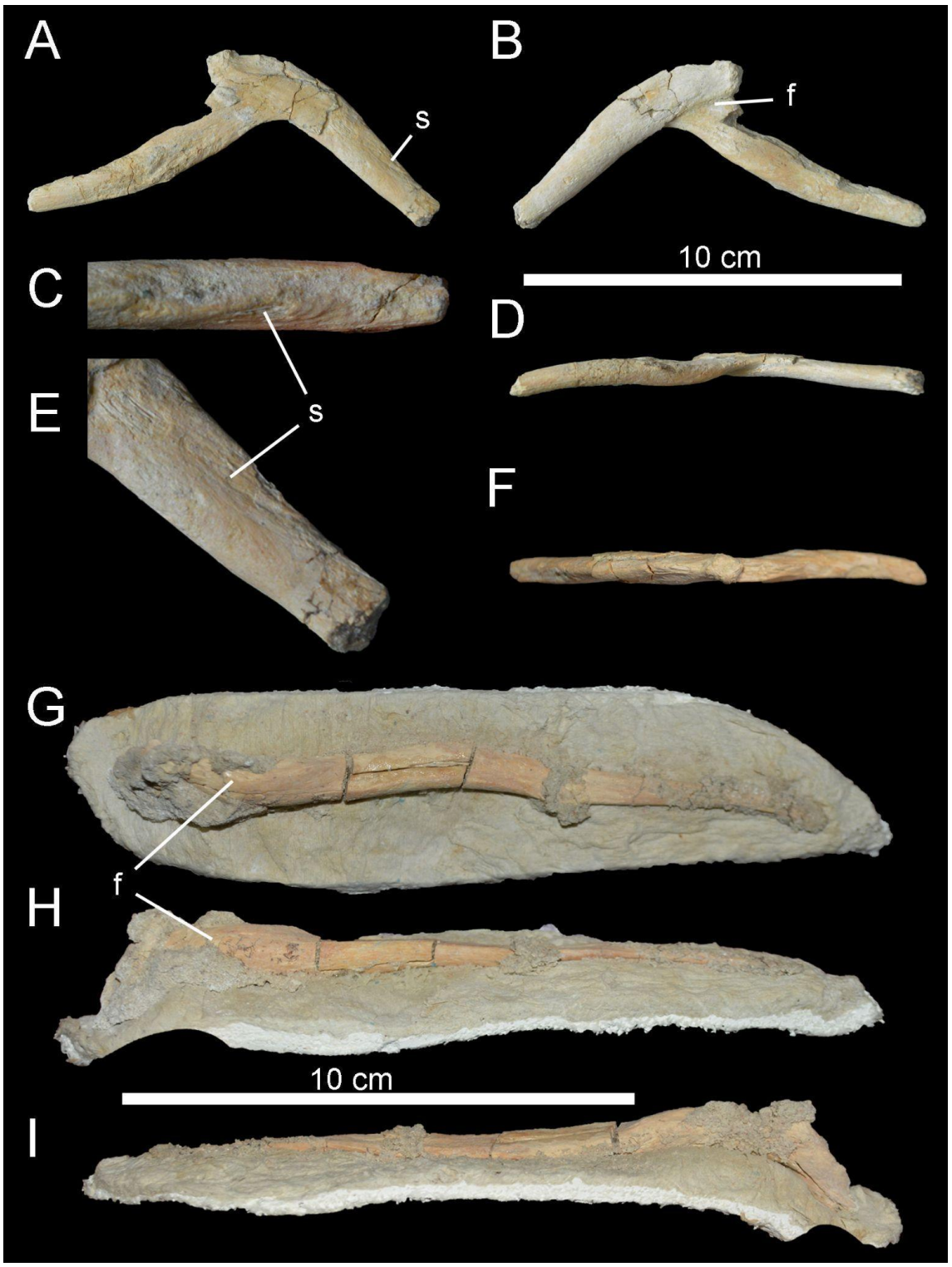

Figura 56. Gastralias de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas ventral (**A, E, G**), dorsal **(B)**, anterior **(C, F, H)** y posterior **(D, I)**. **C** y **E** Imagen no escalada. Abreviaturas. **f**, fusión de gastralia; **s**. cicatrices.

Esqueleto apendicular

Se preservaron elementos del miembro anterior, de la cintura pélvica y del miembro posterior de *Austroraptor* en ambos especímenes (MML-195 y MML-220).

Húmero

Este elemento está representado en el espécimen holotipo (MML-195; Novas et al., 2009) por un húmero derecho (Figura 57) y por porciones del húmero derecho e izquierdo en el espécimen referido (MML 220; Currie y Paulina Carabajal, 2012) (Figura 58). El húmero derecho de MML-220 carece de la porción proximal y el izquierdo solo está representado por su porción distal. Aunque el húmero de MML 220 está incompleto, en apariencia es más delgado que el húmero del holotipo, aunque esto puede deberse en parte a la preservación muy erosionada de la capa más externa del húmero de MML-220. Sin embargo, la longitud entre la base de la cresta deltopectoral hasta el extremo distal es mayor en el holotipo que en el espécimen referido, por lo que el espécimen holotipo podría tratarse de un individuo de mayor tamaño tal como indicaron autores previos (Currie y Paulina Carabajal, 2012; Gianechini, 2014). A continuación, la descripción se realizará en base al húmero del holotipo.

El húmero del espécimen MML-195 de *Austroraptor cabazai* está casi completo, solo le falta el cóndilo ulnar (26,2 cm). Es un hueso corto y robusto, representando aproximadamente el 46 por ciento de la longitud femoral (Novas et al., 2009). El tercio proximal del húmero está expandido debido a la cresta deltopectoral bien desarrollada y la tuberosidad interna.

El húmero de *Austroraptor* es sigmoidal cuando se observa en vista medial (Figura 57). La porción media de la diáfisis es recta, mientras que el tercio distal está curvado anteriormente al observarse en vista lateral.

El húmero muestra un contorno en forma de "L" en vista proximal, con la cresta deltopectoral proyectada anteriormente y formando un ángulo de 90 grados con el eje mayor de la cabeza humeral (Figura 57). La cresta deltopectoral tiene forma triangular en vista lateral y carece de cicatrices para el origen del *m. humeroradialis*, el cual es notorio en otros terópodos (e.g., *Deinonychus, Bambiraptor*). En la porción proximal de la superficie anterior del húmero existe una concavidad poco profunda y subtriangular, entre la cresta deltopectoral y la tuberosidad interna.

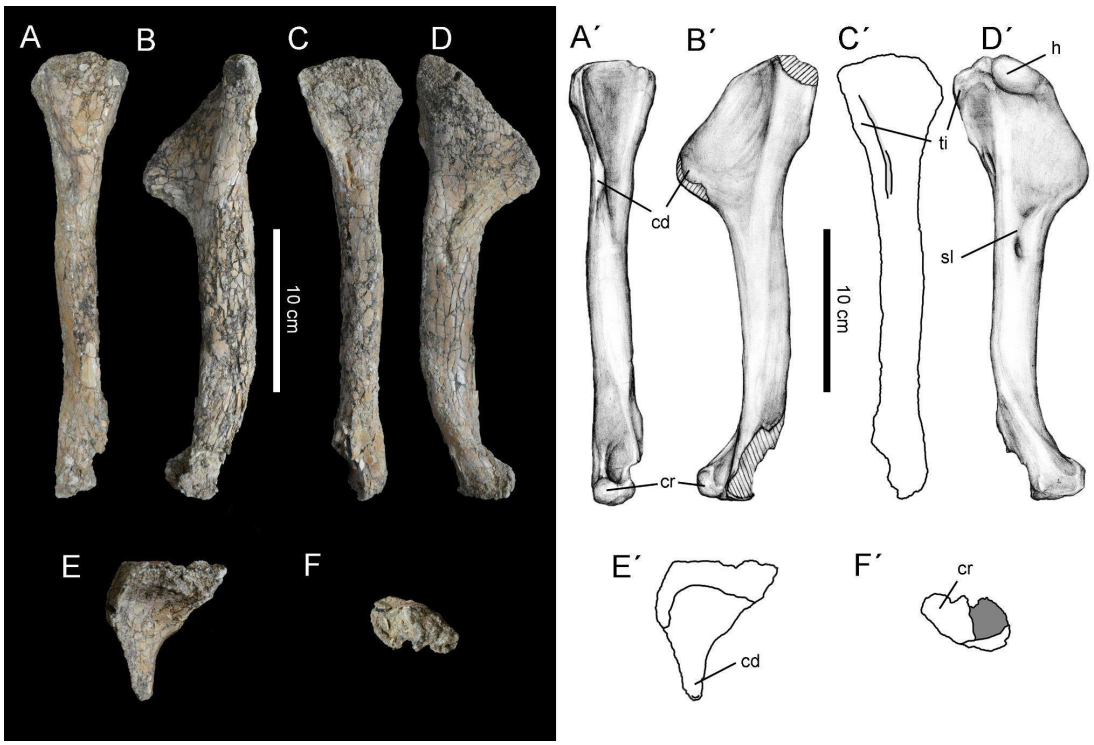

Figura 57. Húmero derecho de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas anterior **(A)**, medial **(B)**, posterior **(C)**, lateral **(D)**, proximal **(E)** y distal **(F)**. Abreviaturas. **cd**, cresta deltopectoral; **cr**, cóndilo radial; **h**, cabeza humeral; **ti**, tuberosidad interna; **sl**, surco longitudinal.

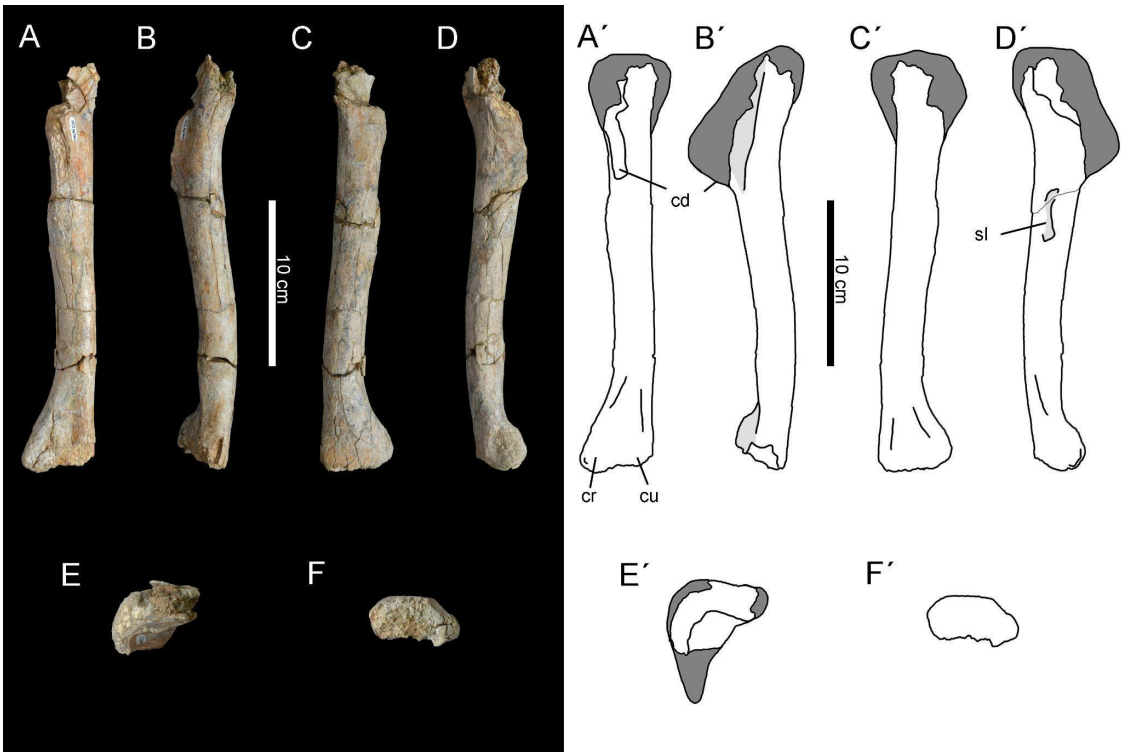

Figura 58. Húmero derecho de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vistas anterior **(A)**, medial **(B)**, posterior **(C)**, lateral **(D)**, proximal **(E)** y distal **(F)**. Abreviaturas. **cd**, cresta deltopectoral; **sl**, surco longitudinal; **cr**, cóndilo radial, **cu**, cóndilo ulnar.

La tuberosidad interna tiene un contorno subtriangular y se proyecta medialmente más allá del margen medial del cuerpo del húmero. En la porción proximal de la superficie posterior existe una concavidad poco profunda entre la tuberosidad interna y el eje (Figura 57). El eje del húmero del ejemplar MML-195 es más ancho anteroposterior que transversalmente en el punto medio. Sin embargo, se interpreta como una distorsión post mortem ya que el húmero del espécimen MML-220 presenta la condición opuesta.

Un surco en forma de "media luna" está presente en la superficie lateral de la porción media del eje del húmero (Figura 57), que puede corresponder con la inserción de *m. latissimus dorsi p. cranealis* (Baumel et al., 1993) y que está presente en ambos especímenes (Figura 57).

Distalmente, el húmero se expande lateromedialmente. El espécimen MML-220 presenta el cóndilo ulnar roto en su extremo distal; aun así, la porción distal del hueso está mejor conservada que el especímen MML-195. El cóndilo radial es más grande que el ulnar, estando ambos separados por un profundo surco intercondílar. El cóndilo radial se expande anteroventralmente, mientras que el cóndilo cubital se proyecta ventralmente. No se observan fosas de ligamentos en las superficies laterales del extremo distal del húmero.

Comparación de húmero

Uno de los rasgos más notables de *Austroraptor* expuestos por Novas et al. (2009) es el húmero corto y robusto de este taxón. El húmero de *Austroraptor* representa aproximadamente el 44% de la longitud femoral. Esto contrasta con la mayoría de los paravianos no avianos en los que el húmero supera el 60% de la longitud del fémur (Tabla S2, S4). Entre los unenlágidos, la longitud del húmero de *Austroraptor* contrasta con aquella de *Unenlagia* y más aún con la de *Buitreraptor* que tienen un húmero proporcionalmente más largo (70-93% de la longitud del fémur). Es notable que una condición de brazos cortos se presenta en diferentes clados paravianos. En la mayoría de troodóntidos (e.g. *Sinornithoides*, *Gobivenator*) la proporción H/F es entre 50% y 70% mientras que el trodóntido *Linhevenator* tienen un húmero corto que representa el 39% de la longitud del fémur. En el caso de los eudromaeosaurios la proporción H/F varía entre 70% y 88% (e.g. *Deinonychus*, *Bambiraptor*) mientras que el dromeosáurido *Dakotaraptor* conserva un húmero incompleto que se estimó en aproximadamente el 55% de la longitud del fémur. Por su parte, los microraptores poseen

en general una proporción que varía entre 80% y 96% (e.g. *Microraptor*, *Changyuraptor*), contrastando con *Tianyuraptor* y *Zhenyuanlong* que tienen húmero que representa el 65% de longitud de fémur. Por último, los halszkaraptóridos conocidos hasta la actualidad presentan también un húmero notablemente corto en comparación con el fémur (50%) (e.g. *Mahakala* y *Halszkaraptor*).

Austroraptor exhibe la orientación craneal plesiomórfica de la cresta deltopectoral (Novas et al., 2009), condición observada en la mayoría de los paravianos. como *Bambiraptor, Deinonychus* y *Linhevenator* (Ostrom, 1969; Burnham et al., 2000; Gong et al., 2012; Xu et al., 2011). Esto contrasta con otros unenlágidos (e.g., *Unenlagia*, *Buitreraptor)*, así como con aves *Mei*, *Archaeopteryx* y Ornithurae en las que la cresta deltopectoral está orientada craneolateralmente (Martin, 1991; Chiappe, 1996; Novas y Puerta, 1997; Makovicky et al., 2005; Mayr et al., 2007; Novas et al., 2018; 2020).

La cresta deltopectoral de *Austroraptor* representa el 30% de la longitud total del húmero, proporción similar a la de *Buitreraptor* (29%), *Unenlagia paynemili* (32%), como también ocurre en la mayoría de los paravianos, incluyendo: troodóntidos como *Gobivenator* (30% del húmero) y *Liaoningvenator* (40 %, Shen et al., 2017); dromeosáuridos como *Deinonychus* (33%); microraptores como *Microraptor gui* (39%, Xu et al., 2003), *Microraptor zhaoianus* (33% aprox., Hwang et al., 2009) *Microraptor hanqingi* (36 %, Gong et al., 2012), *Tianyuraptor* (29 %), *Zhongjianosaurus* (30%, Xu y Qin. 2017). Esto contrasta con otros paravianos como *Anchiornis*, *Mei, Sinornithoides, Jianianhualong*, en los que la cresta deltopectoral representa menos de un cuarto (20%) de la longitud del húmero (Pei et al., 2017a). Curiosamente, la extensión relativa de la cresta deltopectoral parece no estar correlacionada con la longitud del húmero en el troodóntido de brazos cortos *Linhevenator* (50% de la longitud total), siendo más grande que en otros paravianos con brazos cortos, tales como *Austroraptor*, *Zhenyuanlong* y *Tianyuraptor* (30% menos que el largo total).

En *Austroraptor* la tuberosidad interna es proximalmente extensa, como suele ocurrir en Paraves, aunque es menos prominente en comparación con aquella fuertemente desarrollada de *Buitreraptor*, *Deinonychus, Bambiraptor* y *Microraptor* (Ostrom, 1969; Burnham, 2004; Makovicky et al., 2005; Xu et al., 2000). En vista proximal se observa que el húmero de *Austroraptor* muestra un contorno en forma de “L”, sin muesca posterior entre la tuberosidad interna y la cabeza humeral (Figura 59), mientras que *Unenlagia*, *Deinonychus* y *Bambiraptor* muestran un contorno sigmoidal (Figura 59). Asimismo, el húmero de

Austroraptor se diferencia de los dromeosáuridos y microraptores por la ausencia de ectepicóndilo y de las cicatrices de origen de *m. humeroradialis*, visibles en el húmero de *Deinonychus*, *Bambiraptor*, y *Microraptor zhaoianus* (Ostrom, 1969; Burnham, 2004; Xu et al., 2000). El ectepicóndilo no se observa debido a la falta de preservación de esa zona en *Unenlagia* y *Buitreraptor* (Novas et al., 2018; 2021; Gianechini, 2018).

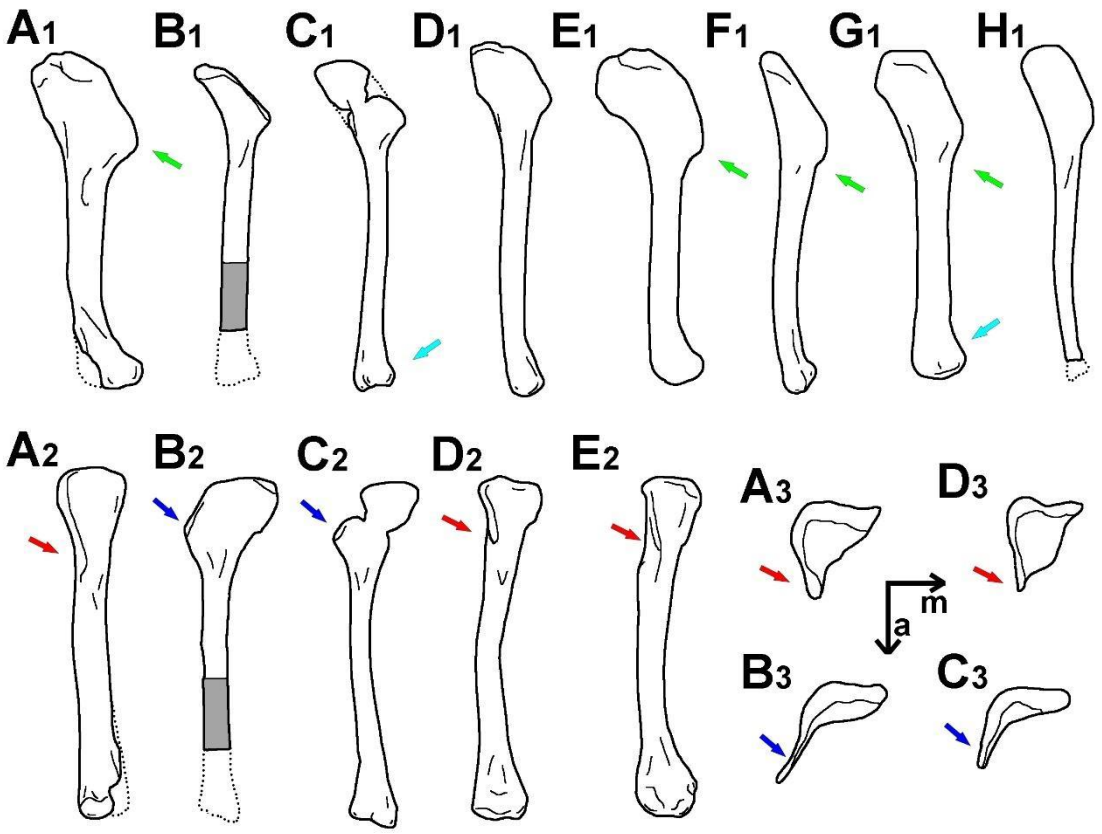

Figura 59. Dibujo interpretativo del húmero (derecha) de paravianos selectos en vista lateral **(1)** y anterior **(2)** y proximal **(3)**. **A**, *Austroraptor* (MML-195); **B**, *Unenlagia* (basado en MCF PVPH 78; Novas y Puerta, 1997); **C**, *Buitreraptor* (basado en MPCA 245; Gianechini et al., 2017); **D**, *Bambiraptor* (basado en Burnham et al., 2000; Burnham, 2004); **E**, *Deinonychus* (basado en Ostrom, 1969); **F**, *Gobivenator* (basado en Tsuihiji et al., 2014); **G**, *Microraptor* (basado en Pei et al., 2014); **H**, *Archaeopteryx* (basado en un espécimen de Berlín, MB.Av.101). Referencias: las flechas verdes indican la extensión distal del deltopectoral; las flechas celestes indican la porción recta distal del húmero; las flechas rojas indican la orientación anterior de la cresta deltopectoral; las flechas azules indican la orientación anterolateral de la cresta deltopectoral. Imagen no escalada.

El húmero de *Austroraptor* es sigmoidal cuando se lo observa en vista lateral o medial, con el tercio distal curvado anteriormente. Esta condición es similar a la de otros paravianos como *Gobivenator, Deinonychus, Velociraptor* y *Archaeopteryx* (Ostrom, 1969; Norell y Makovicky, 1999; Hwang et al., 2002; Tsuihiji et al., 2014; Kundrát et al., 2019) pero

contrastan con el húmero recto de *Buitreraptor* y *Microraptor* (Calvo et al., 2004b; Makovicky et al., 2005; Pei et al., 2014; Figura 59).

En resumen, los húmeros de *Austroraptor* muestran rasgos plesiomórficos como la longitud corta (relativo a la longitud del fémur), la orientación craneal de la cresta deltopectoral y la tuberosidad interna poco desarrollada. De esta manera, contrastando así con los unenlágidos *Buitreraptor* y *Unenlagia* en los que el húmero es más largo, la cresta deltopectoral dirigida anterolateralmente y la tuberosidad interna es más prominente (Novas et al., 2009; Currie y Paulina Carabajal, 2012).

Ulna

Se preservó la ulna derecha del espécimen MML-220 (Currie y Paulina Carabajal, 2012), que carece del proceso del olécranon y del extremo distal (Figura 60).

La ulna de *Austroraptor* representa el 70% de la longitud total del húmero (Tabla S2, S5). Es un hueso robusto cuando se compara con el radio, especialmente en la porción proximal y distal donde su ancho transversal duplica el tamaño del radio (Tabla S2, S5). En una vista proximal, la ulna es más ancha transversalmente que anteroposteriormente.

La ulna es posteriormente convexa, mientras que en la vista anterior es recta (Figura 60). Proximalmente, la superficie anterior de la ulna presenta una cicatriz bicipital longitudinal, que recorre la diáfisis y está lateralmente desplazada con respecto al eje longitudinal (Figura 60). La cicatriz bicipital delimita una concavidad anteromedial que corresponde probablemente el sitio de inserción del *m. bíceps* (Baumel et al., 1993). La superficie posterior de la ulna es transversalmente redondeada. El extremo distal se expande transversalmente, con una superficie aplanada en la superficie anterior del hueso (Figura 60).

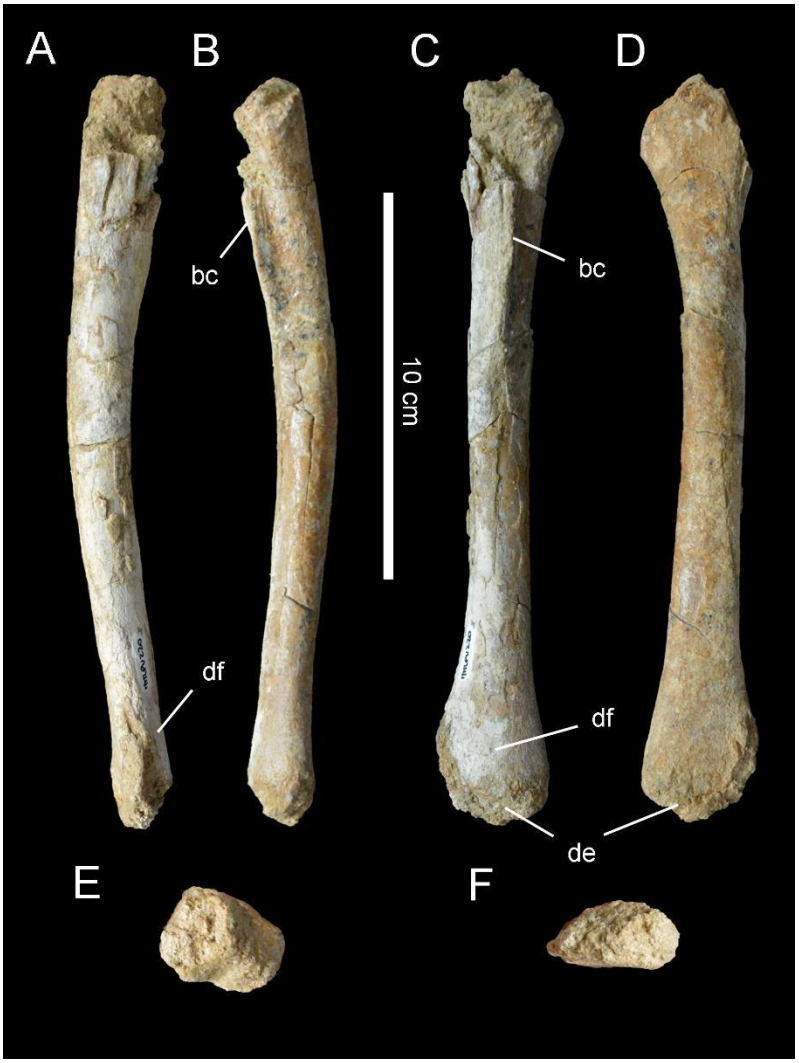

Figura 60. Ulna derecha de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vistas lateral **(A)**, medial **(B)**, anterior **(C)**, posterior **(D)**, proximal **(E)** y distal **(F)**. Abreviaturas. **bc**, cresta bicipital; **ed**, expansión distal; **spd**, superficie plana distal.

Comparaciones de la ulna

La longitud de la ulna de *Austroraptor* es el 70% de la longitud total del húmero (Tabla S2, S5), en contraste con la mayoría de los paravianos en los que la relación U/H es cercana o superior al 80%, como ocurre en *Buitreraptor* (82%), *Sinornithoides* (78%), *Sinornithosaurus* (82%), *Deinonychus* (78%), *Bambiraptor* (90%), *Microraptor* (87%) y *Archaeopteryx* (85-96%) (Tabla S2, S5). Además, *Austroraptor* tiene una ulna reducida en comparación con la longitud del fémur (U/F 33%), proporción notablemente más baja que en otros paravianos como *Sinornithoides* (46%), *Deinonychus* (61%), *Microraptor* (72%), y *Buitreraptor* (75%). De esta forma, la ulna de *Austroraptor* es el más corta entre los paravianos, lo que evidencia

una notable reducción del autopodio (ver sección de reducción del miembro anterior relacionado al gigantismo, Capítulo 10).

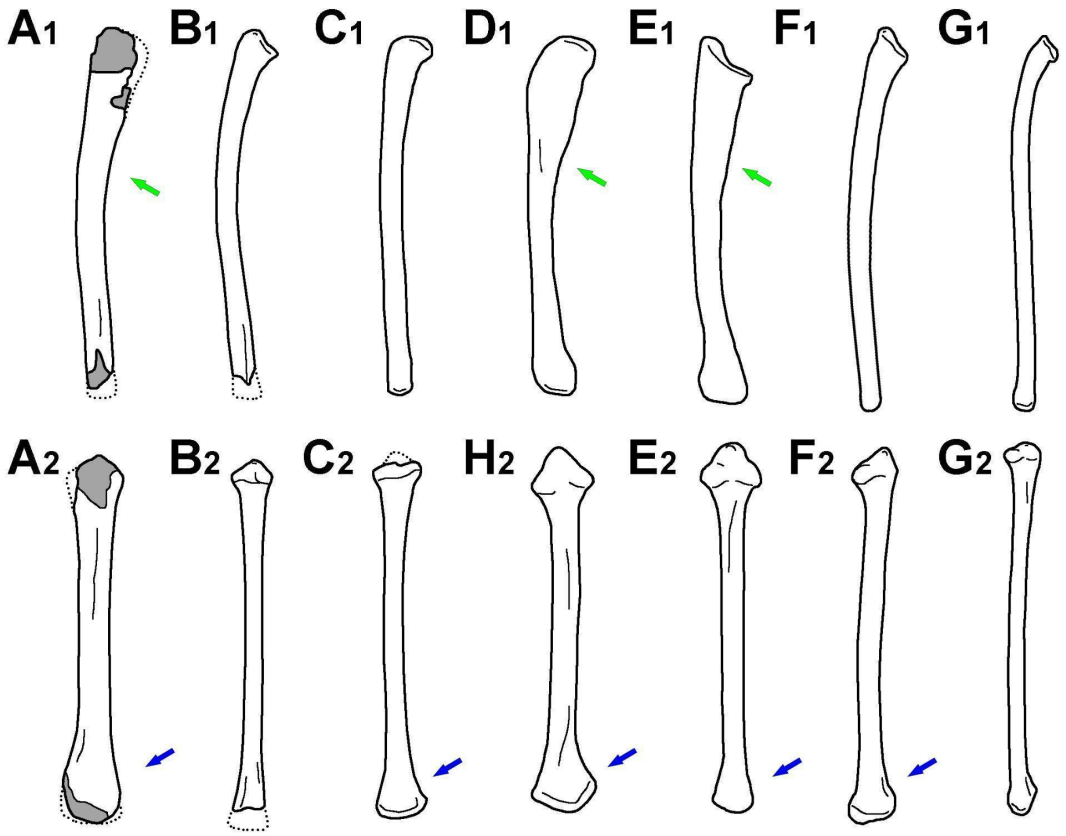

Figura 61. Dibujo interpretativo de la ulna (derecha) de diversos paravianos en vista lateral **(1)** y anterior (interóseo, **2**). **A**, *Austroraptor* (MML-195); **B**, *Buitreraptor* (basado en MPCA 245; Gianechini et al., 2017); **C**, *Talos* (basado en Zanno et al., 2011); **D**, *Daliansaurus* (basado en Shen et al., 2017); **E**, *Deinonychus* (basado en Ostrom, 1969); **F**, *Bambiraptor* (basado en Burnham et al., 2000; Burnham, 2004); **G**, *Rahonavis* (basado en Forster et al., 2020); **H**, *Latenivenatrix* (basado en Colbert y Colbert y Russell, 1969). Referencias: la flecha verde indica la extensión distal de la cicatriz bicipital; la flecha azul indica la expansión transversal del extremo distal. Imagen no escalada.

La ulna de *Austroraptor* muestra una cicatriz bicipital distintiva que se asemeja a la observada en algunos dromeosaurios como *Daliansaurus* y *Deinonychus* en los que la cresta ocupa la mitad proximal de la ulna (Ostrom, 1969; Colbert y Russel, 1969; Shen et al., 2017) (Figura 61). Por el contrario, en la mayoría de los paravianos la cicatriz bicipital es poco desarrollada y está restringida al tercio proximal del hueso, como se aprecia en *Sinornithosaurus*, *Talos*, *Bambiraptor, Buitreraptor, Rahonavis* y *Overoraptor* (Burnham et al., 2000; Currie y Dong, 2011; Zanno et al., 2011; Gianechini et al., 2018; Forster et al., 2020; Motta et al., 2020) (Figura 61).

Austroraptor se asemeja a otros paravianos (e.g., *Latenivenatrix*, *Talos*, *Deinonychus, Bambiraptor*) por tener la porción distal la ulna expandida transversalmente, en contraste con *Rahonavis* y *Buitreraptor* en los que el extremo distal de la ulna está ligeramente expandido transversalmente (Ostrom, 1969; Colbert y Colbert y Russell, 1969; Burnham, 2004; Zanno et al., 2011; Novas et al., 2018; Gianechini et al., 2018; Forster et al., 2020) (Figura 61).

Radio

Ambos radios del espécimen MML-220 están parcialmente preservados (Currie y Paulina Carabajal, 2012), aunque carecen de las porciones articulares proximal y distal (Figura 62). La descripción se basa en el radio izquierdo, que es el más completo.

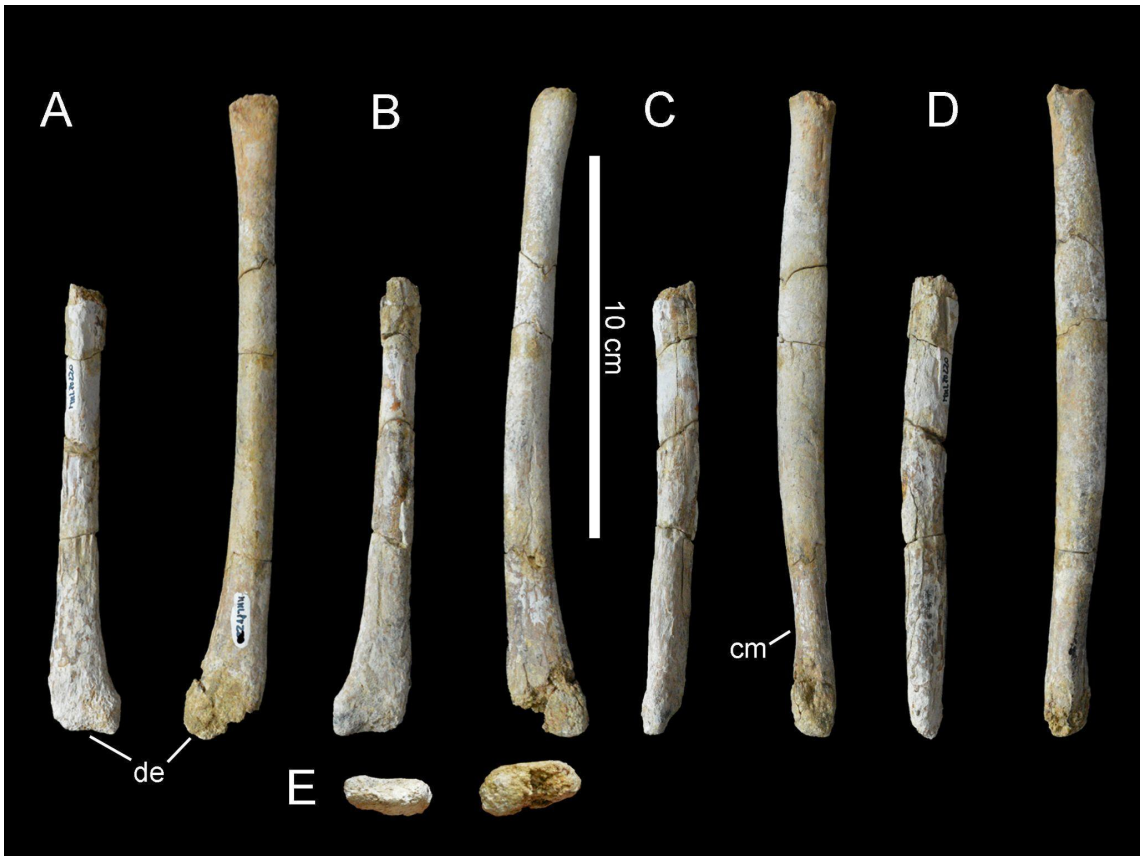

Figura 62. Radios derecho e izquierdo de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vistas lateral **(A)**, medial **(B)**, anterior **(C)**, posterior **(D)**, proximal **(E)** y distal **(F)**. Abreviaturas. **mc**, margen cóncavo; **ed**, expansión distal.

En la parte media de la diáfisis, el radio tiene un diámetro similar al de la ulna. En contraste, los extremos proximal y distal el diámetro es aproximadamente el 50% menor del diámetro de la ulna. El radio es casi recto, con una ligera curvatura anterior en vista medial y lateral (Figura 62). Los dos tercios proximales de la diáfisis tienen una sección transversal subelíptica, mientras que el tercio distal está comprimido transversalmente, como se ve en la vista anterior. En esta vista se puede observar (Figura 62) que el margen medial de la porción distal es cóncavo y representa la articulación con la ulna. Por el contrario, el margen lateral es plano. El borde posterior de la porción distal se proyecta anteroposteriormente conformando un margen posterior cóncavo cuando se observa en vista lateral mientras que el margen anterior es recto a lo largo de la extensión del eje (Figura 62).

Comparaciones del radio

Como en la mayoría de los paravianos (por ejemplo, *Buitreraptor*, *Bambiraptor, Deinonychus, Archaeopteryx*), el radio de *Austroraptor* es significativamente más delgado que la ulna (Tabla S2, S5). Sin embargo, el radio de *Austroraptor* es relativamente robusto en relación al húmero, similar a la condición de *Deinonychus*, mientras que contrasta con el radio, más delgado, de *Buitreraptor* y *Rahonavis* (Ostrom, 1969; Makovicky et al., 2005; Foster et al., 2020).

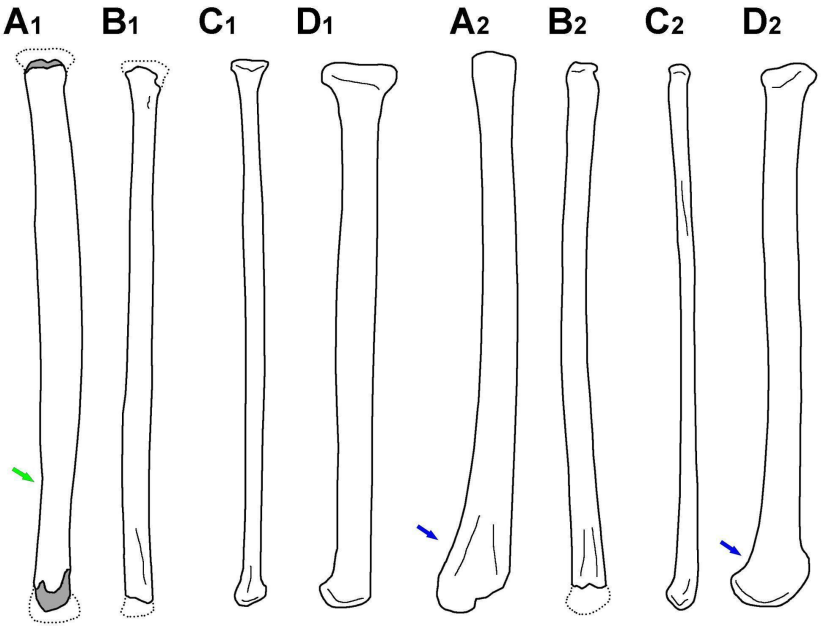

Figura 63. Dibujo interpretativo del radio de paravianos seleccionados en vista anterior **(1)** y vista lateral **(2)**. **A**, *Austroraptor* (MML-195); **B**, *Buitreraptor* (basado en MPCA 245; Gianechini et al., 2018); **C**, *Rahonavis* (basado en Forster et al., 2020); **D**, *Deinonychus*

(basado en Ostrom, 1969). Referencias: la flecha verde indica la compresión transversal de la porción distal del eje; la flecha azul indica la expansión anteroposterior del radio. Imagen no escalada.

En *Austroraptor* el extremo distal del radio está transversalmente comprimido (observado en vista anterior), a diferencia de lo que se observa en *Deinonychus*, *Buitreraptor* y *Rahonavis* (Figura 63) en los cuales tiene el mismo ancho transversal a lo largo del eje (Ostrom, 1969, Novas et al., 2018; Gianechini et al., 2018; Forster et al., 2020). Por otro lado, el extremo distal exhibe una expansión anteroposterior (en vista lateral) que se asemeja al radio de *Bambiraptor* y de *Deinonychus,* pero contrasta con la mayoría de los paravianos, incluido *Buitreraptor. Sinornithoides, Rahonavis* y *Archaeopteryx,* en los que la expansión distal está ausente (Figura 63) (Ostrom, 1969; Currie y Dong, 2001; Burnham, 2004; Gianechini et al., 2018; Kundrát et al., 2019; Forster et al., 2020).

Elementos de la mano

El holotipo y el espécimen referido ofrecen una variedad de huesos manuales que permiten el reconocimiento de características sobresalientes de la anatomía de *Austroraptor*. El espécimen holotipo (MML-195) solo conserva las falanges ungueales del dedo III, mientras que el espécimen referido (MML-220) conserva el metacapiano I, la falange I-1, y las falanges ungueales de los dedos I, II y III (Novas et al., 2009; Currie y Paulina Carabajal, 2012) (Figura 64). Cabe destacar que la falange ungueal del dedo III se conserva en ambos especímenes y es similar en tamaño, grado de curvatura y robustez.

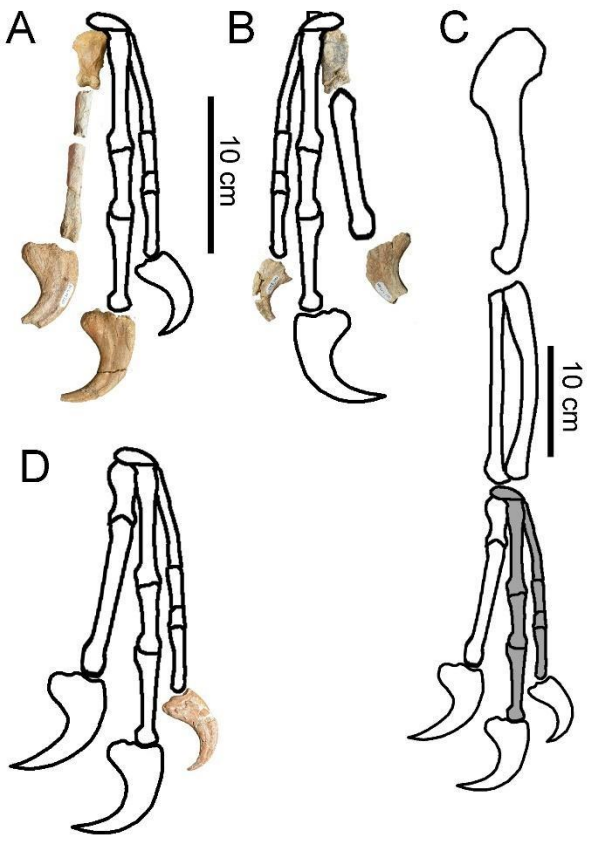

Figura 64. Dibujos esquemáticos y elementos preservados de *Austroraptor cabazai*. **A**, mano izquierda del espécimen MML-220; **B**, mano derecha del espécimen MML-220; **C**, reconstrucción del brazo izquierdo de *Austroraptor* mostrando el largo relativo de la mano; **D**, mano izquierda del espécimen MML-195.

Metacarpiano I

Currie y Paulina Carabajal (2012) mencionan que el espécimen MML-220 conserva tanto el metacarpiano I izquierdo como el derecho, interpretación que fue seguida posteriormente por Gianechini (2014). Sin embargo, la inspección de ambos elementos revela importantes diferencias en la morfología y tamaño, las cuales son indicativas de que no se trata de elementos homólogos. Se enumera a continuación las diferencias entre ambos elementos siendo el metacarpiano I del lado izquierdo el ilustrado por Currie y Paulina Carabajal (2012; figura 1, 12-17). A su vez se incluye una breve comparación con *Deinonychus* y *Overoraptor*.

1) La porción conservada del MCI derecho tiene el mismo tamaño respecto al izquierdo. No obstante, el MCI derecho carece de los cóndilos distales, por lo que se trataría de un hueso más largo que el MCI izquierdo (Figura 65).

2) El MCI izquierdo tiene la porción proximal transversalmente más ancha que la distal, siendo similar el ancho transversal de la porción proximal y distal del MCI derecho y en *Deinonychus* y *Overoraptor* (Ostrom, 1969; Motta et al., 2020) (Figura 65).

3) El MCI izquierdo tiene cicatrices rugosas bien definidas en su superficie dorsal y ventral, mientras que están ausentes en el MCI derecho y en *Deinonychus* y *Overoraptor* (Ostrom, 1969; Motta et al., 2020) (Figura 65).

4) En uno de los márgenes laterales del MCI izquierdo se encuentran protuberancias articulares bien definidas y extendidas lateralmente, que carecen de una superficie amplia para la articulación con el MCI. Las protuberancias faltan en el MCI derecho mientras que se presenta una superficie plana ancha que se asemeja a la superficie articular del MCI como ocurre en *Deinonychus* y *Overoraptor* (Ostrom, 1969; Motta et al., 2020) (Figura 65).

5) La porción proximal del MCI es voluminosa, redondeada, subrectangular y deprimida cuando se observa en una vista proximal. Por el contrario, la superficie proximal del MCI derecho es subtriangular en vista proximal y tiene una concavidad bien marcada ventral, tal como ocurre en *Deinonychus* y *Overoraptor* (Ostrom, 1969; Motta et al., 2020) (Figura 65).

Las diferencias enumeradas sugieren tres hipótesis:

-primero, ambos son MCI, siendo uno de ellos distorsionado durante la conservación o siendo uno de ellos teratológico (debido a la presencia de estrías, protuberancias y sobrecrecimientos);

-segundo, uno de los elementos es un MCI, mientras que el otro elemento es un hueso indeterminado;

-y tercero, uno de los elementos correspondería a otro taxón de Theropoda, diferente del espécimen MML-220 de *Austroraptor*.

Se descarta la tercera hipótesis porque todos los elementos de este espécimen tienen una preservación similar y fueron hallados en asociación (Currie y Paulina Carabajal, 2012, Paulina Carabajal com. pers.). La segunda hipótesis de que uno de los huesos esté distorsionado es confusa ya que el MCI más pequeño es el mejor conservado (MCI "izquierdo" sensu Currie y Paulina Carabajal, 2012) aunque posee estrías y protuberancias bien marcadas, así como también una expansión distal, rasgos que no se encuentran en metacapianos de paravianos y que a su vez podrían corresponder a rasgos de un hueso teratológico (Guinard, 2015; 2020). Por otra parte, el MCI más grande (MCI "derecho" sensu Currie y Paulina Carabajal, 2012) carece únicamente de los cóndilos distales y está parcialmente erosionado en su vista proximal. Aunque ambos elementos se diferencian según

el listado de rasgos descripto previamente, se sigue la primera hipótesis, ya que ambos MCI tiene varias similitudes con otros MCI de paravianos por lo que podrían tratarse de elementos deformados o teratológicos. Debido a las diferencias anatómicas de ambos elementos, se realiza la descripción del MCI izquierdo y derecho por separado.

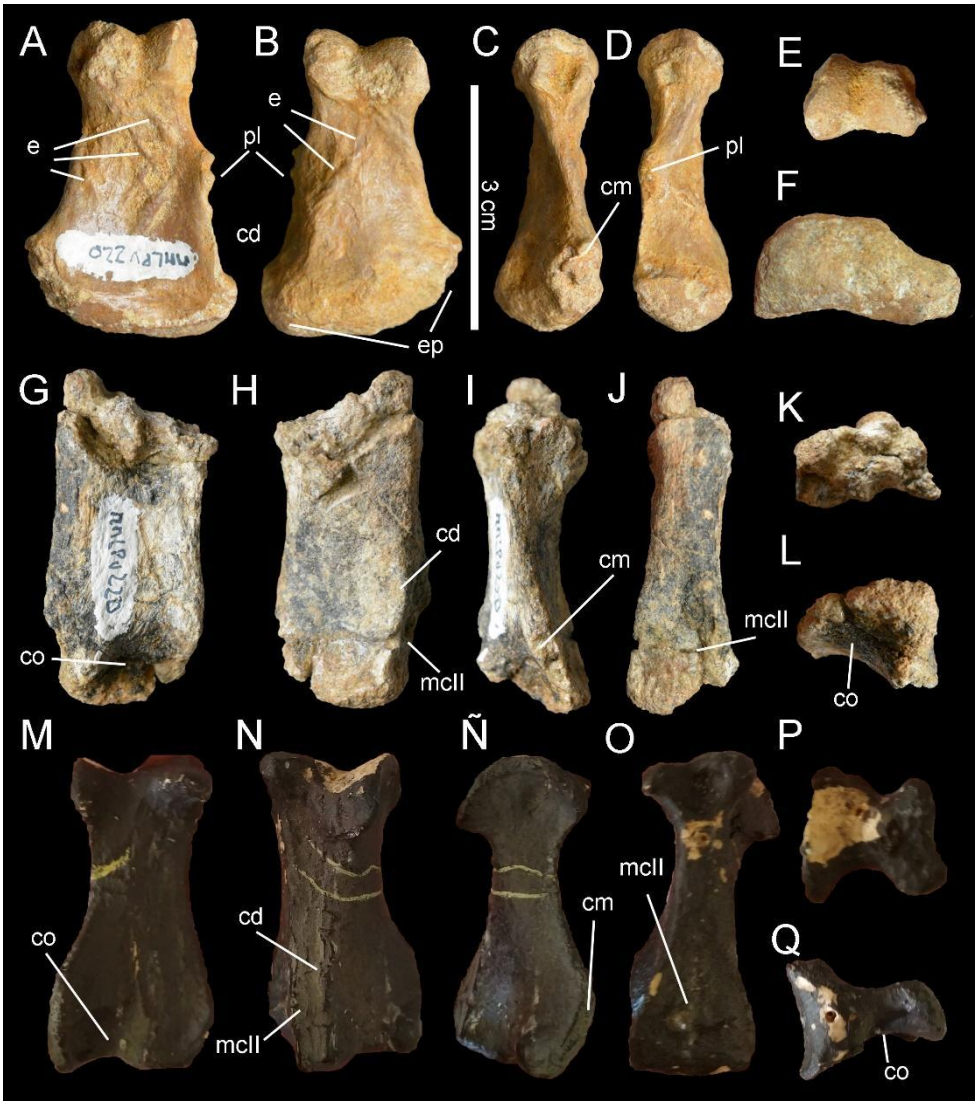

Figura 65. Metacarpiano I izquierdo **(A-F)** y derecho **(G-L)** de *Austroraptor cabazai* (MML-220) y metacarpiano I izquierdo de *Deinonychus* en vista ventral **(A, G, M)**, dorsal **(B, H, N)**, medial **(C, I, Ñ)**, lateral **(D, J, O)**, distal **(E, K, P)** y proximal **(F, L, Q)**. Se observan las diferencias entre los metacarpiano de *Austroraptor* y las semejanzas del metacarpiano derecho con el metacarpiano izquierdo de *Deinonychus*. Abreviaturas: **co**, concavidad ventral; **cd**, cresta dorsal; **cm**, cresta medial; **e**, estrías; **ep**, expansión proximal del metacapiano; **mcII**, contacto con el metacapiano II; **pl**, protuberancias laterales.

Metacarpiano I izquierdo

El metacarpiano I izquierdo (Currie y Paulina Carabajal, 2012; Gianechini, 2014) es dorsoventralmente deprimido, especialmente en la parte media de la diáfisis (Figura 66; A-F). Es el MCI mejor preservado por lo que las comparaciones se basan en este hueso. El elemento tiene forma trapezoidal en vista dorsal, con su extremo proximal transversalmente más ancho que el distal (en contraste con el MCI derecho y la mayoría de los paravianos como *Deinonychus, Buitreraptor, Bambiraptor*). La superficie articular proximal es convexa tanto transversal como anteroposteriormente (en contraste con el MCI derecho).

El hueso está deprimido dorsoventralmente con márgenes laterales y mediales agudos, en contraste con la sección transversal subtriangular en la mitad del eje de la mayoría de los paravianos (e.g., *Deinonychus*, Ostrom, 1969). El margen medial está deprimido dorsoventralmente y forma un borde agudo y oblicuo (Figura 66). Este borde llega distalmente al cóndilo medial. A mitad de la longitud del margen lateral, el elemento indeterminado presenta una protuberancia conectada con el resto del margen lateral a través de una cresta afilada (ausente de MCI derecho y de cualquier otro paraviano).

Las superficies ventral y dorsal exhiben estrías gruesas que se superponen de forma cruzada. Estas cicatrices y estrías están ausentes en el MCI derecho de *Austroraptor* y en otros paravianos (por ejemplo*, Deinonychus, Buitreraptor, Bambiraptor*). Una cresta dorsal suave delimita una superficie laterodorsal y una dorsal. Esta cresta se asemeja al margen dorsal observado en el MCI derecho de *Austroraptor* y en otros paravianos como *Deinonychus* y *Overoraptor.* Sin embargo, en MCI izquierdo la superficie laterodorsal está lateralmente delimitada por el margen lateral y no conforma la superficie subtriangular y lisa para la articulación del MCII observada en los paravianos o en el MCI derecho de *Austroraptor*.

El cóndilo distal lateral es más delgado y deprimido dorsoventralmente que el medial, pero está ligeramente extendido anteriormente, como la mayoría de los MCI de los paravianos (Figura 66). El cóndilo medial tiene una fosa colateral bien desarrollada que es más profunda y ancha que la fosa colateral del cóndilo lateral. En una vista distal, ambos cóndilos están orientados oblicuamente y convergen dorsalmente. La articulación distal es ginglimoide, debido a la presencia de un surco intercondíleo entre los cóndilos lateral y medial, conformando una superficie articular extendida principalmente en la superficie dorsal.

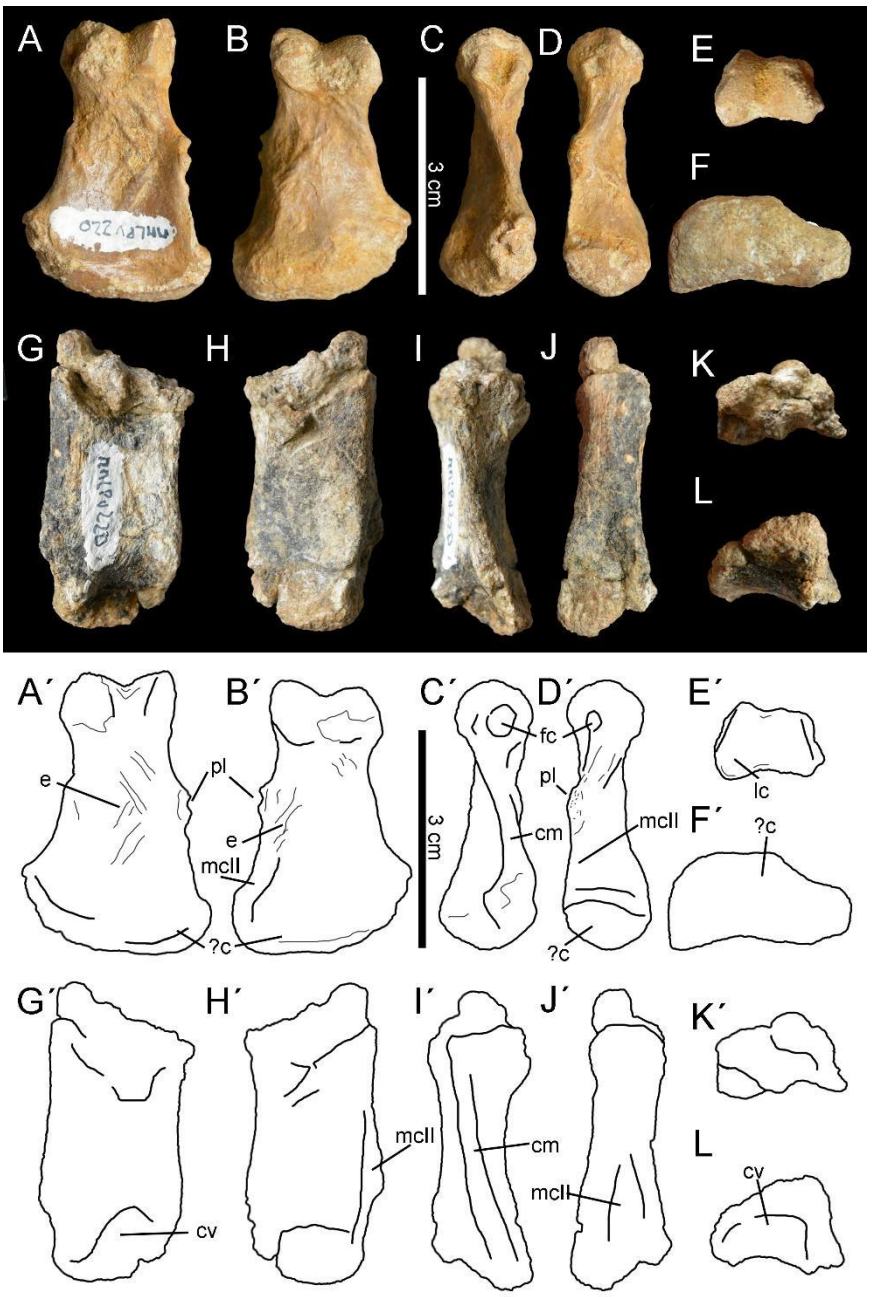

Figura 66. Detalles del metacarpiano I izquierdo **(A-F)** y metacarpiano I derecho **(G-L)** de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vistas ventral **(A, G)**, dorsal **(B, H)**, medial **(C, I)**, lateral **(D, J)**, distal **(E, K)** y proximal **(F, L)**. Abreviaturas: **c**, cóndilo; **cd**, concavidad dorsal; **cm**, cresta medial; **ed**, estrías dorsales; **ev**, estrías ventrales; **fc**, fosa colateral; **md**, margen deprimido; **mcII**, contacto con el metacarpiano II; **pl**, protuberancias laterales; **sar**, superficie articular.

Metacarpiano I derecho

El metacarpiano derecho (Figura 66, G-L) está parcialmente dañado en ambos extremos y su superficie proximal está erosionada. El metacarpiano derecho es deprimido dorsoventralmente, especialmente en la porción media del hueso. En sección transversal, la diáfisis del MCI es subtriangular, con la porción medial deprimida dorsoventralmente mientras que la lateral es plana y muestra una superficie articular plana para la recepción del MCI (Figura 66).

En vista ventral, el margen del elemento tiene un contorno subrectangular (Figura 66). La porción proximal tiene una concavidad ventral que se abre posterordorsalmente asemejándose a la observada en el metacarpiano I de *Deinonychus*. Esta concavidad le da un contorno subtriangular a la porción proximal cuando se observa en vista proximal.

Las superficies ventral y dorsal son lisas y carecen de las estrías observadas en el MCI izquierdo. El margen medial está deprimido dorsoventralmente y forma un borde agudo. Este borde es oblicuo en vista lateral, discurriendo distalmente desde el cóndilo medial hasta el ángulo dorsal posterior (Figura 66).

La superficie lateral muestra una subtriangular y levemente concavidad ubicada en la mitad posterior de la diáfisis y probablemente sirva para la articulación con MCII. Esta superficie articular directa lateralmente y levemente posterior.

Los cóndilos distales están mal conservados y carecen de la superficie distal. El cóndilo lateral parece estar más desarrollado anteriormente que el medial, como ocurre en la mayoría de los MCI de otros paravianos (e.g., *Deinonychus*, *Buitreraptor*). Las fosas colaterales están mal conservadas, pero aparentemente son poco profundas, siendo la medial más profunda que la lateral. La superficie articular distal está mal conservada, pero se puede observar que en la superficie dorsal una fosa ancha y profunda como ocurre en otros paravianos (e.g., *Deinonychus*, *Overoraptor*).

Comparaciones del metacarpiano I

El MCI derecho de *Austroraptor* comparte con otros paravianos los siguientes rasgos: 1) un eje de sección transversal subtriangular presente en la mayoría de los paravianos como

Buitreraptor y *Deinonychus* (Ostrom, 1969; Novas et al., 2018); 2) superficie lateral para la articulación con el MCII (observado en *Buitreraptor, Deinonychus*, *Bambiraptor* y *Overoraptor*); 3) superficie cóncava ventral en la porción proximal del eje (como en *Deinonychus, Kuru, Overoraptor*); y 4) cóndilo lateral notablemente extendido distalmente respecto al medial, como en *Deinonychus*, *Buitreraptor* y *Overoraptor*. Todas estas características están ausentes en el metacarpiano izquierdo el cual, a su vez, posee características únicas no presentes en otros paravianos como la expansión proximal transversal, estrías dorsales y ventrales bien marcadas, la presencia de protuberancias laterales, y la falta de una superficie bien delimitada plana para la articulación con el metacarpiano II.

Cuando se compara el metacarpiano I izquierdo de *Austroraptor* con otros paravianos, se pueden observar muchas diferencias. Primero, la porción proximal del eje es dos veces más ancha con respecto a la porción distal, a diferencia del MCI de los paravianos (por ejemplo, *Bambiraptor*, *Deinonychus*, *Itemirus, Buitreraptor*, *Overoraptor*) en el que el eje mantiene su ancho transversal proximal y distalmente. (Ostrom, 1969; Burnham, 2004; Sues y Averianov, 2014; Tsuihiji et al. 2015; Novas et al., 2018; Motta et al., 2020) (Figura 67). En segundo lugar, la superficie lateral es dorsoventralmente afilada, sin una superficie de articulación clara para el MCII como ocurre en otros paravianos (por ejemplo, *Deinonychus*, *Buitreraptor*) (Figura 67). Además, en la superficie lateral el hueso indeterminado tiene un complejo de protuberancias, ausente en cualquier otro paraviano. También posee estrías oblicuas bien marcadas en la superficie dorsal y ventral del cuerpo del elemento que no se encuentran presentes en otros paravianos. Finalmente, la superficie articular proximal de la diáfisis es redondeada y alargada transversalmente cuando se observa en una vista proximal, mientras que en la mayoría de los paravianos la porción proximal es subtriangular en una vista proximal (e.g., *Deinonychus*, Ostrom, 1969). La presencia de protuberancias, estrías y crecimientos notables como en el caso del extremo proximal recuerdan a elementos teratológicos presentes en algunos terópodos como *Carnotaurus* y *Meraxes* (Bonaparte, 1985; Canale et al., 2022). Estas características han sido descriptas en varios elementos de otros dinosaurios y han sido propuestas como teratológicas (Guinard, 2015; 2020), por lo que no se descarta que el metacarpiano I izquierdo de *Austroraptor* sea teratológico.

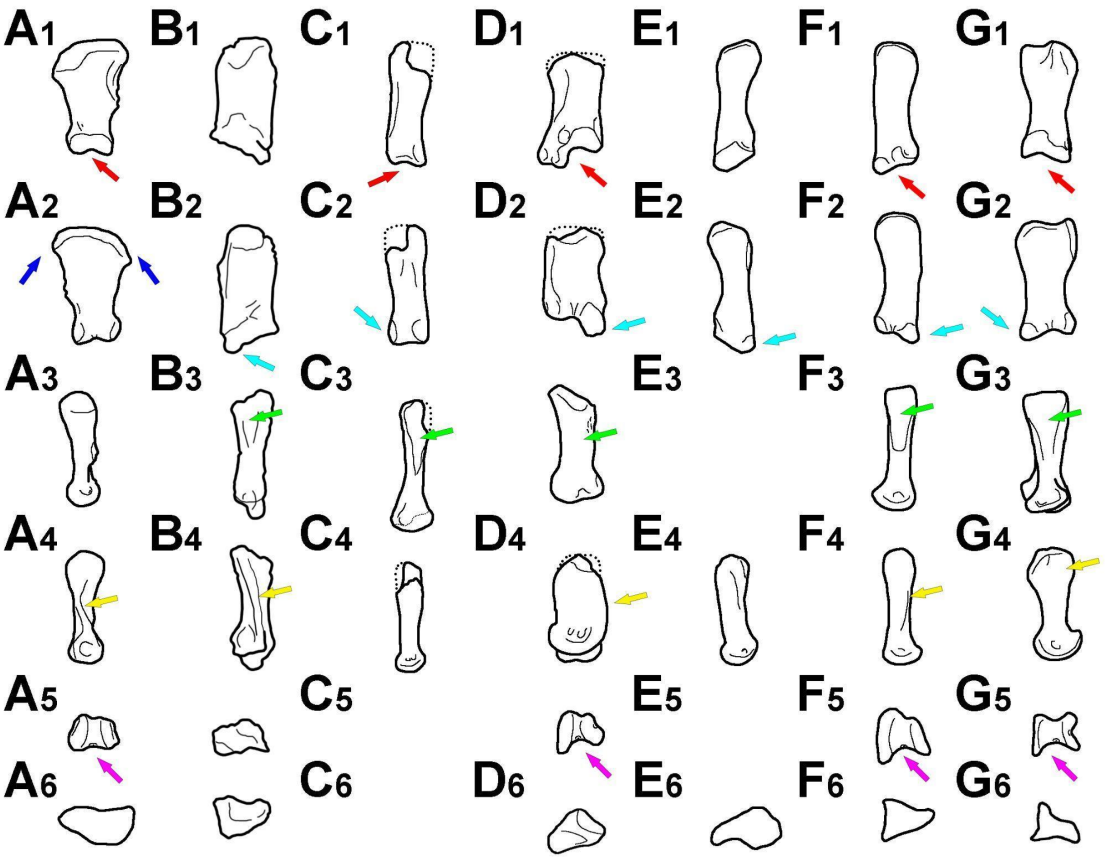

Figura 67. Dibujo interpretativo del metacarpiano I izquierdo (**A**) y metacarpiano I derecho (**B**) de *Austroraptor cabazai* comparados con metacarpianos de paravianos seleccionados en vista dorsal **(1)**, ventral **(2)**, lateral **(3)**, medial **(4)**, distal **(5)** y proximal **(6)**. **A** y **B**, *Austroraptor* (MML-220); **C**, *Buitreraptor* (basado en MPCN-PV-370; Novas et al., 2018); **D**, *Overoraptor* (basado en Motta et al., 2020); **E**, troodóntido indeterminado (basado en MPC-D 100/140; Tsuihiji., 2015); **F**, *Itemirus* (basado en ZIN PH 182/16; Sues y Averianov, 2014); **G**, *Deinonychus* (basado en Ostrom, 1969). Referencias: las flechas rojas muestran la articulación distal ginglimoide; las flechas verdes indican la articulación con el MC II; las flechas azules muestran la extensión transversal de la porción proximal de *Austroraptor* (rasgo autapomórfico); las flechas celestes indican el desarrollo anterior del cóndilo lateral; la flecha amarilla muestra la cresta medial dirigida lateralmente; las flechas rosas indican la superficie articular ventral profunda. Imagen no escalada.

Al menos tres paravianos basales del Cretácico de Patagonia (es decir, *Buitreraptor, Overoraptor, Austroraptor*) muestran morfologías marcadamente diferentes del metacapiano I. El *Austroraptor,* de brazos cortos, tiene un metacarpiano I dorsoventralmente deprimido y transversalmente ancho, que contrasta con el brazo alargado y grácil de los pequeños unenlágidos como *Buitreraptor* (Novas et al., 2018). *Overoraptor* exhibe un metacarpiano I en forma de "caja", con una cresta extendida dorsomedialmente y un cóndilo lateral inflado anteriormente (Motta et al., 2020). Además, *Austroraptor* y *Buitreraptor* comparten la

presencia de un reborde medial dirigido medialmente con la mayoría de los paravianos (por ejemplo*, Velociraptor, Bambiraptor, Itemirus* y Troodontidae indet MPC-D 100/140; Norell y Makovicky, 1999; Burnham, 2004; Sues y Averianov, 2014; Tsuihiji et al., 2015), mientras que *Overoraptor* tiene un reborde medial dirigido ventralmente y extendido proximalmente (Figura 67). Finalmente, *Austroraptor* y *Buitreraptor* también difieren de *Overoraptor* en la falta de un margen agudo dorsomedial presente en los últimos taxones (Motta et al., 2020).

Falange I-1

La falange 1-I está bien conservada en el espécimen MML-220 (Figura 68). Debido a las condiciones asimétricas distales de los cóndilos, probablemente indican que represente a la falange de la mano izquierda. El extremo distal se curva medialmente, siendo la superficie articular distal oblicuamente dirigida respecto al eje principal de la falange (Figura 68). Esta condición se parece a la condición de la falange I-1 de *Buitreraptor* y *Deinonychus* (Ostrom, 1969; Novas et al., 2018). La falange es delgada y larga en comparación con el robusto metacarpiano I. La porción proximal presenta la superficie articular proximal rota, pero se puede observar que es ancha y cóncava y se corresponde en tamaño con el metacarpiano I. La superficie ventral de la porción proximal es plana y presenta cicatrices longitudinales (Figura 68) tal como ocurre con las falanges I-1 de *Buitreraptor* y *Deinonychus* (Ostrom, 1969; Novas et al., 2018). Los cóndilos distales están separados por un surco intercondíleo profundo, especialmente definido en la superficie ventral. El cóndilo lateral está roto en su porción ventral. Las fosas colaterales son pequeñas, poco profundas y de ubicación central y los cóndilos son subcirculares cuando se observan en una vista lateral.

Falange I-2 (ungueal)

El ejemplar referido de *Austroraptor* (MML-220) incluye esta falange completa, excepto por su extremo distal (Figura 68). La falange ungueal del dígito I es más voluminosa y transversalmente más ancha que la de los dedos restantes. Su superficie articular coincide en tamaño con la superficie articular distal de la falange manual I-1 preservada. Debido a la asimetría de los surcos colaterales (surco medial está situado ligeramente dorsalmente con respecto al medial) esta falange se asigna tentativamente al lado izquierdo.

El tubérculo flexor está bien desarrollado y es profusamente estriado (Figura 68). La superficie articular proximal es dorsoventralmente baja y restringida a la mitad dorsal de la falange proximal. Los surcos colaterales corren longitudinalmente a lo largo de la superficie lateral y medial de la falange. Los surcos separan el tubérculo flexor y la superficie articular en la porción proximal (Figura 68).

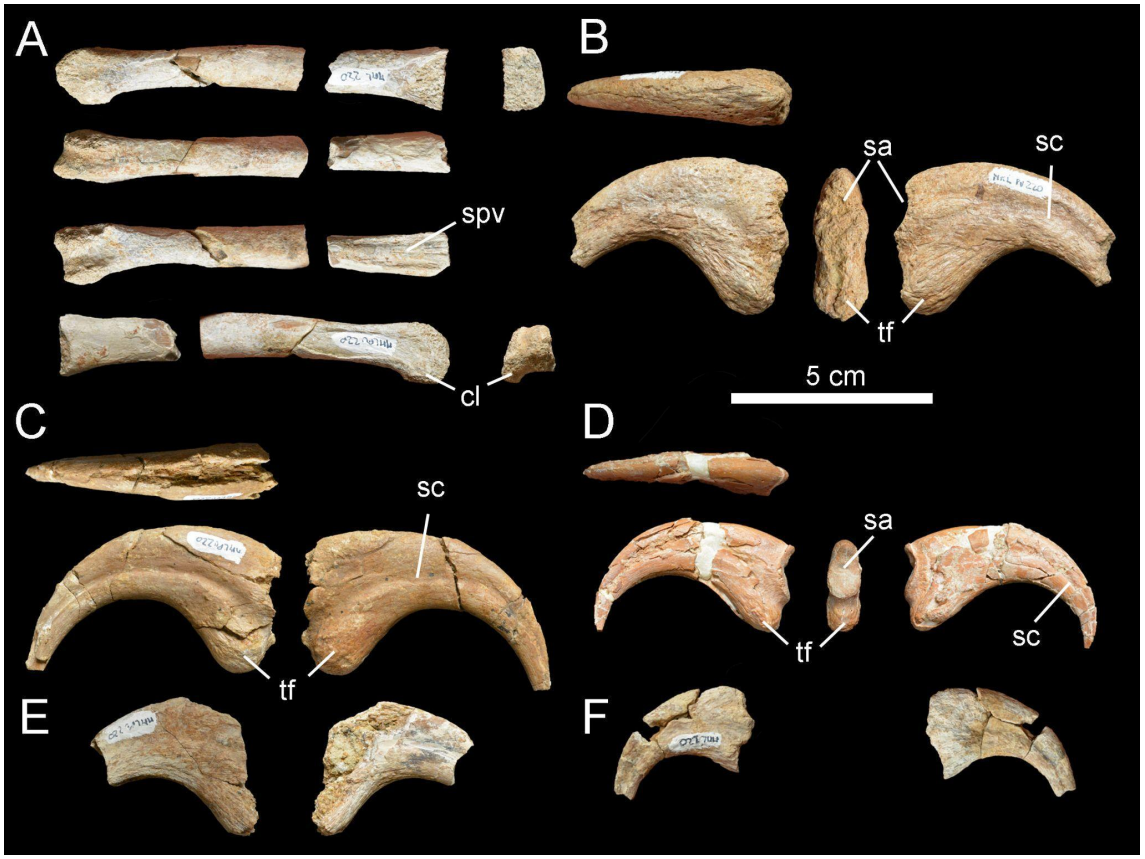

Figura 68. Elementos manuales de especímenes holotipo (MML-195, **D**) y referidos (MML-220, **A-C, E-F**) de *Austroraptor cabazai*. **A**, falange izquierda I-1 en vistas lateral (superior), dorsal (centro superior), ventral (centro inferior), medial (inferior), proximal (esquina superior derecha) y distal (esquina inferior derecha). **B**, falange izquierda I-2 en vistas dorsal (superior), lateral (izquierda), proximal (centro) y medial (derecha). **C**, falange izquierda II-3 en vistas dorsal (superior), lateral (izquierda), medial (izquierda). **D**, falange izquierda III-4 en vistas dorsal (superior), lateral (izquierda), proximal (centro) y medial (izquierda). **E**, falange derecha II-3 en medial (izquierda) y lateral (derecha), y vistas. **F**, falange derecha III-4 en medial (izquierda) y lateral (derecha), y vistas. Abreviación: **cl**, cóndilo lateral; **sa**, superficie articular, **sc**, surco colateral; **svp**, superficie plana ventral; **tf**, tubérculo flexor.

Falange II-3 (ungueal)

Las ungueales manuales izquierda y derecha del dígito II se conservan en MML-202 (Figura 68). La ungueal izquierda II-3 está casi completa (Figura 68), y solo le faltan la punta distal y la superficie articular. La falange ungueal derecha II-3 está mal conservada. Esta ungueal es delgada y más corta que la falange ungueal I-2.

La falange II-3 está comprimida transversalmente y presenta una curvatura ventral bien marcada (Figura 68) El tubérculo flexor está bien desarrollado, y tiene hoyos en sus superficies ventrales. La altura del tubérculo en su margen proximal es similar a la de la cara articular. La superficie articular está erosionada, pero se puede observar que es dorsoventralmente baja y ocupando sólo la mitad dorsal del margen proximal. Los surcos colaterales corren longitudinalmente a lo largo de las superficies lateral y medial de la falange. El surco medial está desplazado dorsalmente respecto al lateral.

Falange III-4 (ungueal)

Los ungueales manuales izquierdas del dígito III se conservan en el espécimen holotipo (MML-195) y en el espécimen referido (MML-220 (Figura 68) La falange de MML-195 fue interpretada como la falange manual II-3 por Gianechini (2014) debido a que presenta similitudes en tamaño y curvatura cuando se compara con la falange ungueal II-3 del ejemplar MML-220 de *Austroraptor cabazai*. Sin embargo, se observó que la falange manual II-3 de MML-220 es notablemente más grande que la falange manual conservada del espécimen MML-195. Contrariamente a Gianechini (2014), se observa que es similar en tamaño y curvatura al manual falange ungueal III-4 del espécimen MML-220 de *Austroraptor cabazai*. A su vez, cabe mencionar que la falange ungueal III-4 de MML-220 es más pequeña y presenta una menor curvatura que el FII-3 ungueal del ejemplar MML-220 de *Austroraptor cabazai.* Por esta razón, se concuerda con Novas et al. (2009) en que este elemento representa la falange manual III-4 (contra Gianechini, 2014).

La falange manual III-4 es la ungueal más pequeña de las ungueales conservadas del espécimen MML-220 (Figura 68). El elemento está fuertemente curvado describiendo un arco mucho más pronunciado que el de la otra falange (Currie y Paulina Carabajal, 2012) y también notablemente más curvado en comparación con otros dromeosáuridos (Novas et al.,

2009). La superficie articular está ubicada dorsalmente y representa la mitad de la longitud del margen posterior de la ungueal (Figura 68). Dorsalmente a la superficie articular existe un labio bien desarrollado que se proyecta dorsoposteriormente. La superficie articular carece de quilla medial longitudinal. El tubérculo flexor está bien desarrollado y tiene fosas en las superficies ventrales. El tubérculo flexor está separado de la superficie articular por un surco transversal. El margen ventral es fuertemente curvado. Los surcos colaterales son asimétricos, estando el medial desplazado dorsalmente respecto al lateral.

Comparaciones de falanges manuales

Las falanges manuales de *Austroraptor* tienen rasgos típicos de las falanges manuales de los paravianos como el labio proximodorsal, gran ángulo de la curvatura y el margen dorsal del eje por encima de la punta dorsal de las superficies articulares. Cuando se compara con *Buitreraptor,* las falanges ungueales manuales de *Austroraptor* muestran algunas diferencias. En *Austroraptor*, el margen proximal de la superficie articular se continúa con el margen proximal del tubérculo flexor. Sin embargo, en *Buitreraptor* la falange ungueal posee la superficie articular separada proximalmente respecto al margen proximal del tubérculo flexor (Novas et al., 2018). La condición observada en *Buitreraptor* se asemeja a la observada en otros paravianos de pequeño tamaño como *Anchiornis* (Hu et al., 2009; Pei et al., 2017a fig 29,30).

Comparaciones de la mano de *Austroraptor*

Se observa en la Figura 69 la comparación de la mano de *Austroraptor* con *Dakotaraptor*, *Deinonychus* y *Buitreraptor*. En primera instancia, se observa el claro contraste del acortamiento relativo del brazo de *Austroraptor* respecto a un paraviano de similar tamaño corporal como lo es *Dakotaraptor* (5 metros según DePalma et al., 2015). Más aún, el largo de los elementos de *Austroraptor* son similares al largo de los huesos del brazo de *Deinonychus*. A su vez, es notable que la suma de la longitud del húmero+ulna+dígito I de *Austroraptor* es apenas menor al largo del fémur. Esto contrasta claramente con *Dakotaraptor* y con *Buitreraptor*. En el caso de *Buitreraptor* el largo del brazo es casi el doble al largo del fémur.

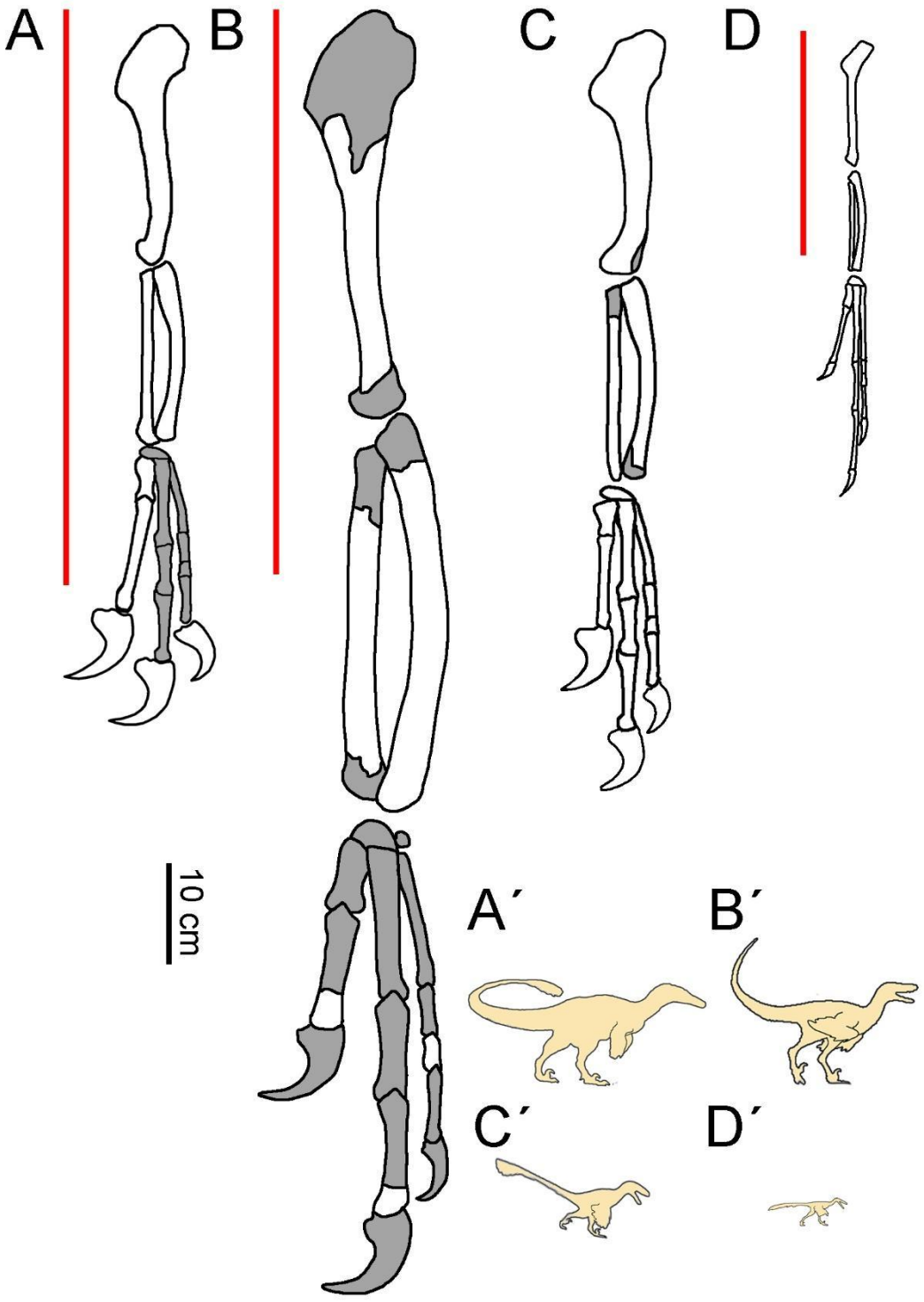

Figura 69. Comparativa de los brazos izquierdos de *Austroraptor* (**A**), *Dakotaraptor* (**B**), *Deinonychus* (**C**) y *Buitreraptor* (**D**). Escala: 10 centímetros. La línea roja indica el largo del fémur.

Cintura pélvica

Se preservó únicamente una porción del pubis del ejemplar holotipo y una porción del isquion del ejemplar referido. El isquion no fue descripto en trabajos anteriores (Currie y Paulina Carabajal, 2012; Gianechini y Apesteguía 2011; Gianechini, 2014) mientras que el pubis fue descripto únicamente por Gianechini (2014).

Isquion

El espécimen MML-220 de *Austroraptor* conserva las porciones proximal y media del isquion izquierdo (Figura 70). El extremo proximal conserva la superficie articular con el ilion que es ancha y en forma de copa. La articulación del ilion se extiende desde la superficie proximal a la lateral y posterior, asemejándose a la condición de *Unenlagia* y *Butreraptor* (Novas et al., 2021). Las superficies articulares del pubis no se distinguen debido a que se encuentran erosionadas. El pedúnculo para el ilion tiene es apenas convexo con forma de copa. Anterior a la superficie articular del ilion se presenta una superficie lisa que podría tratarse de la porción posterior del acetábulo.

La superficie medial y lateral del sector proximal de la diáfisis son ligeramente cóncavas (Figura 70). El margen dorsal del hueso, cerca del margen posterior del pedúnculo ilíaco, es sinuoso, pero carente del proceso próximodorsal reportado en *Unenlagia*, *Buitreraptor* y *Rahonavis*; Novas y Puerta, 1997; Novas et al., 2021). El vástago del hueso está muy dañado y separado de la porción proximal (Figura 70).

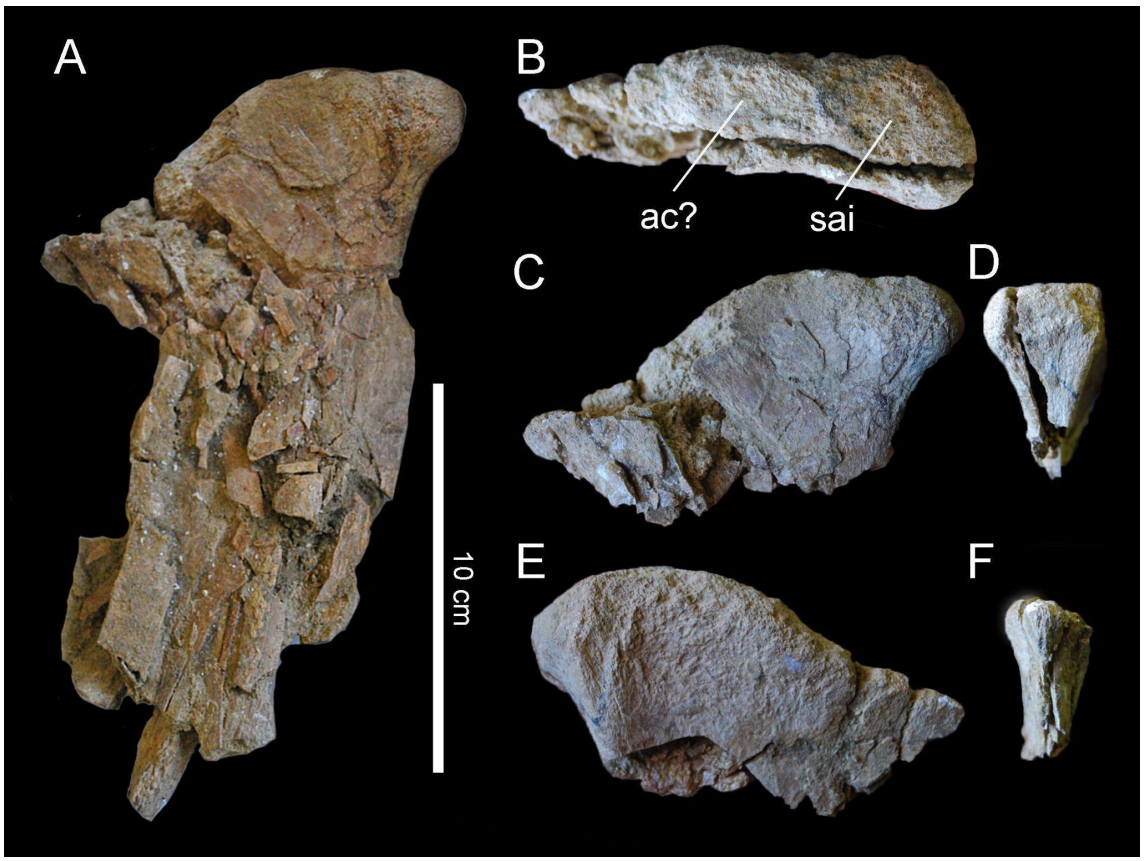

Figura 70. Isquion izquierdo de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vistas medial **(A, C)**, proximal **(B)**, anterior **(D)**, lateral **(E)** y posterior **(F)**. Abreviaturas: **ac?**, acetábulo; **sai**, superficie articular para el ilion. Nótese que el vástago se desprendió de la porción proximal tal como se exhibe el material en la actualidad. El reconocimiento de la forma original entre la porción proximal y distal ha sido mediante fotos antiguas del material cortesía de la Dra. Paulina Carabajal.

Comparaciones del isquion

Aunque el isquion de *Austroraptor* está mal conservado, muestra algunos rasgos interesantes. El pedúnculo para el ilion tiene forma de copa, asemejándose a la condición de *Unenlagia* y *Buitreraptor* (Novas et al., 2018; 2021) (Figura 71). En la mayoría de los paravianos (e.g. *Latenivenatrix*, *Deinonychus*, *Microraptor*, Ostrom, 1969; Pei et al., 2014; van der Reest y Currie, 2017), la articulación proximal para el ilion es plana o ligeramente convexa, mientras que en las aves derivadas tanto el ilion como el isquion están fusionados (Ostrom, 1969; Jasinoski et al., 2006).

Otro rasgo significativo del isquion de *Austroraptor* es la ausencia del proceso posterodorsal en la porción posteroproximal del elemento (Figura 71). Este proceso está presente en

Unenlagia, *Buitreraptor*, *Rahonavis, Archaeopteryx,* y aves basales como *Confuciusornis* (Novas, 2004; Novas et al., 2021).

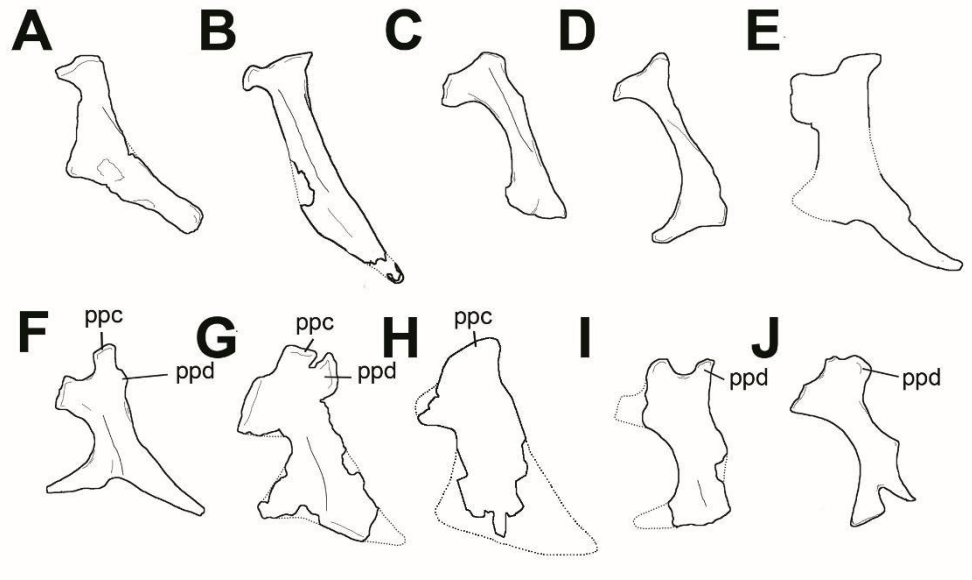

Figura 71. Dibujos interpretativos del isquion izquierdo en vista lateral de *Saurornithoides* (**A**), *Velociraptor* **(B)**, *Bambiraptor* **(C)**, *Microraptor* **(D,** basado en Xu et al., 2003, Hwang et al., 2002 y IVPP V 13352**)**, *Anchiornis* **(E,** basado en Hu et al., 2009**)**, *Buitreraptor* **(F),** *Unenlagia* (**G**), *Austroraptor* (**H**), *Rahonavis* (**I**) y *Archaeopteryx* (**J**, basado en Wellnhofer, 2009). Abreviaturas: **ppc**, pedúnculo en forma de copa; **ppd**, proceso posterodorsal.

Pubis

Se conserva el pubis izquierdo del espécimen MML-195 (Figura 72). Este elemento es asignado como metatarsiano III por Gianechini (2014), pero este hueso es robusto y más largo con respecto al metatarsiano III conservado en el holotipo y espécimen referido, por lo que es aquí reasignado como pubis. El hueso está erosionado y carece de la porción proximal y distal (Figura 72). El eje del pubis es recto en vista lateral sin la curvatura posterior presente en otros unenlágidos como *Buitreraptor* y *Unenlagia* (Novas y Puerta, 1997; Makovicky et al., 2005). La porción proximal es más robusta que la porción media del eje, pero no conserva la superficie articular. La superficie medial de la porción proximal tiene una cresta voluminosa, que delimita una concavidad posterior. La placa púbica ("pubic apron") está representada por una cresta que corre en la superficie medial, desde la porción posteroproximal de la diáfisis hasta la porción anterodistal de la diáfisis. Aunque el pubis está incompleto, es posible inferir que la placa púbica se extiende al menos a lo largo de la mitad

distal del eje, como ocurre en otros unenlágidos (Novas et al., 2021). El pie púbico no se conserva, pero se puede observar que la porción distal y posterior del eje tiende a expandirse posteriormente.

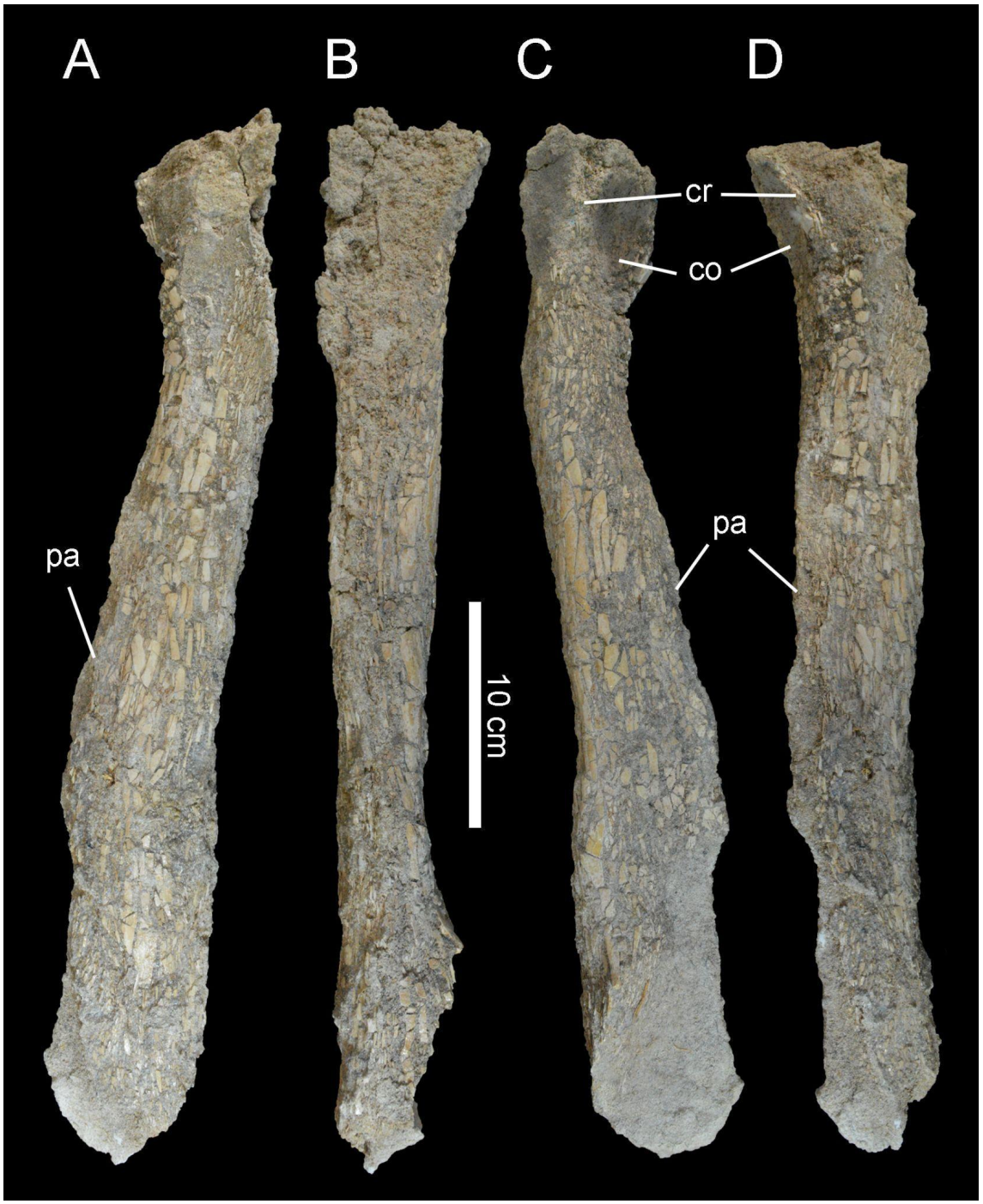

Figura 72. Pubis izquierdo de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vistas anterior **(A)**, lateral **(B)**, posterior **(C)** y medial **(D)**. Abreviaturas. **co**, concavidad; **cr**, cresta; **pa**, delantal púbico.

Miembro posterior

Se conservan numerosos elementos del miembro posterior en ambos especímenes de *Austroraptor cabazai* (MML-195; MML-220) lo que permite una reconstrucción estimada de la pata trasera (Figura 73). A su vez algunos elementos coinciden (tibia, metatarsiano III, falanges II-2 y IV-4) lo que permite corroborar que se trata de la misma especie y que ambos especímenes alcanzaron un tamaño corporal similar.

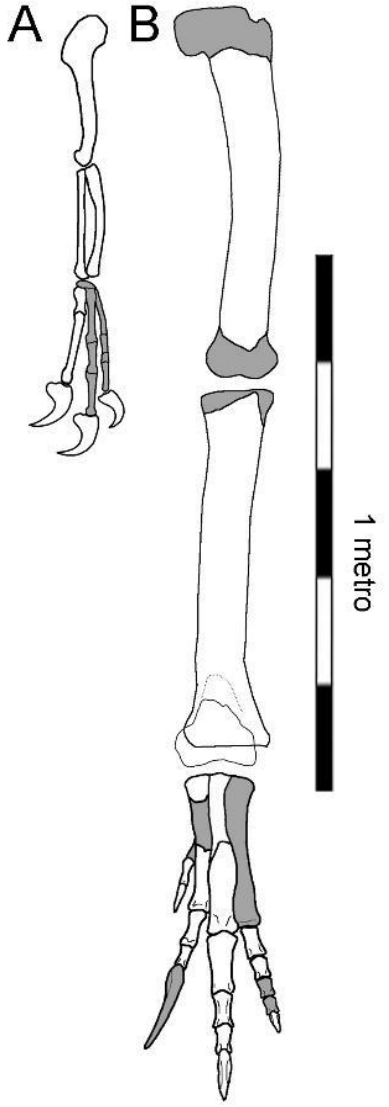

Figura 73. Esquema de los huesos de la mano (**A**) y del pie (**B**) de *Austroraptor cabazai* en vista dorsal (a excepción de las falanges ungueales manuales que se encuentran en vista medial). La reconstrucción se realizó en base a los materiales disponibles de ambos especimenes de *Austroraptor* asumiendo que ambos especímenes poseen similar tamaño corporal.

Fémur

Sólo se conservó el fémur izquierdo del espécimen MML-195 de *Austroraptor cabazai* (Figura 74). El fémur carece de las porciones proximal y distal y solo conserva la diáfisis. El hueso muestra una curvatura lateral (convexidad externa) como se aprecia en vista anterior (Figura 74), así como una curvatura en vista lateral (convexidad anterior). Otra característica del fémur de *Austroraptor* es la robustez de la diáfisis. En la Figura 75 se observa que la relación entre el largo de la díafisis entre el cuarto trocánter y el inicio del surco intercondilar es corto en proporción respecto al ancho transversal cuando se compara con otros *Unenlagia, Buitreraptor* y *Neuquenraptor*. A pesar de esta diferencia en la robustez, si se comparan los fémures conocidos de unenlágidos se puede estimar la medida del fémur de *Austroraptor*. La porción preservada posee 50,67 centímetros de largo (Tabla S2, S5). Al comparar con los fémures completos de *Unenlagia* y *Buitreraptor* se observa que el fémur de *Austroraptor* no preserva la cabeza femoral ni los cóndilos distales los cuales al extrapolarse con los fémures conocidos se obtiene un largo estimado de 65 centímetros de largo. Esta estimación es mayor a la propuesta por Novas et al. (2009) los cuales estimaron el largo en 56 centímetros. Al observar la Figura 75 se aprecia claramente que, aun siendo conservadores con la estimación, el largo total del fémur de *Austroraptor* superaría los 60 centímetros de largo. Por lo tanto, en la presente tesis se toma como largo estimado del fémur como 60 cm de largo.

Es interesante destacar que en la porción proximal de la diáfisis se exhibe un cuarto trocánter representado por una cresta con un surco apenas ornamentado que bordea la cresta siendo más profundo en su superficie posterior (Figura 74, 75). En la porción distal de la diáfisis y en la superficie posterior, se puede observar un surco intercondilar poco profundo.

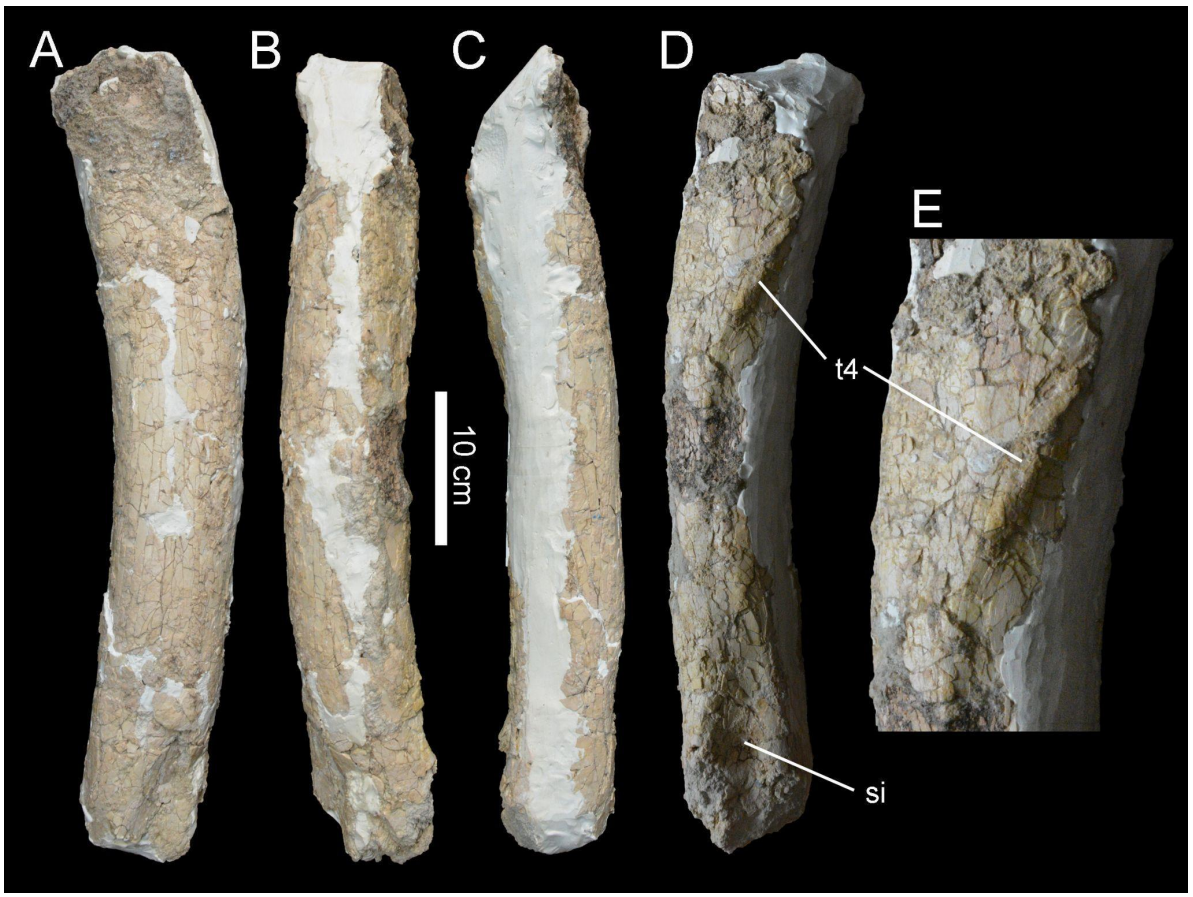

Figura 74. Fémur izquierdo de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas anterior **(A)**, lateral **(B)**, medial **(C)** y posterior **(D)**. Abreviaturas: **si**, surco intercondilar; **t4**, cuarto trocánter.

Comparaciones del fémur

Austroraptor presenta en la porción proximal de la diáfisis un cuarto trocánter representado por una cresta con un surco apenas ornamentado que bordea la cresta siendo más profundo en su superficie posterior (Figura 75). Esta estructura es similar a la que se observa en los unenlágidos *Unenlagia*, *Neuquenraptor* y *Buitreraptor* (Novas y Puerta, 1997; Norell y Makovicky, 1999; Brissón Egli et al., 2017; Novas et al., 2018; 2021; Gianechini et al., 2018) (Figura 75). Por el contrario, en la mayoría de los paravianos el cuarto trocánter está reducido o ausente, (e.g. *Deinonychus*, *Sinornithoides* y *Archaeopteryx* (Ostrom, 1969; Currie y Dong, 2001; Elzanowski y Chiappe, 2002). En el dromeosáurido *Velociraptor* se observa un cuarto trocánter formado por una protuberancia, a diferencia de la condición observada en unenlágidos donde la estructura es una cresta delimitada. La estructura presente en los unenlágidos fue propuesta como un cuarto trocánter reducido y se parece a la cresta reducida observada en las ratites vivas como *Rhea americana* y *Struthio camelus* (Novas et al., 2021).

El cuarto trocánter de *Austroraptor* se parece a *Unenlagia* en que la cresta es única, de orientación oblicua y delimita un surco medial poco profundo, mientras que en *Neuquenraptor* y *Buitreraptor* el cuarto trocánter está representado por dos crestas, orientadas verticalmente y delimitan una cicatriz-depresión interna (Figura 75).

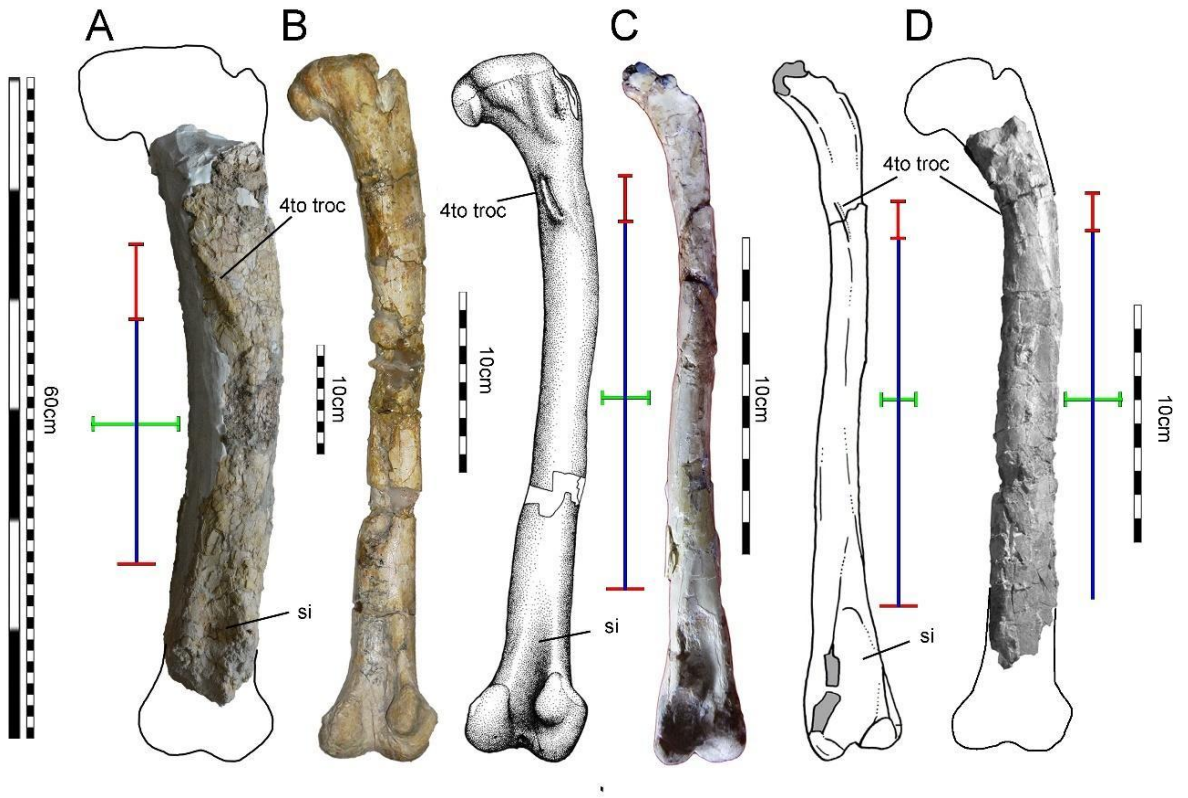

Figura 75. Imágenes y dibujos interpretativos del fémur derecho de los unenlágidos *Austroraptor* (**A**, espejado), *Unenlagia* (**B,** modificado de Novas et al., 2021, espejado), *Buitreraptor* (**C**, modificado de Novas et al., 2018) y *Neuquenraptor* (**D**, modificado de Brissón Egli et al., 2017) en vista posterior. Abreviaturas: **4to troc,** cuarto trocánter; **si**, surco intercondilar. Referencias: las líneas rojas muestran la extensión del cuarto trocanter; las líneas verdes indican el ancho de la diáfisis; las líneas azules muestran la extensión de la diáfisis desde la porción distal del cuarto trocánter hasta el inicio del surco intercondilar. La escala indicada a la izquierda se aplica a *Austroraptor*.

En cuanto al largo del fémur de *Austroraptor* según lo estimado en 60 centímetros, es notable que correspondería al fémur más grande de paraviano conocido, superando a *Dakotaraptor* (55,8 cm) y a *Achillobator* (50,5 cm). A su vez, es notable que el ancho parcial de la diáfisis de *Austroraptor* es de 8,3 centímetros, mientras que otros paravianos gigantes como *Achillobator* posee 6,73 centímetros de ancho de fémur (ver sección de rasgos asociados al gigantismo, Capítulo 10).

Tibia

La tibia derecha del espécimen MML-195 y la tibia izquierda del espécimen MML-220 de *Austroraptor cabazai* han sido descubiertas (Figura 76). La tibia del espécimen referido permanece aún envuelta en yeso y solo la superficie anterior está expuesta. Ambos elementos tienen una longitud similar y muestran también un desarrollo similar de la cresta cnemial. Se describe a continuación la tibia del holotipo.

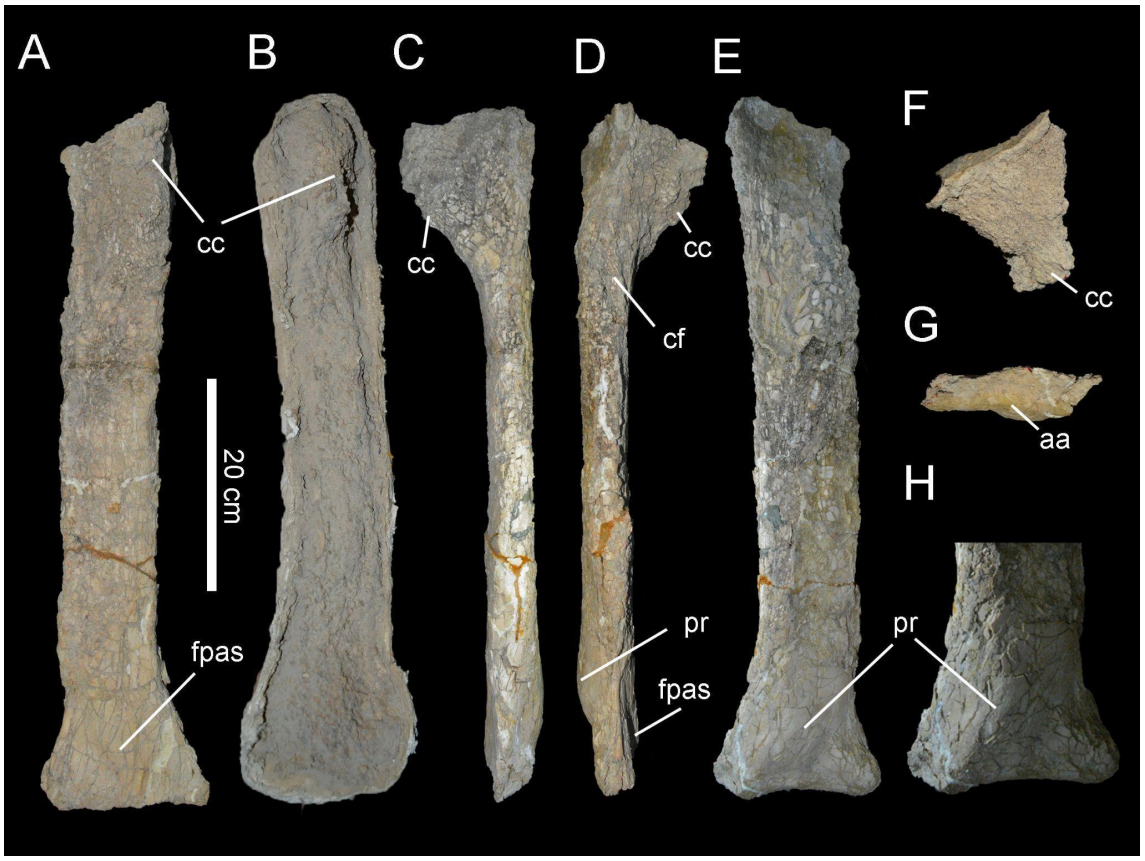

Figura 76. Tibia derecha del espécimen MML-195 (**A, C-H**) y tibia izquierda del espécimen MML-220 (**B**) de *Austroraptor cabazai* en anterior (**A, B**), medial (**C**), lateral (**D**), posterior (**E, H**), proximal (**F**) y distal (**G**). Abreviaturas. **aa**, superficie articular astragalar; **cc**, cresta cnemial; **cf**, cresta fibular; **fpas**, superficie de articulación del proceso ascendente; **cc**, cresta cnemial; **pr**, protuberancia.

El hueso presenta una superficie muy erosionada, careciendo de los cóndilos proximales. Aunque el fémur está incompleto, es posible inferir que la tibia es apenas menor en longitud respecto al fémur (5-10% más corta) (Figura 77, Tabla S2, S5). Esto contrasta con *Unenlagia* y *Buitreraptor* en los que la tibia es más larga que el fémur (10-25% más larga). A su vez es notable que ningún otro paraviano conocido posee el fémur más largo que la tibia siendo

ambos elementos de similar tamaño en otros paravianos de gran tamaño corporal como *Utharaptor* (Kirkland et al., 1993).

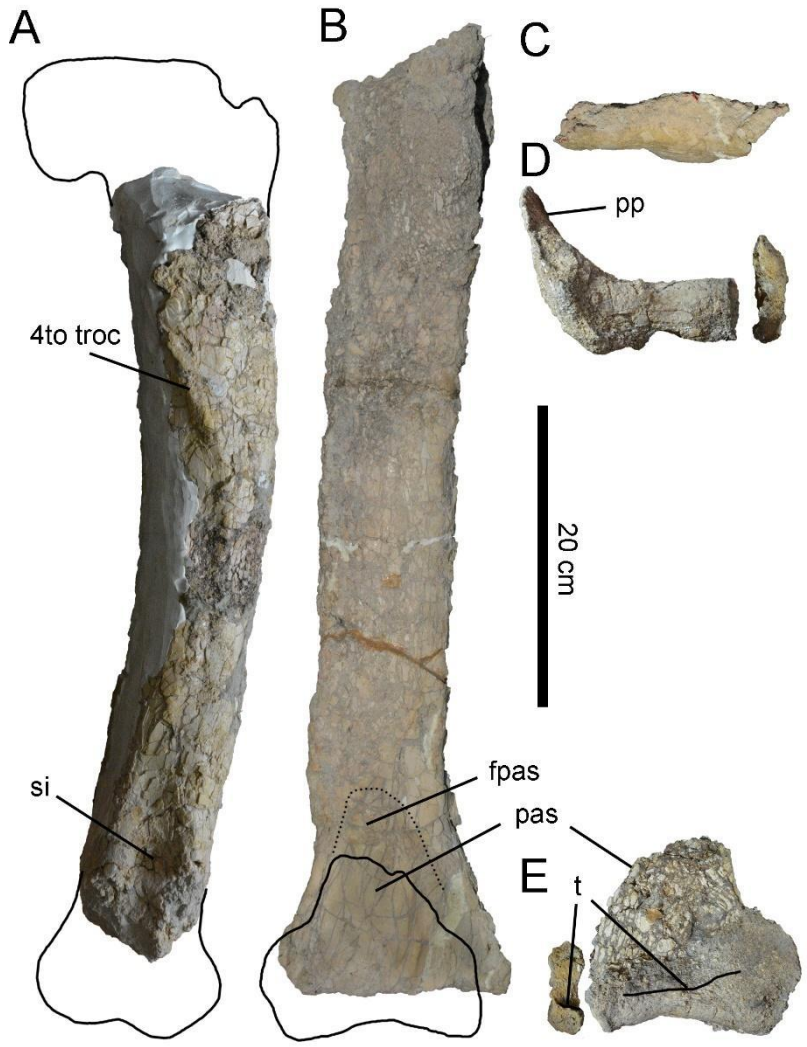

Figura 77. Fémur derecho (invertido, **A**), tibia **(B, C)** y astrágalo-calcáneo (invertido, **D**, **E**) del espécimen MML-195 de *Austroraptor* en posterior (**A**) anterior **(B)**, distal **(C, D)**, posterior **(E)** vistas. Abreviaturas: **4to troc**, cuarto trocánter; **fpas**, faceta del proceso ascendente; **pas**, proceso ascendente; **pp**, proceso posterior; **si**, surco intercondilar; **t**, faceta tibial.

La cresta cnemial es robusta, orientada anteriormente y restringida al cuarto proximal del hueso, recordando a la condición de *Buitreraptor* y *Deinonychus* (Ostrom, 1969; Novas et al., 2018; Gianechini et al., 2018). Por el contrario, en *Unenlagia* la cresta cnemial está más extendida en el tercio proximal de la diáfisis (Novas et al., 2021). La cresta para la fíbula está poco desarrollada, asemejándose a *Unenlagia,* y no conforma un borde agudo en el margen

lateral como en la mayoría de los paravianos, incluidos *Buitreraptor* y *Deinonychus* (Ostrom, 1969; Novas et al., 2018; 2021, Gianechini et al., 2018). Dicha cresta es próximodistalmente corta y muestra cicatrices cóncavas oblicuas similares a las presentes en *Unenlagia* (Novas et al, 2021).

La porción distal de la tibia es subtriangular en vista anterior con el maléolo lateral redondeado y el medial más afilado. La superficie anterior de la porción distal del hueso es plana, sirviendo como área para la articulación del proceso ascendente del astrágalo. En vista posterior se presenta una fuerte cresta subvertical, ubicada medialmente, la cual separadas dos superficies en la cara posterior de la tibia: una superficie lateral, transversalmente ancha y con una protuberancia de significado anatómico desconocido, y otra superficie medial, estrecha y orientada caudomedialmente ampliamente distribuida en terópodos incluyendo *Neuquenraptor* y *Unenlagia*.

Fíbula?

Se recuperó un hueso que podría representar al extremo distal de la fíbula izquierda (Figura 78). El hueso es elongado con uno de su extremo engrosado anteroposteriormente. Si bien se encuentra roto en su porción proximal, el hueso se asemeja al extremo distal de la fíbula de *Buitreraptor* y otros paravianos (e.g. *Deinonychus*) debido a que poseen una porción distal anteroposteriormente engrosada y con un margen posterior concavo. A su vez la posible fibula presenta una cara interna plana que correspondería al contacto con la tibia y una cara externa convexa. El extremo distal se encuentra erosionado, pero se puede observar que posee un margen distal que coincide en longitud y grado de curvatura con el calcáneo preservado de *Austroraptor*.

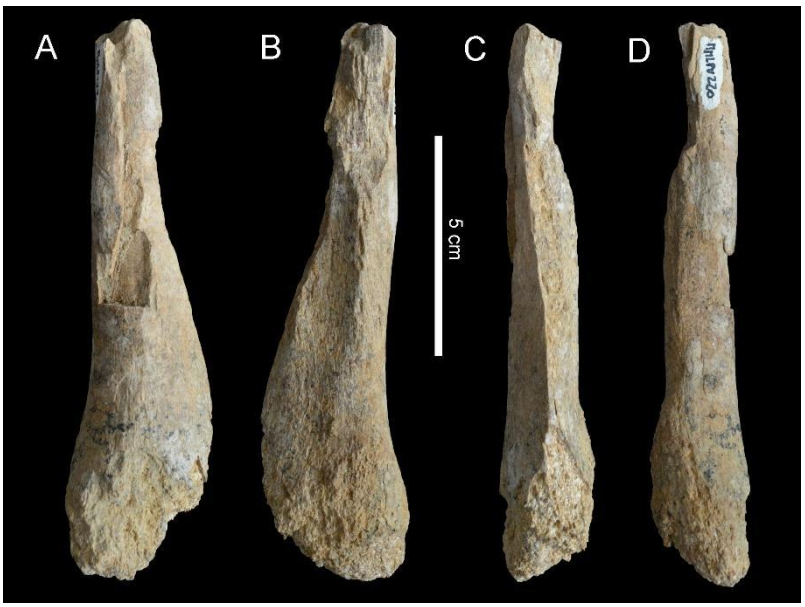

Figura 78. Posible fíbula izquierda de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vista lateral (**A**), medial (**B**), posterior (**C**) y anterior (**D**).

Astrágalo y calcáneo

El astrágalo y el calcáneo derecho se conservan en el holotipo de *Austroraptor* (MML-195) (Figura 79). Es posible apreciar los rasgos morfológicos más importantes, pero la superficie está muy erosionada y falta el extremo proximal del proceso ascendente del astrágalo. Ambos elementos no están fusionados entre sí y la articulación entre ambos huesos no es clara, pero coinciden en tamaño y morfología. El astrágalo se presenta erosionado y muestra una lámina de hueso comprimido anterolateral que podría deberse a la compresión del cóndilo medial.

Astrágalo

El astrágalo tiene un contorno subtriangular en vista anterior. Una particularidad significativa del astrágalo es la presencia de una lámina anterior sobre el margen medial del hueso el cual podría corresponder a la deformación y compresión del cóndilo medial (Figura 79). El cóndilo medial está bien desarrollado y proyectado anteriormente, y delimita medialmente un surco intercondilar poco profundo. En vista dorsal, el proceso ascendente del astrágalo es oblicuo respecto al eje transverso del hueso lo que podría deberse a la deformación del hueso (Figura 79).

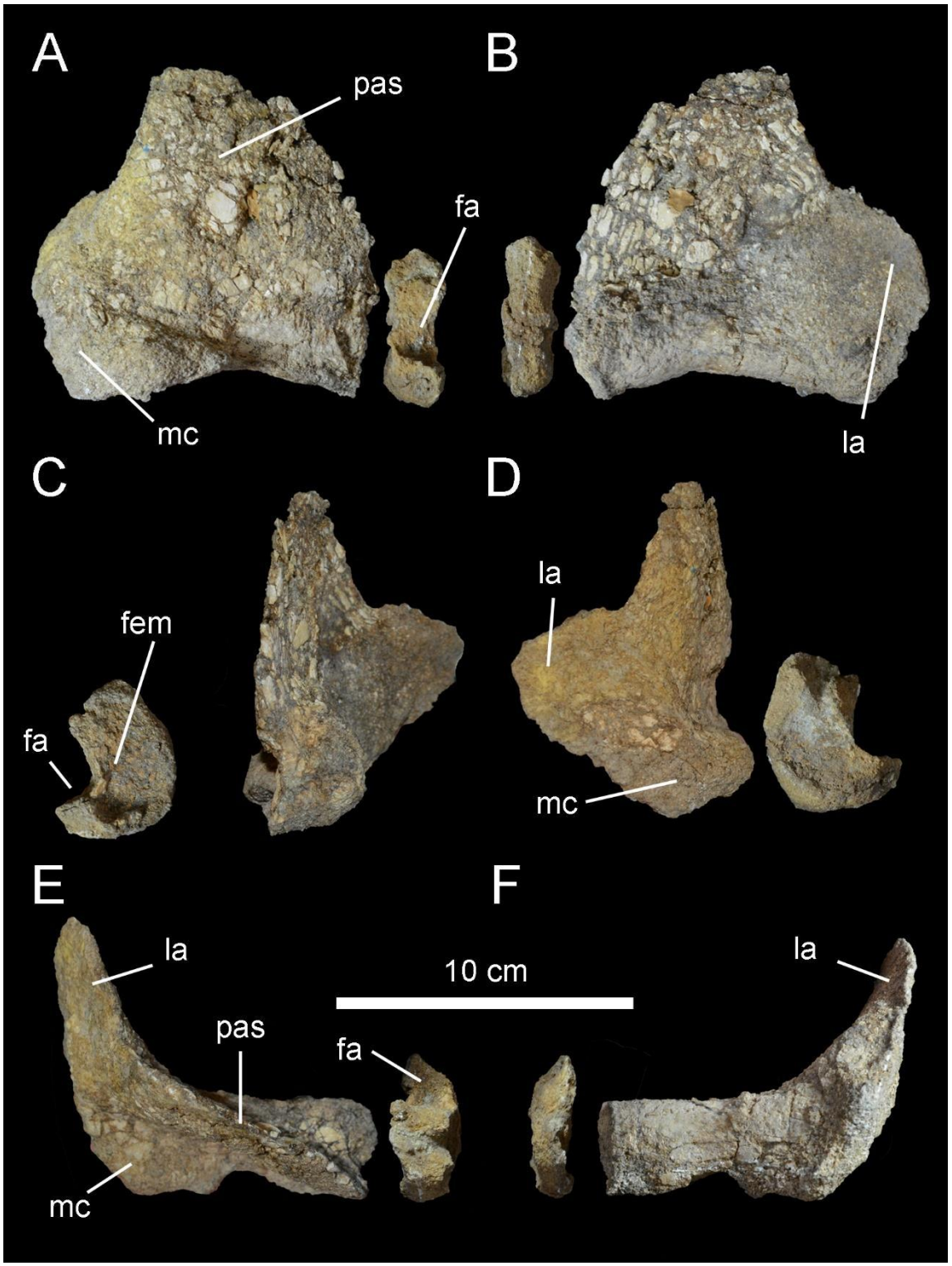

Figura 79. Astrágalo y calcáneo de *Austroraptor cabazai* (MML-195) en vistas posterior **(A)**, anterior **(B)**, lateral **(C)**, medial **(D)**, proximal **(E)** y distal **(F)**. Abreviaturas. **cm**, cóndilo medial; **dem**, **fa**, faceta articular; **fc**, fosa colateral; **fem**, fosa externa medial; **la**, lámina anterior (deformación); **pas**, proceso ascendente.

Calcáneo

El calcáneo está aislado y la articulación con el astrágalo no es clara. El calcáneo tiene forma de "coma" en vista lateral (Figura 79). El margen anterior es convexo mientras que el posterior es cóncavo. El hueso muestra una gran concavidad posterior lo que evidenciaría la articulación con la tibia.

La superficie anterior del calcáneo muestra un volumen similar respecto al cóndilo medial del astrágalo. En la superficie lateral, el calcáneo exhibe una fosa subcircular poco profunda (Figura 79).

Comparaciones de los astrágalos y calcáneos

El astrágalo y el calcáneo conservados de *Austroraptor* no están fusionados entre sí como se observa en *Deinonychus* (Ostrom, 1969). Sin embargo, en otros unenlágidos, incluidos *Neuquenraptor* y *Buitreraptor* (Novas y Pol, 2005; Gianechini et al., 2018), así como en la mayoría de los paravianos basales (por ejemplo, *Gobivenator*, *Sinonithoides*, *Linheraptor, Microraptor*, *Velociraptor, Dakotaraptor*; Norell y Makovicky, 1999; Currie y Dong, 2001; Hwang et al., 2002; Xu et al., 2010; Tsuihiji et al., 2014; DePalma et al., 2015) ambos elementos están fusionados.

El astrágalo y el calcáneo de *Austroraptor* no están fusionados con la tibia, similar a lo que ocurre en *Neuquenraptor*, *Buitreraptor*, *Rahonavis, Deinonychus*, *Anchiornis* y *Archaeopteryx* (Wellnhofer, 1993; Novas y Pol, 2005; Pei et al., 2017a; Gianechini et al., 2018; Forster et al., 2020;). Sin embargo, contrastan con algunos paravianos (por ejemplo, *Graciliraptor*, *Microraptor*; Xu et al., 2000; Hwang et al., 2002) y la mayoría de los troodóntidos como *Troodon, Talos, Almas, Zanabazar* y *Mei* (Zanno et al., 2011; Pei et al., 2017b) en los que ambos elementos están fusionados.

El astrágalo de *Austroraptor* recuerda al de *Neuquenraptor* en que presentan un proceso ascendente bajo cuando se compara con *Deinonychus* (Ostrom, 1969; Novas y Pol, 2005) (Figura 80). Sin embargo, el astrágalo de *Austroraptor* es en proporción más ancho cuando se lo compara con *Buitreraptor, Neuquenraptor* y *Deinonychus* (Ostrom, 1969; Novas y Pol, 2005; Brissón Egli et al., 2017; Gianechini et al., 2018). Respecto al calcáneo, se puede observar que tanto en *Austroraptor* como *Neuquenraptor* este hueso es grande en

comparación con el cóndilo medial del astrágalo. Esta condición se evidencia en vista anterior y distal donde se observa que le calcáneo es más alto y anteroposteriormente largo (respectivamente) cuando se lo compara con *Deinonychus* (Figura 807).

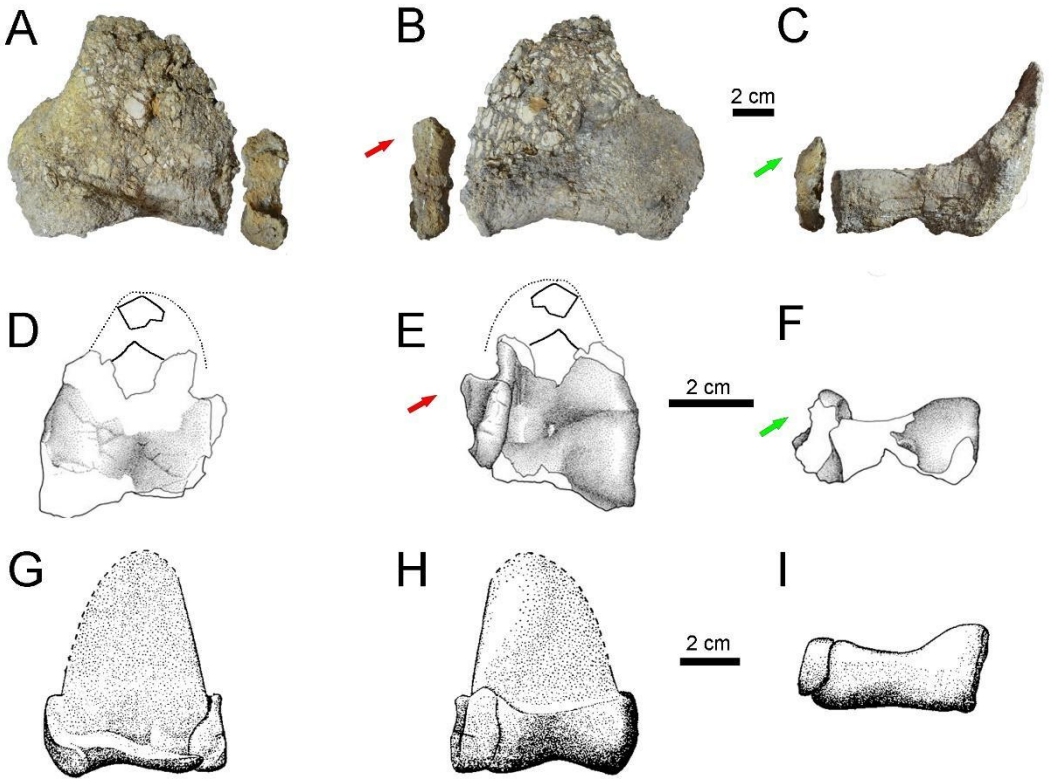

Figura 80. Astrágalo y calcáneo derecho de *Austroraptor* (**A-C**), *Neuquenraptor* (**D-F**, modificado de Brissón Egli et al., 2017) y *Deinonychus* (**G-I**, modificado de Ostrom, 1969) en vistas posterior (**A, D, G**), anterior (**B, E, H**) y distal (**C, F, I**). Referencias: las flechas rojas indican la altura del calcáneo respecto al cóndilo medial; las flechas verdes indican el largo anteroposterior del calcáneo respecto al cóndilo medial.

Metatarsiano y falanges pedales

El holotipo de *Austroraptor cabazai* conserva el metatarsiano III. Está mal conservado, faltando la diáfisis proximal. Además, la superficie está muy erosionada, lo que dificulta la observación de las estructuras (Figura 81). Por su parte, el espécimen MML220 de *Austroraptor cabazai* conserva la porción distal del metatarsiano II, y los metatarsianos III izquierdo y derecho, siendo el último el más completo e informativo (Figura 81). Respecto a

las falanges pedales, el espécimen holotipo de *Austroraptor cabazai* conserva las falanges pedales derechas I-2, II-2, III-4 y IV-1, mientras que el espécimen referido de *Austroraptor cabazai* conserva las falanges pedales I-1 (izquierda), II-1 (izquierda), II-2 (izquierda), IV-1 (izquierda y derecha), III-2 (izquierda y derecha), III-3 (izquierda y derecha), IV-1 (izquierda y derecha), IV-2 (izquierda) y IV-5 (izquierda) (Figura 81).

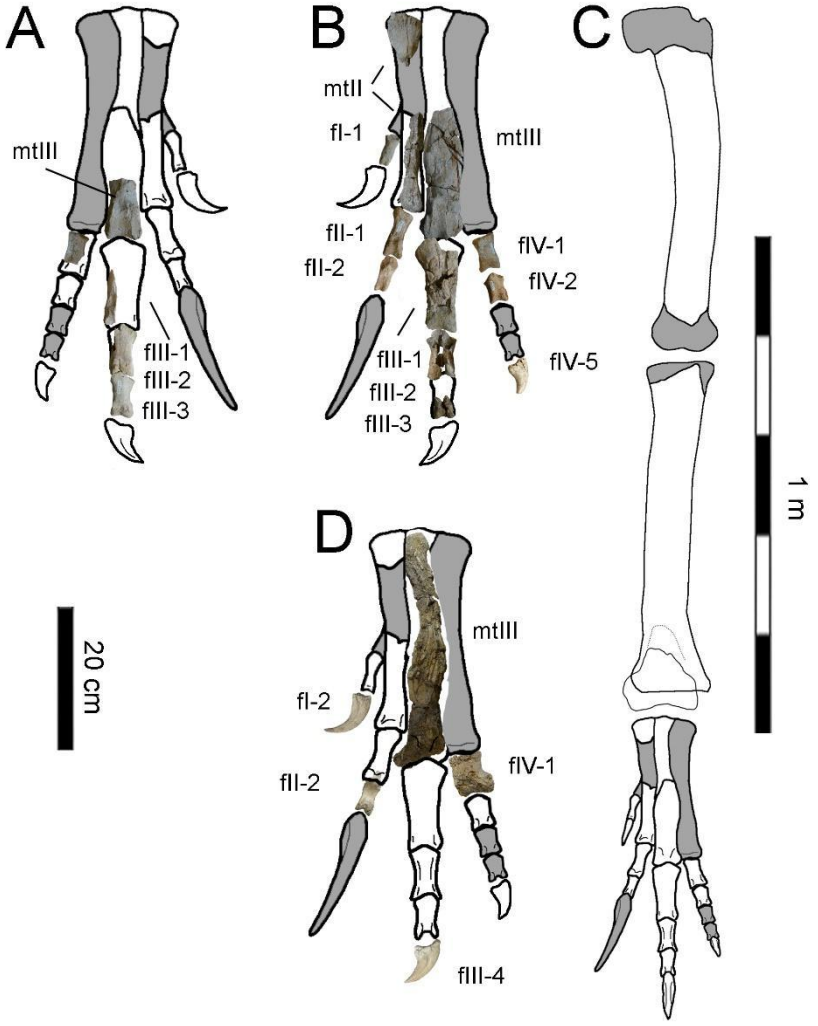

Figura 81. Dibujos interpretativos con los elementos preservados de los especímenes de *Austroraptor cabazai* en vista dorsal (a excepción de las falanges ungueales preservadas que se muestran en vista medial). **A**, pie derecho del espécimen MML-220; **B**, pie izquierdo del espécimen MML-220; **C**, dibujo de línea de los elementos del miembro posterior de *Austroraptor cabazai*; **D**, pie izquierdo del espécimen MML-195.

Metatarsiano II

Se conservan únicamente las porciones proximal y distal del metatarsiano izquierdo II del espécimen MML-220 (Figura 82). Los fragmentos están mal conservados y solo se pueden hacer algunas pocas observaciones.

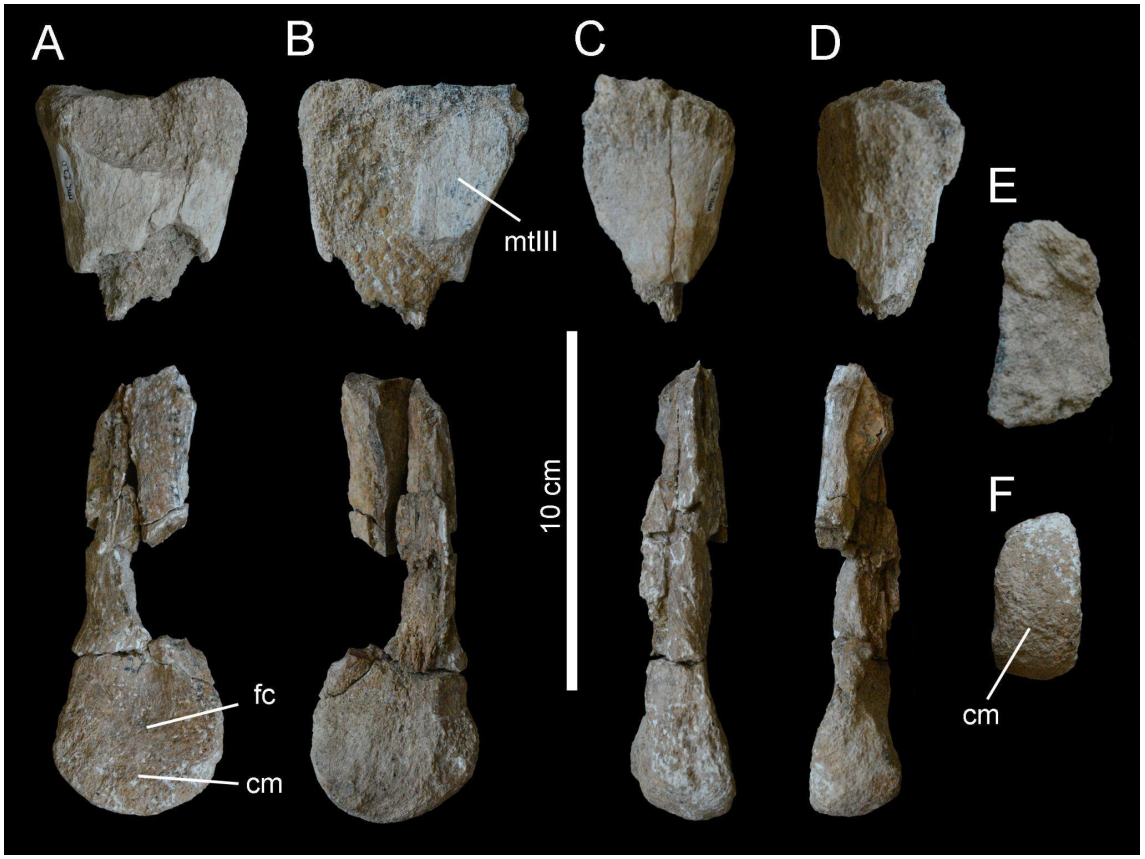

Figura 82. Metatarsiano II izquierdo de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vistas medial **(A)**, lateral **(B)**, posterior **(C)**, anterior **(D)**, proximal **(E)** y distal **(F)**. Abreviaturas. **fc**, fosa colateral; **cm**, cóndilo medial; **mtIII**, superficie articular del metatarsiano III.

La porción proximal del hueso es comprimida lateralmente, siendo más anteroposteriomente larga que ancha en la porción proximal en vista dorsal. La superficie articular proximal está erosionada. La superficie posterior es plana, mientras que la anterior es convexa. La superficie lateral es plana y probablemente represente el contacto para el metatarsiano III (Figura 82).

Distalmente el MTII tiende a expandirse transversalmente, especialmente en la zona de cóndilo articular. Solo se conservó el cóndilo lateral que es subcircular en vista lateral, y tiene

una fosa colateral ancha, suave y más amplia que la fosa colateral de los cóndilos del metatarsiano III. A pesar de sólo preservarse parcialmente el MTII, se observa que es notablemente más angosto que el MTIII cuando se compara, tal como sugiere a su vez la FII-1 la cual es mucho más angosta que la falange III-1.

Metatarsiano III

El espécimen MML-195 de *Austroraptor cabazai* conserva el metatarsiano derecho III y el espécimen MML-220 conserva la porción distal de los metatarsianos derecho e izquierdo (Figura 83). Los metatarsianos derechos, aunque están incompletos, son de tamaño similar y ambos comparten la presencia de un contorno subtriangular en la porción media y una proyección con forma de "lengua" cuando se observa en vista anterior (ver más abajo). A su vez, el desarrollo de los cóndilos y del surco intercondilar en los tres metatarsianos preservados de *Austroraptor* son similares.

El metatarsiano III del espécimen holotipo está erosionado en la superficie externa y carece de los cóndilos distales. La longitud de este elemento representa el 58% de la longitud de la tibia (Tabla S2, S5). La porción proximal del metatarsiano III se expande transversalmente respecto a la diáfisis como se observa en vista anterior. Sin embargo, la porción proximal no muestra una expansión anteroposterior respecto a la diáfisis (Figura 83). La diáfisis es subtriangular en la porción media con dos superficies anchas y cóncavas para la articulación con los metatarsianos II y IV como ocurre en la mayoría de los troodóntidos y unenlágidos (Zanno et al., 2011; Brissón Egli et al., 2007).

La porción distal del metatarsiano III derecho del espécimen MML-220 está mejor conservada que el espécimen MML-195 y se describe a continuación. El MTIII de MML-220 muestra un contorno de la diáfisis en forma de “T”. La superficie anterior del metatarsiano es plana y ancha mientras que la posterior es comprimida transversalmente debido al estrecho contacto con los MTII y IV. La superficie anterior de la diáfisis se extiende lateral y medialmente y se superpone anteriormente a los metatarsianos adyacentes. La proyección medial del eje está más desarrollada conformando una proyección en forma de “lengua” observada en algunos troodóntidos, unenlágidos y *Rahonavis* (Brissón Egli et al., 2007). En la superficie posterior de la porción constreñida distal, proximal al desarrollo de los cóndilos,

está presente una fosa subromboidal, y está delimitada por crestas suaves, aunque notables en vista posterior (Figura 83).

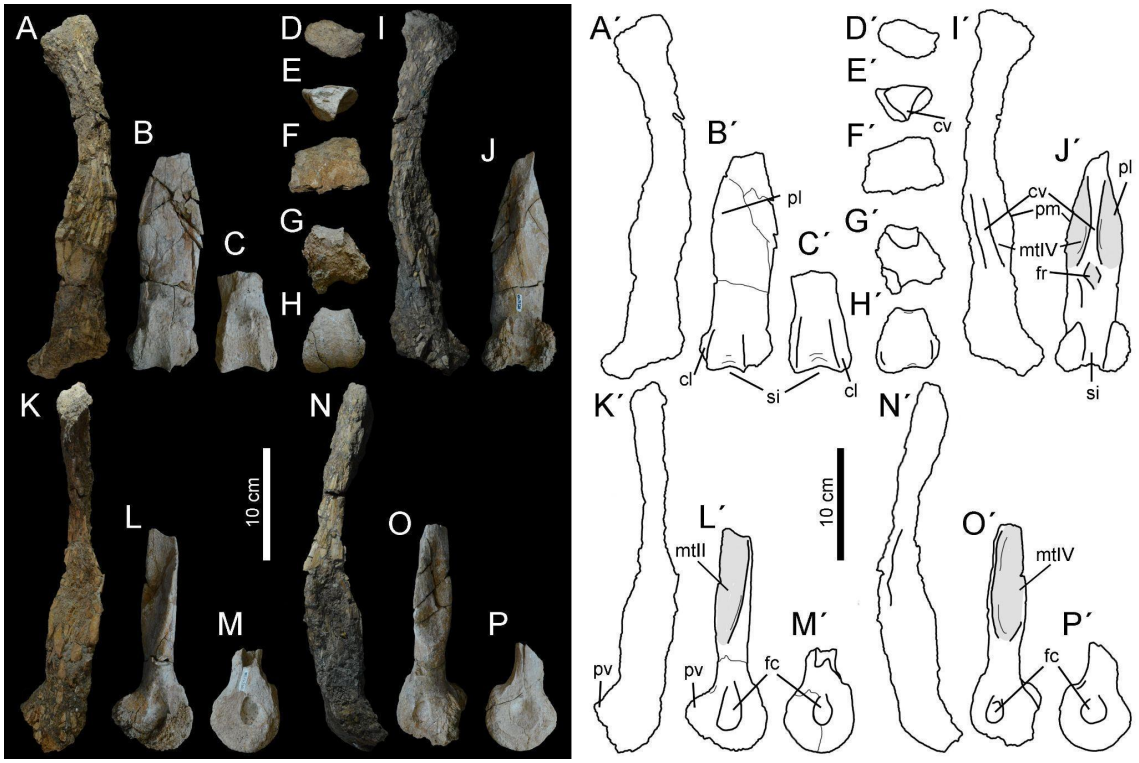

Figura 83. Metatarsiano III izquierdo del holotipo de *Austroraptor cabazai* (MML-195, **A, D, F, I, K, N**) e izquierdo (**B, E, G, J, L, O**) y derecho **(C, H, M, P)** metatarsianos III del espécimen referido de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vistas anterior **(A-C)**, proximal **(D, E)**, distal **(F-H)**, posterior **(I, J)**, lateral **(K-M)** y medial **(N-P)**. Abreviaturas: **cl**, cóndilo lateral; **cv**, cresta ventral; **fc**, fosa colateral; **fr**, fosa romboidal; **mtIIV**, contacto con el metatarsiano II; **mtIV**, contacto con el metatarsiano IV; **pl**, proyección lateral; **pm**, proyección medial; **pv**, proceso ventral; **si**, surco intercondilar.

La porción distal del MTIII es robusta y posee dos cóndilos de tamaño similar separados por un amplio, aunque suave surco intercondíleo (Figura 83). El surco intercondíleo está bien desarrollado y se extiende anteroposteriormente formando una amplia superficie articular, siendo más profunda en la parte posterior. El cóndilo medial es subcircular en vista medial, mientras que el cóndilo lateral es subcircular con una proyección posterior bien extendida y que se puede observar también en el MTIII del espécimen holotipo (Figura 83). Por último, las fosas colaterales son anchas y profundas, siendo la lateral de mayor tamaño, aunque menos profunda que la medial.

Comparaciones de los metatarsarsianos

La longitud del MTIII conservado del espécimen holotipo de *Austroraptor* representa el 58% de la longitud total de la tibia, similar o algo menor que en *Buitreraptor* (62%) (Tabla S2, S5) y que troodóntidos como *Talos* (75%) y *Sinornithoides* (56%). Estos valores son más altos que los de los dromeosáuridos (e.g., 48 % en *Deinonychus*; 46% en *Bambiraptor*; 45% en *Saurornitholestes*), microraptores (e.g., 50-52 % en *Microraptor zhaoianus*) y *Anchiornis* (44-53 %) (Ostrom, 1969; Xu et al., 2000; Pei et al., 2017b; Novas et al., 2018).

El metatarsiano III de *Austroraptor* es significativamente robusto respecto al largo (Tabla S2, S5) y contrasta con otros paravianos patagónicos como *Buitreraptor, Pamparaptor* y *Overoraptor* en los es proporcionalmente delgado respecto al largo del metatarsiano (Makovicky et al., 2005; Porfiri et al., 2011; Motta et al., 2020) (Tabla S2, S3, S4, S5).

El metatarsiano III de *Austroraptor* comparte con otros paravianos argentinos incluidos *Neuquenraptor*, *Pamparaptor, Rahonavis* y *Overoraptor* la proyección con forma de "lengua" está separada de los cóndilos distales por una constricción cuando se observa en vista anterior (“tongue”-like process según Zanno et al., 2011 y Brissón Egli et al., 2017) (Figura 84). Este rasgo también se exhibe en los halszkaraptorinos *Mahakala* y *Hulsanpes* ("medial flange" en Cau y Madzia, 2018; Turner et al., 2011). En otros paravianos como los troodóntidos (Zanno et al., 2011; van der Reest y Currie, 2017) se puede observar un reborde medial superpuesto dorsalmente al MTII, similar a la condición de *Austroraptor,* pero no está separado por una constricción.

La porción media y proximal del metatarsiano III de *Austroraptor* está comprimida transversalmente como ocurre en otros unenlágidos y troodóntidos (Zanno et al., 2011; Brissón Egli et al., 2017) dando la condición de subarctometatarsiano en los pies (Figura 84). Sin embargo, los unenlágidos *Austroraptor*, *Neuquenraptor*, *Buitreraptor* y *Pamparaptor* contrastan con los troodóntidos porque el metatarsiano III se comprime anteroposteriormente (=dorsoventralmente) conformando un hueso laminar en su mitad proximal de la diáfisis (Brissón Egli et al., 2017). Esta condición, si bien no forma un hueso laminar el *Austroraptor*, consiste en una clara compresión dorsoventral de la mitad proximal del elemento respecto a la porción distal. Contrariamente, en *Rahonavis* el MTIII es subcuadrangular en sección, siendo notablemente diferente a la condición observada en los paravianos paragónicos. La condición observada en *Rahonavis* recuerda a otros paravianos como *Deinonychus* y

Microraptor que tienen un metatarsiano III robusto, con la porción proximal subrectangular en sección transversal (Ostrom, 1969; Forster et al., 1998; 2020).

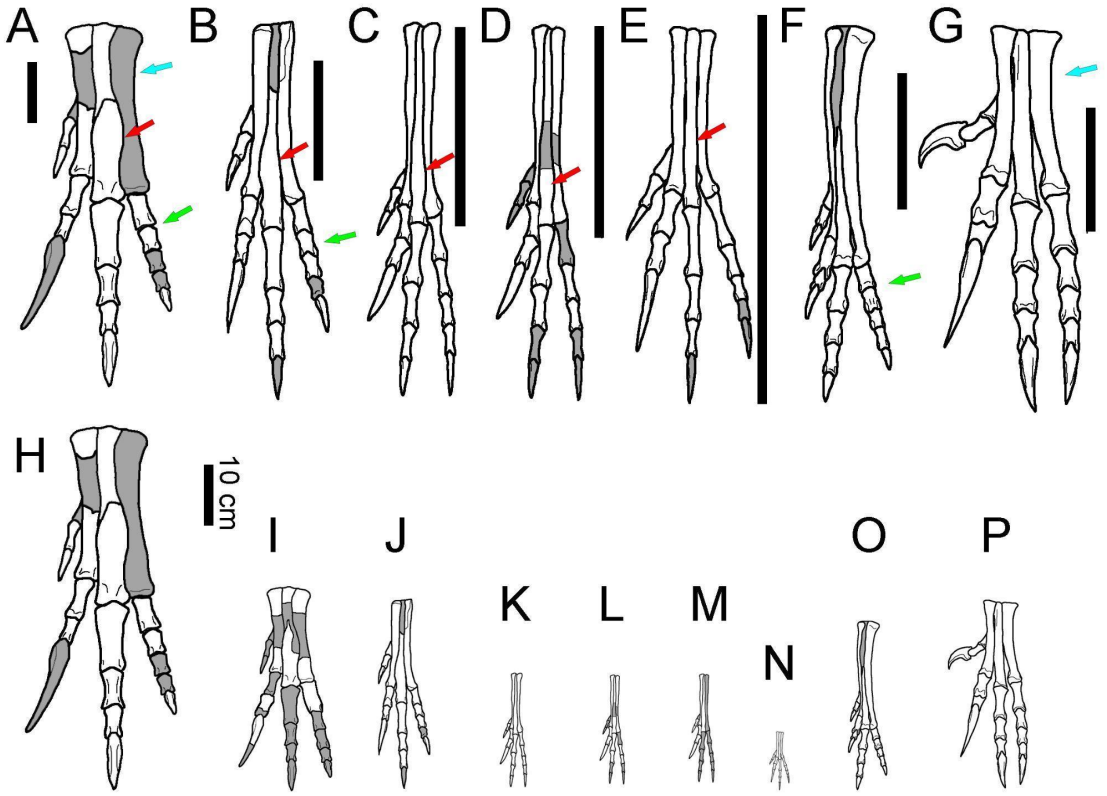

Figura 84. Dibujo interpretativo del pie izquierdo de paravianos seleccionados en vista anterior. **A** y **H**, *Austroraptor* (basado en MML-195 y MML-220); **B** y **J**, *Neuquenraptor* (basado en MCF PVPH 77; Brissón Egli et al., 2017; Gianechini et al., 2020); **C** y **K**, *Buitreraptor* (basado en MPCN-PV-370; Novas et al., 2018; Gianechini et al., 2017; 2020); **D** y **L**, *Pamparaptor* (basado en MUCPv-1163; Porfiri et al., 2010); **E** y **N**, *Rahonavis* (basado en AU 8656; Forster et al., 1998; 2020); **F** y **O,** *Talos* (basado en Zanno et al., 2011; Gianechini et al., 2020); **G** y **P**, *Deinonychus* (basado en Ostrom, 1969; Gianechini et al., 2020); **I**, *Imperobator* (basado en Ely y Case, 2019); **M,** *Overoraptor* (basado en MPCA-Pv 805; Motta et al., 2020). Tener en cuenta la diferencia entre el tamaño de los pies en el terópodo gondwanico **(H-N)** y las proporciones gigantescas de *Austroraptor*. Referencias: el color gris indica elementos no preservados; la flecha celeste indica las proporciones robustas de los metatarsianos; la flecha roja indica la extensión dorsolateral de la porción distal del metatarsiano III; la flecha verde muestra la corta longitud de IV-1+IV-2 con respecto a la falange III-3. Barra de escala = 10 cm

Los cóndilos están separados por un surco intercondíleo poco profundo que conforma una condición ginglimóidea en el metatarsiano III tal como ocurre en *Buitreraptor*, *Neuquenraptor* y la mayoría de los paravianos como *Troodon*, *Deinonychus* y *Microraptor*

(Ostrom, 1969; Novas y Pol, 2005; Zanno et al., 2011; Novas et al., 2018; Gianechini et al., 2018) (Figura 84). Sin embargo, el metatarsiano de los paravianos del sur *Overoraptor* y *Pamparaptor*, así como el deinonychosaurio innominado de la Fm. Öösh, carecen de la condición ginglimoide (Porfiri et al. 2011; Prieto-Márquez et al. 2012; Motta et al., 2020).

En *Austroraptor*, la superficie anterior del metatarsiano es más plana que en el resto de metatarsianos de los paravianos sudamericanos *Buitreraptor* y *Neuquenraptor* y *Overoraptor* y algunos trodóntidos (Brissón Egli et al., 2017; van der Reest y Currie, 2017; Motta et al., 2020) en los que se observa un surco poco profundo en la superficie dorsal de la porción media del eje.

Falanges pedales

Se hallaron huesos del pie izquierdo del ejemplar holotipo (MML-195) (Figura 85), pie izquierdo (Figura 86, 87, 88) y pie derecho (Figura 89) del ejemplar referido (MML-220).

Falange I-1.

Debido a la superficie articular proximal asimétrica, este elemento representa la falange izquierda I-1 del ejemplar referido. Este elemento está casi completo, solo le falta el labio dorsoproximal (Figura 86, 87, 88). El elemento es más largo que alto y presenta el margen dorsal casi recto y el margen ventral cóncavo cuando se observa lateralmente. La porción proximal es ligeramente más alta que la distal. Aunque carece de la punta dorsoproximal, la porción dorsal de la superficie articular no se extiende más allá de la porción ventral de la superficie articular (en vista lateral, Figura 87) asemejándose a la condición de *Neuquenraptor* (Brissón Egli et al., 2017) pero contrastando con *Overoraptor* y *Buitreraptor* en el cual la porción ventral de la falange pedal I-1 está más extendida posteriormente que el dorsal (Novas et al., 2018; Motta et al., 2020). La superficie proximal presenta una superficie articular subcircular y cóncava típica de la falange I-1 y como ocurre en *Neuquenraptor* (Brissón Egli et al., 2017). Los cóndilos están poco desarrollados y presentan una forma elipsoidal oblicua en vista lateral (Figura 87). Son simétricas y están separadas por un surco intercondíleo poco profundo al contrario de *Neuquenraptor* en el que la porción distal es asimétrica y el surco intercondíleo es profundo. En vista proximal, la superficie distal es más alta que ancha (Figura 87).

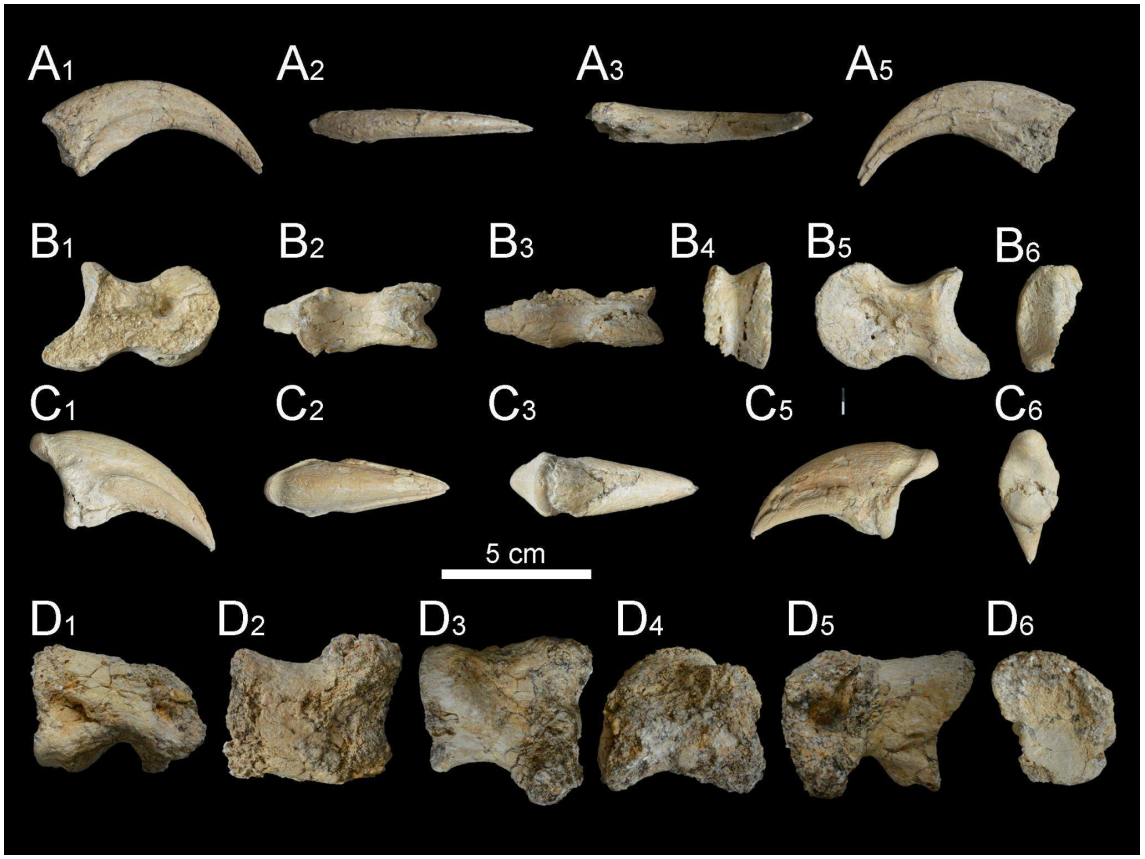

Figura 85. Elementos pedales conservados del holotipo de *Austroraptor cabazai* (MML-195). Falanges I-2 (A); II-2 (B); III-4 (C) y IV-5 (D) en vistas lateral (1), dorsal (2), ventral (3), distal (4), medial (5) y proximal (6).

Falange I-2 (ungueal)

Este elemento se conserva en el espécimen holotipo (MML-195) y solo falta la porción articular proximal. Se le asigna a la falange pedal I-1 debido a la fuerte curvatura ventral y compresión transversal y la falta de un tubérculo flexor bien desarrollado (Figura 85). El margen dorsal dibuja un contorno semicircular cuando se observa en vista lateral (Figura 85) diferente al de *Neuquenraptor* y *Overoraptor* en el que el margen dorsal se dirige anteroventralmente (Brissón Egli et al., 2017; Motta et al., 2020). La superficie articular está dañada y no se puede observar ningún rasgo. El tubérculo flexor está poco desarrollado y está separado de la superficie articular por un surco oblicuo como en *Neuquenraptor* (Brissón Egli et al., 2017). Es interesante que el tubérculo flexor se localiza anteriormente respecto al margen proximal (en vista lateral) de la falange ungueal I-2 como ocurre en *Neuquenraptor* y

Deinonychus (Ostrom, 1969; Brissón Egli et al., 2017) pero contrasta con *Buitreraptor* y *Archaeopteryx* en que el tubérculo flexor está bien desarrollado y alcanza el margen proximal (Wellnhofer, 2009; Gianechini et al., 2018; Rauhut et al., 2018).

En la superficie lateral corre un surco longitudinal situado apenas ventralmente respecto al surco medial. En vista ventral, se puede observar una ligera asimetría siendo el margen medial agudo.

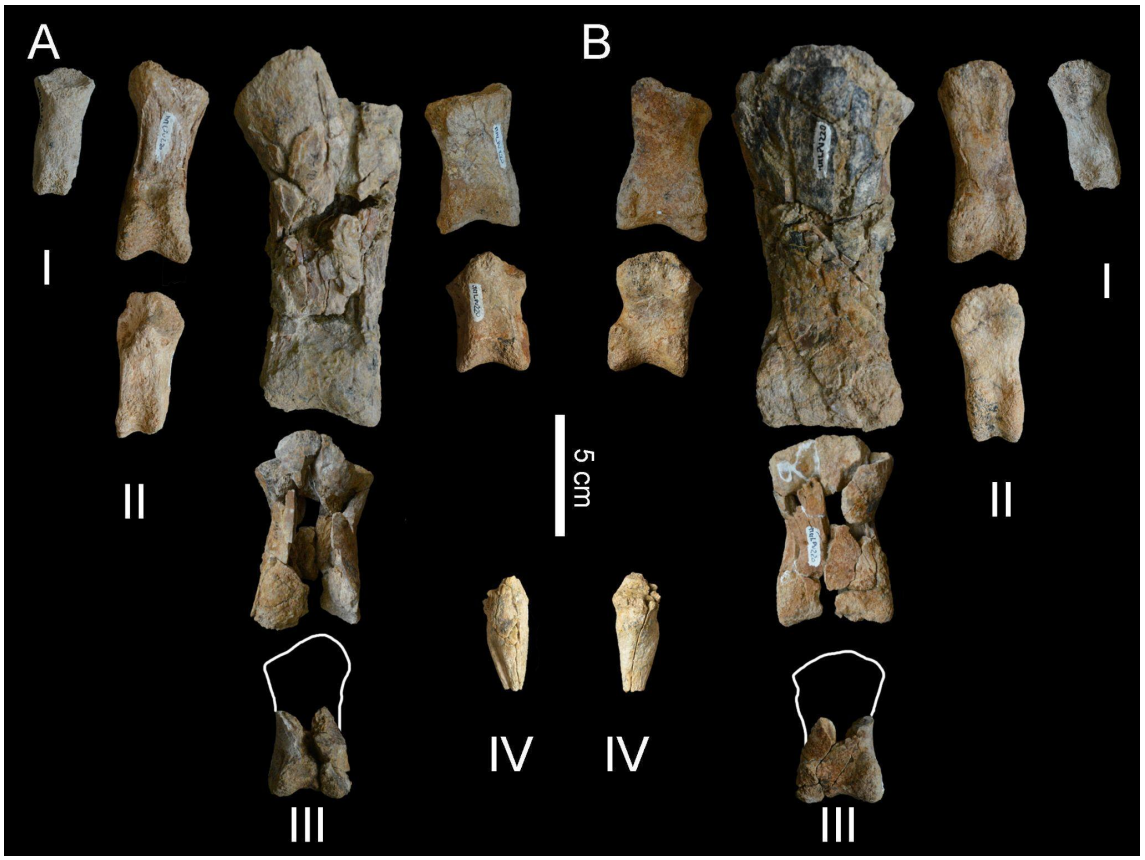

Figura 86. Elementos pedales conservados del pie izquierdo (I-1; II-1; II-2, III-1; III-2; III-3; IV-1; IV-2; IV-5) del referido espécimen de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vistas dorsal (A) y ventral (B).

Comparaciones del dígito I del pie

Tanto la falange I-1 (FI-1) como la ungueal I-2 (FI-2) de *Austroraptor* muestran semejanzas con *Neuquenraptor* y otros eudromaeosaurios de mediano tamaño (e.g. *Deinonychus*), mientras que se diferencia de paravianos de pequeño tamaño como *Buitreraptor, Overoraptor*, y *Archaeopteryx*. Por ejemplo, *Austroraptor* y *Neuquenraptor* comparten un desarrollo semejante de los procesos proximodorsal y ventral de la FI-1 y a su vez el

tubérculo flexor de la FI-2 se encuentra pobremente desarrollado. Esto contrasta con paravianos pequeños como *Buitreraptor, Overoraptor* y *Archaeopteryx* en los que la proyección proximoventral de la F1-I está bien desarrollada y el tubérculo flexor de la falange ungueal I-2 es prominente. Estos rasgos probablemente contrasten debido a diferencias de tamaños en los taxones o podrían indicar mayor rango de movimiento y más funcionalidad flexora del dígito I en aquellos paravianos de tamaño pequeño.

Falange II-1.

El espécimen MML-220 conserva la falange izquierda II-1 (Figura 86, 87, 88, 90). Este elemento tiene casi la misma longitud que la FIII-2 y es más grande que la FII-1 (Tabla S2, S5). Es notable la profunda constricción del cuerpo, posterior a los cóndilos, que se observa en vista lateral y dorsal (Figura 86, 87, 88, 90).

Ambas superficies articulares tienen una extensión dorsoventral similar cuando se observan en vista lateral (Figura 87). La superficie articular proximal muestra dos concavidades para la articulación con los cóndilos de MTII. La concavidad medial se extiende más dorsoventralmente y está encerrada por una proyección dorsal, la cual es observable en vista dorsal (Figura 86). En la superficie dorsal están presentes una serie de surcos y crestas longitudinales que probablemente representan la inserción de los músculos extensores, mientras que la superficie ventral presenta una concavidad subtriangular en la porción proximal que probablemente representa el surco de la musculatura flexora (Figura 86).

Cuando se observa la FII-1 en vista lateral, el cuello de la diáfisis es bien constreñido y separa los cóndilos subcirculares de la epífisis proximal. El margen dorsal dibuja un contorno más cóncavo con respecto al ventral cuando se observa en vista lateral (Figura 87).

Los cóndilos distales están separados por un surco intercondilar profundo y tienen fosas colaterales anchas y profundas en sus superficies externas. El cóndilo lateral está ligeramente dorsoventralmente más extendido y es más robusto que el medial cuando se observa en vista distal (Figura 86).

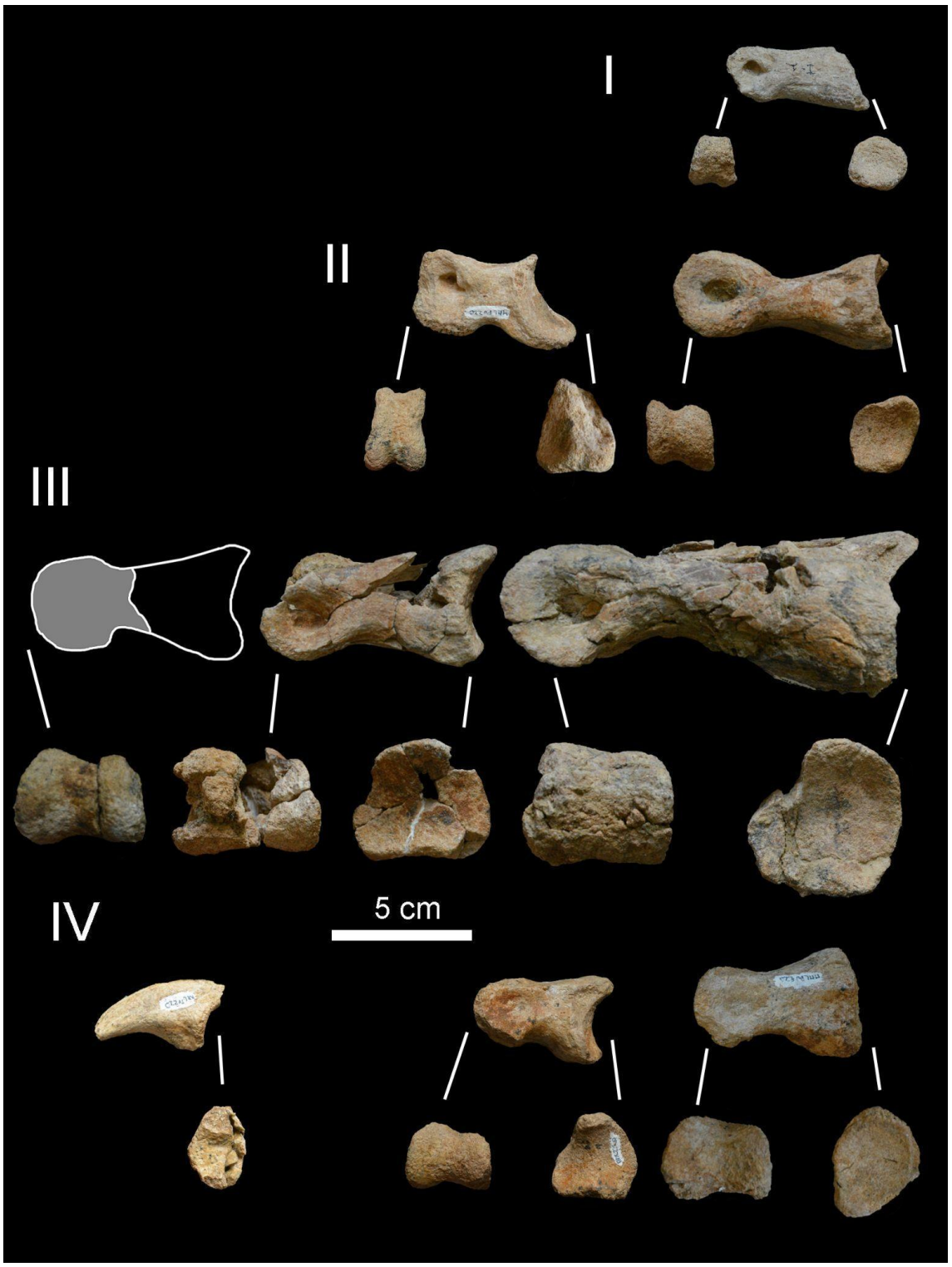

Figura 87. Elementos pedales conservados del pie izquierdo (I-1; II-1; II-2, III-1; III-2; III-3; IV-1; IV-2; IV-5) del referido espécimen de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vistas lateral, ventral, distal y proximal.

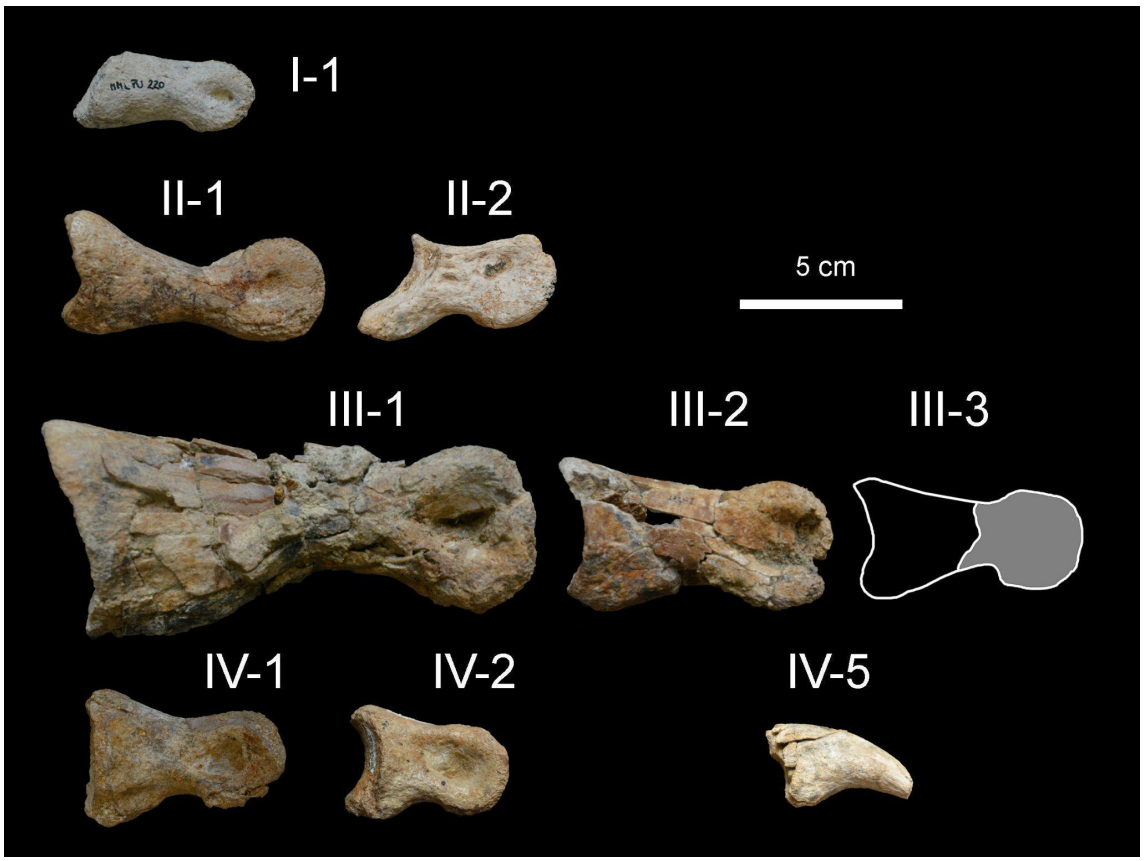

Figura 88. Elementos pedales conservados del pie izquierdo (I-1; II-1; II-2, III-1; III-2; III-3; IV-1; IV-2; IV-5) del referido espécimen de *Austroraptor cabazai* (MML-220) en vista medial.

Comparaciones de la falange II-1

La FII-1 de *Austroraptor* presenta algunas particularidades. Primero, es notable la superficie estriada dorsal para la inserción de los músculos extensores (Figura 86). Esta área es amplia y ocupa la mayor parte de la superficie dorsal del cuerpo. Se pueden observar condiciones similares en *Overoraptor,* pero esta área está menos definida con estrías menos profundas (MPCA-Pv 805). En *Buitreraptor* y *Neuquenraptor* no se observan zonas de estrías para inserción de músculos y ligamentos (Brissón Egli et al., 2017; Novas et al., 2018; Gianechini et al., 2018).

La FII-1 de *Austroraptor* es anteroposteriormente más larga que la FII-2 (Tabla S2, S5). Esto es similar a *Buitreraptor*, *Neuquenraptor*, *Rahonavis*, *Xiaotingia* y troodóntidos (e.g., *Latenivenatrix* , *Liaoningvenator, Talos*, *Sinornithoides*, *Jianianhualong* y *Gobivenator*; van der Reest y Currie, 2017; Forster et al., 1998; Makovicky et al., 2005; Shen et al., 2017;

Tsuihiji et al., 2014; Xu et al., 2017; Zanno et al., 2011) pero contrastan con el paraviano sudamericano *Pamparaptor*, con dromeosáuridos, microraptores, *Anchiornis* y *Archaeopteryx* y aves basales en que ambos elementos son similares en longitud. Más aún, *Austroraptor* se asemeja más a las condiciones observables en troodóntidos en que la FII-2 es claramente más corto que la FII-1, mientras que en otros paravianos como *Buitreraptor* y *Rahonavis* las diferencias de tamaño entre la FII-1 y la FII-2 son apenas menos perceptibles (Tabla S2, S5).

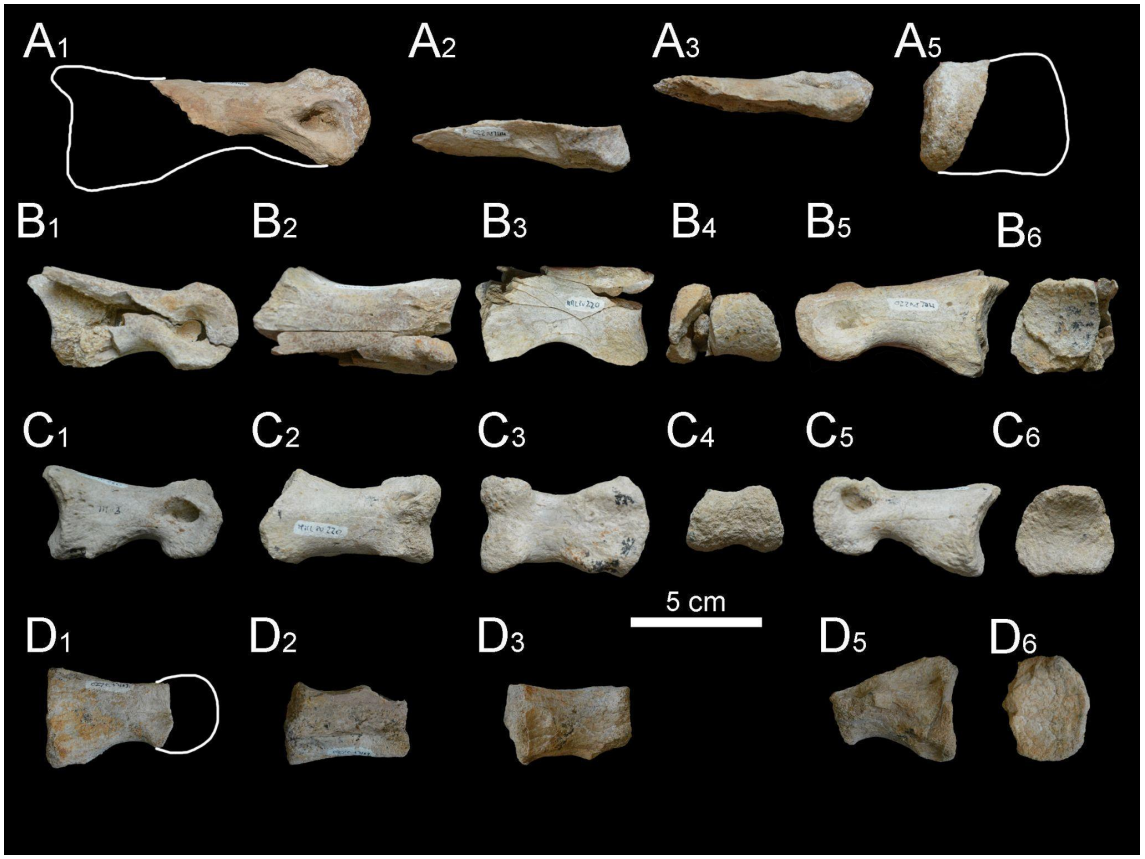

Figura 89. Elementos pedales conservados del ejemplar referido de *Austroraptor cabazai* (MML-220). Falanges III-1 (**A**); III-2 (**B**); III-3 (**C**) y IV-1 (**D**) en vistas lateral (**1**), dorsal (**2**), ventral (**3**), distal (**4**), medial (**5**) y proximal (**6**).

Falange II-2

Los especímenes MML-195 conservan la FII-2 izquierdo y el espécimen MML-220 conserva la FII-2 izquierda. Ambos elementos son similares en tamaño y morfología (Figura 90). El espécimen holotipo falange II-2 carece de la porción lateral del hueso, mientras que el PII-2 del espécimen referido tiene la superficie dorsal de los cóndilos erosionados. Ambas falanges

se diferencian en el desarrollo de la proyección proximoventral, ya que la proyección del ejemplar referido es más corta y transversalmente ancha cuando se compara con la proyección del ejemplar holotipo (Figura 90).

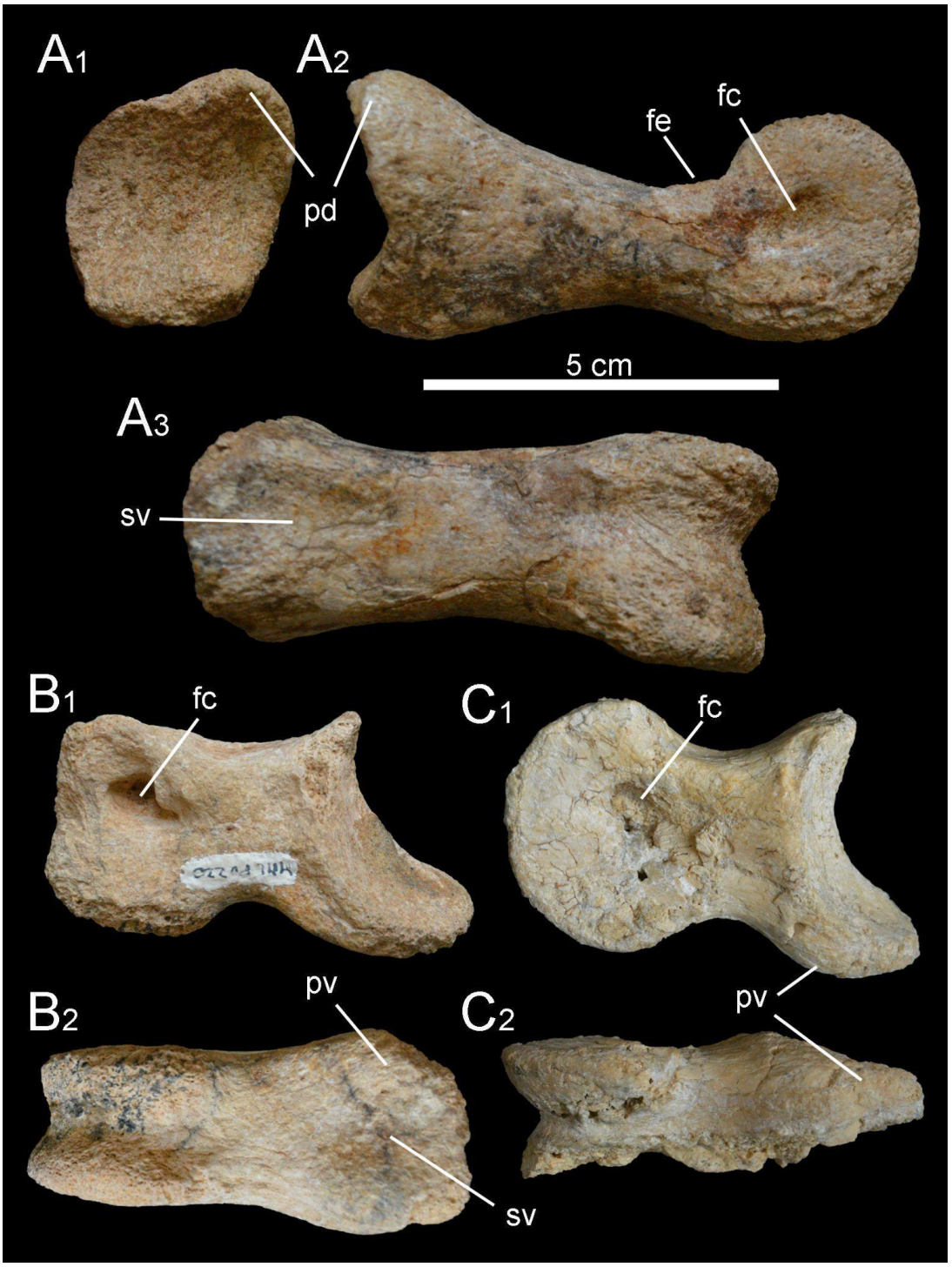

Figura 90. Falange pedal II-1 del ejemplar referido (**A, B**; MML-220) y falanges II-2 del espécimen holotipo (**C**; MML-195) de *Austroraptor* en vistas proximal (**A1**), medial (**A2**),

ventral (**A3, B2, C2**) y medial (**B1, C1**). Abreviaturas: **fc**, fosa colateral; **fe**, fosa extensora; **pd**, proceso dorsal; **pv**, proceso ventral; **sv**, surco ventral.

La FII-2 de *Austroraptor* muestra una modificación típica del dedo raptorial II de los paravianos con una fuerte condición ginglimoide y una extensión proximoventral (Gauthier, 1986). El elemento es más corto que la falange del pedal II-1 y tiene una constricción en el punto medio del eje cuando se observa en vista lateral/medial (Figura 87, 88, 90). La superficie articular proximal se extiende dorsoventralmente y tiene una cresta longitudinal que separa dos concavidades que se articulan con la FII-1. La concavidad medial es más ancha que la lateral.

El talón caudoventral está bien desarrollado en este elemento y se extiende más allá del margen anterodorsal de la superficie articular (Figura 87). La superficie ventral de la falange tiene un surco longitudinal poco profundo y carece del talón medioventral presente en unenlágidos y *Rahonavis* (Makovicky et al., 2005; Figura 86, 90).

En ambos ejemplares de *Austroraptor* los cóndilos de la FII-2 se encuentran dorsoventralmente altos cuando se observan lateralmente (Figura 85, 87, 88, 90). Un profundo surco intercondíleo separa ambos cóndilos que son circulares en vista lateral siendo el cóndilo medial más grande que los laterales. Las fosetas colaterales se ubican ligeramente dorsalmente respecto a la longitud centro-media trazada por los cóndilos. En vista distal se puede observar que el cóndilo medial está ligeramente más alto que el lateral (Figura 87, 88).

Comparaciones de la falange II-2

La FII-2 de *Austroraptor* muestra el proceso proximal extendido proximoventralmente y las condiciones ginglimoides presentes en la mayoría de los paravianos no-aviares. Sin embargo, la FII-2 de *Austroraptor* tiene algunas diferencias cuando se compara con los paravianos del sur. El elemento es robusto y anteroposteriormente más corto respecto al alto máximo, contrastando con la FII-2 relativamente más larga respecto al alto máximo de *Buitreraptor, Neuquenraptor, Rahonavis* y *Overoraptor* (Forster et al., 1998; Makovicky et al., 2005; Novas y Pol 2005; Motta et al., 2020) y la mayoría de paravianos como *Deinonychus* y *Sinornithoides* (Ostrom, 1969; Currie y Dong, 2001). La condición robusta y anteroposteriormente corta es más evidente cuando se compara la FII-2 de *Austroraptor* con *Anchiornis* y *Archaeopteryx*, en los que la FII-2 es anteroposteriormente delgada y grácil. En

este sentido *Austroraptor* se asemeja a la condición observada en *Achillobator* (Perle et al., 1999).

Las fosas colaterales de los cóndilos distales *Austroraptor* se ubican lateralmente en la FII-2, mientras que en *Overoraptor* y *Buitreraptor* las fosas confluyen dorsalmente, se encuentran separadas por una delgada pared de hueso, y la apertura se puede observar en vista dorsal (Novas et al., 2018; Motta et al., 2020). Una condición intermedia ocurre en *Neuquenraptor* donde las fosas colaterales de la FII-2 se ubican y abren dorsolateralmente, pero están separadas por la superficie articular.

Otro rasgo de las falanges II-2 de *Austroraptor* diferente de otros paravianos es el tamaño de los cóndilos. La extensión anteroposterior de los cóndilos de la FII-2 de *Austroraptor* corresponde al 50% de la longitud total (LC/LT: Largo de Cóndilo/Largo Total). Esta proporción es similar cuando se compara con paravianos de tamaño mediano como *Deinonychus* y *Neuquenraptor*. Sin embargo, en paravianos de pequeño tamaño con segundo dígito especializado, la relación LC/LT es de 40%, como en *Buitreraptor*, *Rahonavis, Microraptor,* mientras que en paravianos sin dígito "raptoriano" la relación es inferior al 30%, como en *Anchiornis*, *Archaeopteryx* y *Xiaotingia* (Tabla S2, S5)

Finalmente, la FII-2 de *Austroraptor* carece del “tacón” ventral (“heel” Makovicky et al., 2005) desarrollado en el extremo proximomedial en *Buitreraptor, Neuquenraptor, Rahonavis* y *Overoraptor*, así como en el microraptor *Herperonychus* (Forster et al., 1998; Makovicky et al., 2005; Novas y Pol, 2005; Longrich y Currie, 2009).

Falange III-1.

La primera falange del dígito III izquierdo se conserva en el espécimen referido de *Austroraptor* (MML-220). También se conserva un fragmento de la FIII-1 derecha, pero la siguiente descripción se basa en el elemento izquierdo que está casi completo, ya que sólo le falta la esquina proximodorsal lateral (Figura 86, 87, 88). Esta falange es el elemento más robusto y de mayor tamaño de las falanges de *Austroraptor.*

Este elemento es alto y ancho en la parte proximal en vista lateral (Figura 87). La superficie articular proximal presenta dos concavidades siendo la medial más ancha que la lateral. El labio o proyección dorsal se extiende más allá del labio ventral. En vista lateral, el margen dorsal es recto, mientras que el ventral es plano a cóncavo, con una fuerte constricción

posterior ubicada en los cóndilos distales (Figura 87). La superficie ventral de la porción proximal es plana y ancha.

La porción media del cuerpo de la falange es deprimida y posee una suave fosa extensora justo antes de la expansión distal de los cóndilos (Figura 86). Los cóndilos distales están separados por un surco intercondíleo poco profundo que es casi plano en su superficie ventral. En las superficies laterales, los cóndilos presentan fosas colaterales profundas. El cóndilo medial es más grande que el lateral y coincide con la asimetría de la superficie articular proximal de la FIII-2.

Comparaciones de la falange III-1.

La FIII-1 de *Austroraptor* es notablemente robusta y ancha en comparación con otros paravianos. El ancho transversal máximo de la FIII-1 de *Austroraptor* representa aproximadamente dos veces el ancho máximo de la FII-1 y FIV-1 (Tabla S2, S5). Esto contrasta claramente con la mayoría de los paravianos (e.g*., Buitreraptor, Neuquenraptor, Rahonavis, Talos, Deinonychus,* Ostrom, 1969; Foster et al., 1998; Zanno et al., 2011; Novas y Pol, 2005; Novas et al., 2018) en que el ancho de las falanges II-1, III-1 y IV-1 son similares (Tabla S2, S5). Además, la longitud anteroposterior de la FIII-1 de *Austroraptor* es mayor que la longitud de la FII-1+FII-2. La mayoría de los paravianos exhiben condiciones contrarias (e.g*., Buitreraptor, Neuquenraptor, Rahonavis, Talos, Deinonychus,* Ostrom, 1969; Foster et al., 1998; Zanno et al., 2011; Novas y Pol, 2005; Novas et al., 2018) donde la suma de la longitud de las FII-1 y FII-2 es mayor.

La FIII-1 de *Austroraptor* carece de un cuerpo arqueado ventralmente como ocurre en los unenlágidos *Neuquenraptor*, *Buitreraptor* y *Pamparaptor,* y recuerda a la mayoría de los paravianos como *Deinonychus*, *Talos* y *Rahonavis* (Ostrom, 1969; Forster et al., 1998; Zanno et al., 2011; Porfiri et al., 2011; Brissón Egli et al., 2017, Novas et al., 2018; Gianechini et al., 2018) donde el cuerpo es recto en vista lateral.

Falange III-2.

Se conservan tanto la falange III-2 derecha como la izquierda de MML-220, siendo la izquierda mejor preservada (Figura 86, 89). Ambos elementos están rotos, pero coinciden en

tamaño y morfología. El elemento izquierdo se articula naturalmente con la FIII-1 izquierdo cuando se manipula en primera mano. La descripción aquí sigue la morfología complementaria de ambas falanges.

La longitud de la FIII-2 representa aproximadamente el 50% del PIII-1. Este elemento es subrectangular en vista lateral, exhibe una constricción poco profunda detrás de los cóndilos (Figura 86). Esta construcción también se observa en vista dorsal en la que se puede observar que el margen proximal y distal son amplios. En vista lateral se puede observar que el margen ventral es más cóncavo que el dorsal que es recto (Figura 87).

El labio proximodorsal se extiende posteriormente más allá de la esquina proximoventral, y conforma una plataforma que tiene un contorno circular cuando se observa en vista dorsal (Figura 86). La superficie articular proximal está dividida en dos concavidades debido a un surco medio poco profundo, siendo la concavidad medial más alta dorsoventralmente que la lateral. Al igual que la FIII-1, la superficie ventral de la porción proximal y distal es plana y ancha.

Los cóndilos son subcirculares y exhiben fosas colaterales profundos y anchos ubicados en el medio cuando se observan en vista lateral y medial (Figura 87, 88). Ambos cóndilos aparentemente son de tamaño similar y están separados por un surco intercondilar poco profundo.

Comparaciones de la falange III-2.

Al igual que ocurre con la FIII-1, la FIII-2 de *Austroraptor* es robusta en comparación con las falanges de los dígitos II y IV. De esta forma, es notablemente más ancha transversalmente y más larga anteroposteriormente que la FIV-1. Esta condición contrasta con la mayoría de los paravianos en los que ambas falanges son similares en longitud (e.g., *Neuquenraptor*, Brissón Egli et al., 2017) o en las que la FIV-1 es anteroposteriormente más largo que la FIII-2 (como *Deinonychus, Talos, Rahonavis*; Ostrom,1969; Forster et al., 1998; Zanno et al., 2011).

Falange III-3.

Tanto la FIII-3 izquierda como la derecha se conservan en el espécimen referido de *Austroraptor*. La falange derecha está representada únicamente por la porción distal, mientras

que el de la izquierda está bien conservada (Figura 86, 89) y se utiliza para la siguiente descripción.

Este elemento es más largo que alto y presenta una fuerte restricción media en su cuerpo (Figura 86). El margen ventral es cóncavo mientras que el dorsal es recto cuando se observa lateralmente. Cuando se observa en vista dorsal, el labio proximodorsal es más pronunciado en su porción lateral (Figura 86). La superficie articular proximal posee forma subcuadrangular, siendo levemente más ancha en su base cuando se observa en vista proximal. El margen ventromedial presenta una protuberancia que no contacta con el margen proximal y se asemeja a la protuberancia observada en la FIII-2 de *Neuquenraptor* (Brissón Egli et al., 2017).

Los cóndilos distales están bien desarrollados y ligeramente asimétricos, siendo los laterales los de mayor tamaño. Presentan fosas colaterales bien desarrolladas y dorsalmente desplazadas que se pueden observar en vista dorsal (Figura 87, 88) pero que no contactan entre sí como en *Buitreraptor* (Novas et al., 2018). Los cóndilos están separados por un suave surco intercondíleo. El cóndilo medial es apenas más alto que los cóndilos mediales como se ve en la vista distal.

Falange III-4 (ungueal).

Se encontró la ungueal del dígito III derecho del espécimen holotipo (MML-195) y se encuentra completo y bien conservado.

El elemento es más robusto y más corto que la falange ungueal I-2 (MML-195) y es notablemente más grande que la falange ungueal IV-5 (MML-220). La falange III-4 es triangular en vista lateral y muestra un bajo grado de curvatura (Figura 87, 88). La superficie articular proximal oblicua en vista lateral (Figura 87) con un labio dorsal proyectado dorsoproximalmente. Este labio está separado de la superficie dorsal de la falange ungueal por un surco transversal poco profundo como se puede observar en vista lateral. Una protuberancia longitudinal medial suave separa la superficie articular proximal en dos concavidades pequeñas y simétricas.

El tubérculo flexor está pobremente desarrollado ventralmente, pero es triangular en vista ventral y muestra una superficie ventral rugosa (Figura 87). Los surcos longitudinales corren

en la parte media alta de las superficies laterales de la falange ungueal y se abren dorsalmente como se observa en la vista dorsal. La superficie ventral del cuerpo de la falange ungueal es plana en la porción ventral.

Falange IV-1.

La falange derecha IV-1 se conservó en el espécimen holotipo mientras que la falange IV-1 derecho e izquierdo se conservan en el espécimen referido (Figura 85, 86). La falange del holotipo fue descrita originalmente como FIV-2 por Novas et al. (2009) pero posteriormente reinterpretado como FIV-1 por Currie y Paulina Carabajal (2012) y apoyado por Gianechini (2014). Las falanges de ambos ejemplares poseen ciertas similitudes que apoyan la propuesta de Currie y Paulina Carabajal (2012). Por ejemplo, ambas muestran una superficie articular proximal alta dorsoventralmente, con el ancho transversal proximal menor que el ancho distal cuando se observa en vista dorsal (Figura 91). Además, la falange IV-1 en ambos especímenes muestran una protuberancia voluminosa y rugosa en la superficie ventral, una concavidad lateral y una concavidad medial con canales vasculares. No obstante, llama la atención que la falange IV-1 del holotipo es diferente en proporción respecto al ejemplar referido. El espécimen holotipo exhibe una FIV-1 más robusta, más alta y más ancha que el espécimen referido. Además, la voluminosa protuberancia ventral y el cóndilo medial muestran un sobrecrecimiento en el holotipo. Finalmente, las concavidades medial y lateral son más profundas en el holotipo que en el espécimen referido. Las diferencias en el desarrollo de algunas estructuras de la falange, así como la proporción general del hueso, sugieren que la FIV-1 del espécimen holotipo muestra sobrecrecimiento teratológico. La tomografía computarizada y los estudios histológicos pueden corroborar esta sugerencia. Aquí se describe la FIV-1 izquierda y más completa del espécimen referido y se resalta la diferencia con el espécimen holotipo.

La falange IV-1 de *Austroraptor* es robusta y muy asimétrica. El elemento es más alto que ancho en la porción proximal del eje, mientras que la porción distal (cóndilos) es más ancha que alta (Figura 91). Esta condición también se exhibe en el holotipo.

Uno de los rasgos más notables de esta falange es la superficie articular proximal más alta que ancha (Novas et al., 2009; Currie y Paulina Carabajal, 2012). Cuando se observa en vista

proximal, la superficie articular es alta y muestra una concavidad única y poco profunda (Figura 91). Además, muestra una extensión ventrolateral.

En vista lateral, la porción proximal es más alta que la distal en el espécimen referido, mientras que en el espécimen holotipo esta diferencia es significativamente menor (Figura 91).

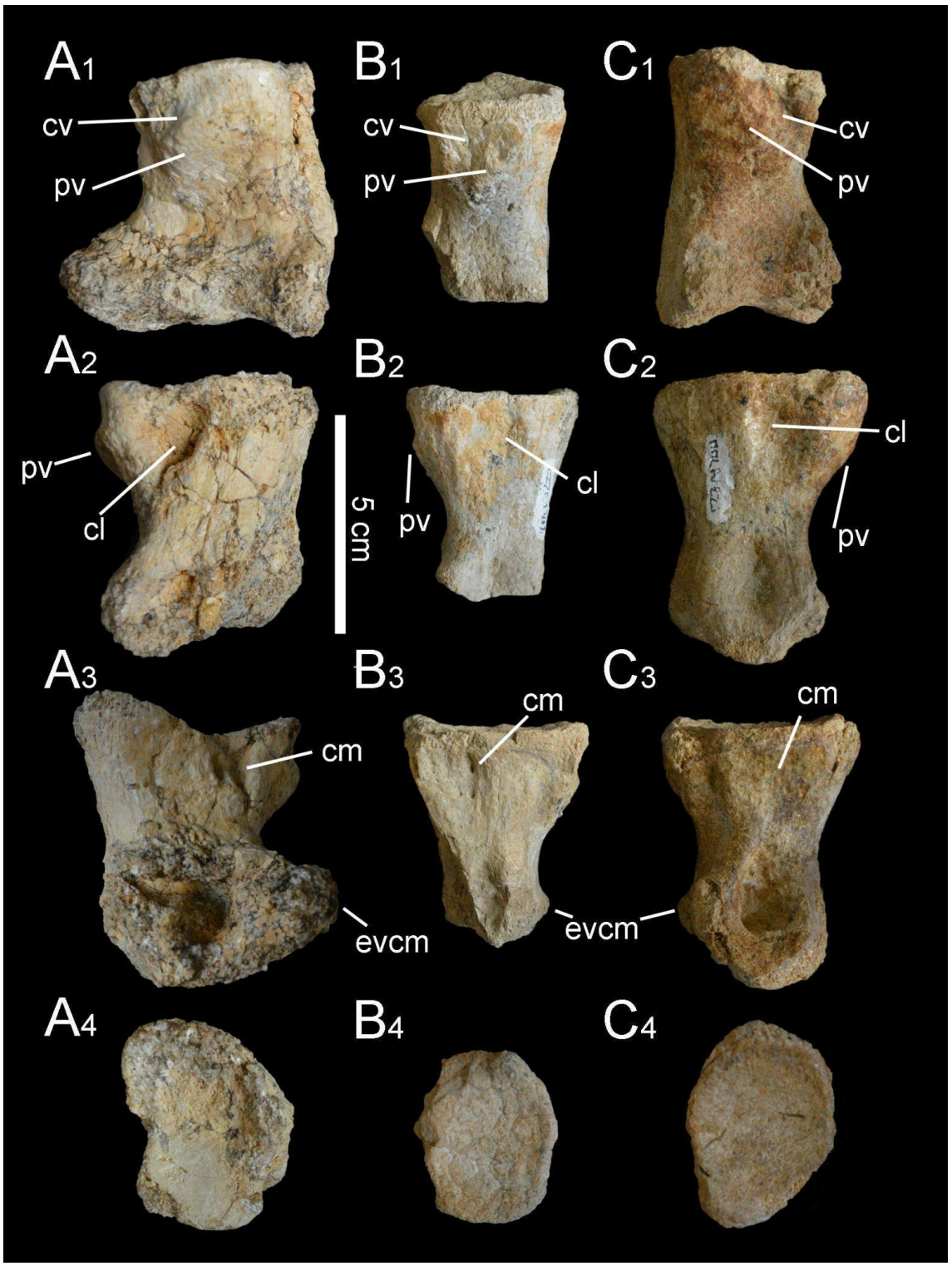

Figura 91. Falanges pedales III-1 del ejemplar holotipo (**A**, MML-195) y del espécimen referido (**B**, C; MML-220) de *Austroraptor cabazai* comparadas en vistas ventral (**1**), lateral (**2**), medial (**3**) y proximal (**4**). Abreviaturas: **cl**, concavidad lateral, **cm**, concavidad medial, **evcm**, extensión ventral del cóndilo medial; **pv**, protuberancia ventral.

La superficie proximoventral presenta un tubérculo voluminoso y rugoso. Este tubérculo ventral tiene un surco poco profundo o concavidad que se separa en una amplia protuberancia medial y una pequeña protuberancia lateral (Figura 91). En el espécimen holotipo, la protuberancia ventral se encuentra muy desarrollada ventralmente.

Una concavidad poco profunda y subtriangular está presente en la superficie lateral de la porción proximal del cuerpo de la falange. En MML-195, esta concavidad lateral es profunda y está encerrada dorsalmente por un margen y también se puede observar en una vista posterior (Figura 91). En la superficie medial se observa otra concavidad más alta que la lateral. Esta concavidad medial es poco profunda y tiene dos agujeros. En el espécimen holotipo, la concavidad medial es profunda y también tiene una depresión profunda en la que se encuentran dos agujeros (Figura 91).

Un rasgo inusual son los cóndilos distales asimétricos: el cóndilo medial es más grande que el cóndilo lateral y se proyecta medioventralmente más allá del margen medial de la falange (Figura 91). Este rasgo se puede observar claramente en vista dorsal y coincide con la asimetría en la superficie articular proximal de la FIV-2. Además, la proyección medioventral del cóndilo medial se puede observar en una vista medial como una extensión ventral. Las fosas colaterales son profundas y anchos, y están ubicadas en el punto medio de la superficie lateral de los cóndilos que son subcirculares. Los cóndilos están separados por un surco intercondilar poco profundo, que es más profundo en la superficie ventral.

Comparaciones de la falange IV-1

La FIV-1 de *Austroraptor* muestra algunos rasgos únicos. El elemento es muy asimétrico con una superficie proximal dorsoventralmente alta y siendo la porción distal del elemento más ancha que la porción proximal (en vista dorsal). Este rasgo es compartido con *Neuquenraptor* y corresponde a una característica única de estos taxones, ya que no está presente en otros paravianos como *Buitreraptor*, *Deinonychus* o *Rahonavis* (Currie y Paulina Carabajal, 2012; Brissón Egli et al., 2017). Además, *Austroraptor* y *Neuquenraptor* muestran concavidades bien delimitadas en sus superficies lateral y medial. Sin embargo, la FIV-1 de *Austroraptor* se diferencia del *Neuquenraptor* en que el primero tiene una protuberancia voluminosa bien desarrollada en la superficie ventroproximal, mientras que tanto el *Neuquenraptor* como el

Buitreraptor tienen una concavidad ventral poco profunda (Brissón Egli et al., 2017; Novas et al., 2018).

Falange IV-2.

Se conserva la falange izquierda del dígito IV del ejemplar referido de *Austroraptor* (Figura 86). Este elemento se completa y articula naturalmente con el PIV-1 izquierdo. Tiene forma de bloque como suele ser en las falanges del dedo IV en los terópodos.

En vista lateral este elemento es robusto, con la porción proximal más alta que la porción distal (cóndilos) (Figura 86). La superficie articular proximal es subtriangular en vista proximal. Un reborde medial divide dos concavidades altas, siendo la medial más grande que la lateral y coincide con la asimetría de los cóndilos distales de PIV-1. En vista dorsal, el margen proximal es subtriangular y se extiende proximalmente.

Los cóndilos distales son subcirculares en vista lateral y muestran forámenes colaterales anchos y profundos. En vista distal se puede observar que el cóndilo medial está más alto que el lateral. Un profundo surco intercondíleo separa ambos cóndilos.

Falange IV-5 (ungueal).

La falange ungueal izquierda del dígito IV se conserva en el espécimen referido. El elemento está casi completo, solo faltando el proximodorsal y la punta distal (Figura 86). Este elemento es triangular en vista lateral y muestra un ángulo de curvatura bajo. El elemento está deprimido dorsoventralmente como la FIII-4.

La superficie articular proximal es subelíptica en vista proximal con un labio dorsal más posterior extendido que el margen ventral (Figura 86). No hay cresta medial presente. La porción ventroproximal de la superficie articular está separada de la superficie ventral por un surco transversal. Un tubérculo flexor pequeño y rugoso está presente en la porción proximal de la superficie ventral y es subtriangular en vista ventral (Figura 86).

El cuerpo de la ungueal se estrecha distalmente y tiene la superficie ventral plana. La superficie medial del cuerpo es más plana que las laterales, y presenta un surco colateral desplazado dorsalmente que se abre dorsalmente como puede verse en vista dorsal (Figura 87).

Conclusiones

Se describieron y figuraron en detalle los materiales recuperados de *Austroraptor cabazai* ampliando la información brindada por autores previos (Novas et al., 2009; Gianechini y Apesteguía, 2011; Currie y Paulina Carabajal, 2012; Gianechini 2014). También se describieron por primera vez los huesos cuadrado, surangular, posible esplenial, falanges pedales, isquion, posible fíbula, gastralias y costilla cervical. La osteología de *Austroraptor* permitió el re-ordenamiento de algunas de las falanges pedales de los especímenes holotipo y del referido, como así también la ampliación de la diagnosis de este taxón.

Las tomografías computadas realizadas brindaron información valiosa acerca de la anatomía de estructuras internas de los huesos no observadas a simple vista. Se observaron recesos amplios y distribuidos en los huesos maxilar, lacrimal y postorbital lo cual evidencia la invasión de senos paranasales y suborbitales amplios con un desarrollo mayor al observado en otros paravianos. Las tomografías de las vértebras mostraron la presencia de pleurocelos con recesos que invaden internamente tanto el centro vertebral como el arco neural, similar a lo que ocurre en *Unenlagia* aunque contrastando con *Buitreraptor*.

La descripción y comparación de la morfología dentaria mostró novedades anatómicas en *Austroraptor* como la curvatura distolingual y el giro interno de la corona presente en los dientes maxilares y que no fueron observados en otros paravianos.

El miembro anterior de *Austroraptor* permitió comparar la reducción del brazo en paravianos, mostrando un patrón de reducción notable respecto al miembro posterior en este unenlágido gigante que difiere del observado en otros paravianos gigantes como *Dakotaraptor*. A su vez, se estimó el tamaño corporal de *Austroraptor* en 460 kg lo que lo convierte en uno de los paravianos de mayor masa corporal registrado (ver Capítulo 10).

CAPÍTULO 6: Osteología de *Pamparaptor micros* Porfiri, Calvo y Santos 2011

Sistemática Paleontológica

DINOSAURIA Owen, 1842

SAURISCHIA Seeley, 1888

THEROPODA Marsh, 1881

MANIRAPTORA Gauthier, 1986

PARAVES Sereno, 1997

***Pamparaptor micros* Porfiri, Calvo y Santos 2011**

Holotipo. Miembro posterior izquierdo articulado. Incluye metatarsianos II, III y IV, falanges II-1, II-2, II-3, III-1, III-2, IV-1, y IV-2.

Localidad y Horizonte. Los restos de *Pamparaptor* fueron recuperados de rocas provenientes de la cantera de Baal en la costa norte del Lago Barreales, Neuquén, en rocas de la Formación Portezuelo (Turoniano-Coniaciano). Los restos de vertebrados hallados en esta unidad incluyen peces lepisosteidos, dipnoos, tortugas y cocodrilos (de la Fuente, 2003; Garrido, 2010). La fauna de dinosaurios saurópodos incluye a los titanosaurios *Futalognkosaurus dukei* y *Malarguesaurus florencia* (Calvo et al., 2007; Gonzalez-Riga et al., 2008). La fauna de terópodos incluye al megaraptórido *Megaraptor namunhuaiquii* (Novas, 1998), restos de abelisaurios indet. y terópodos indeterminados (Novas et al. 2006; Porfiri et al. 2007; Juárez Valieri et al. 2008), el alvarezsaurido *Patagonykus puertai* (Novas, 1997) y los unenlágidos *Unenlagia comahuensis* (Novas y Puerta, 1997), *Unenlagia paynemili* (Calvo et al., 2004b) y *Neuquenraptor argentinus* (Novas y Pol, 2005). Completan la lista de terópodos de la Formación Portezuelo restos indeterminados de una posible ave neornite (Agnolín et al. 2006).

Descripción

Porfiri y colaboradores (2011) dieron a conocer el dinosaurio paraviano *Pamparaptor micros* en base a un miembro posterior izquierdo articulado. El único ejemplar disponible fue colectado en niveles de la Formación Portezuelo (Leanza et al. 2004) aflorante en la costa norte del Lago Barreales, Neuquén (ver Introducción).

Además del miembro posterior antes citado, también se hallaron restos asociados consistentes en restos indeterminados los cuales no fueron descriptos en publicaciones posteriores en lo que se revisa a este taxón (e.g. Gianechini y Apesteguía, 2011; Agnolín y Novas; 2011; 2013 Gianechini, 2014). Una inspección minuciosa de los materiales demostró que uno de estos restos corresponde a la porción posterior de la mandíbula derecha (angular, surangular y prearticular), como así también restos fragmentarios del radio y ulna derechos, y restos de la ulna izquierda.

A continuación, se brinda, por vez primera, una descripción osteológica de aquellos restos que permanecieron sin ser identificados. A su vez, se amplía las descripciones realizadas en trabajos previos (Porfiri et al., 2011; Gianechini, 2014) a fin de realizar interpretaciones acerca de la morfología del pie de los unenlágidos respecto a otros paravianos.

Mandíbula

Se trata de un fragmento posterior de mandíbula derecha integrado por el surangular, angular y prearticular (Figura 92 parte 1). Estos huesos se preservan articulados, aunque incompletos en sus extremos posterior y anterior, y poseen superficies cubiertas por sedimento. El largo y ancho de los elementos es apenas menor a los elementos hallados de *Buitreraptor* (Tabla S3, S5), por lo que el cráneo de *Pamparaptor* probablemente sea ligeramente más pequeño que el de *Buitreraptor* en concordancia con el tamaño de otros elementos disponibles (p. ej. metatarsianos, falanges).

Surangular

El surangular es el elemento más grande y robusto de la porción preservada de la mandíbula. Carece de su extremo posterior y anterior lo que impide estimar el tamaño total del hueso (Figura 92 parte 1). Sin embargo, en comparación directa con los elementos craneanos de *Buitreraptor* permite suponer que se trata de elementos de tamaño y forma general similares.

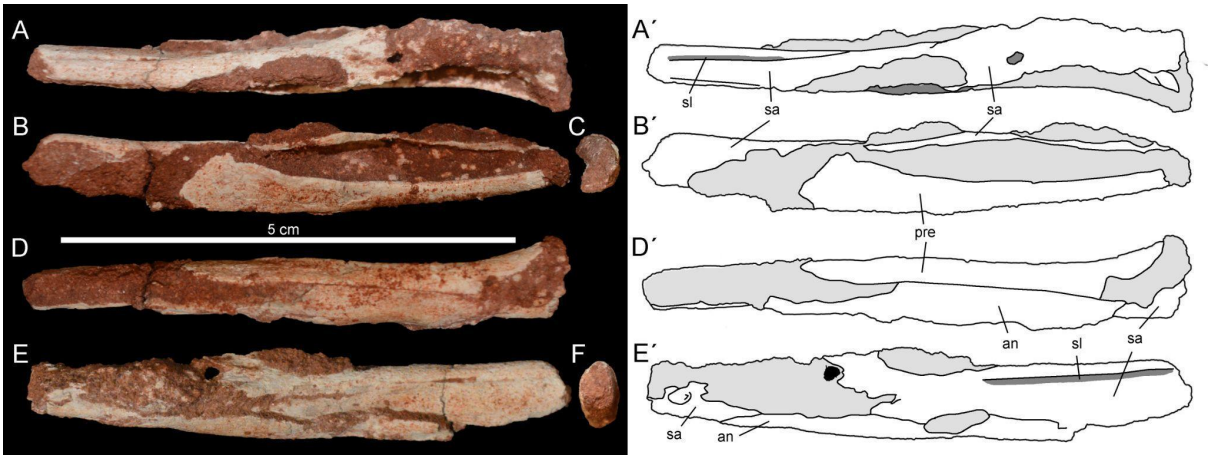

Figura 92 parte 1. Fragmento posterior de la mandíbula derecha de *Pamparaptor micros* en vistas dorsal (**A**), medial (**B**), posterior (**C**), ventral (**D**), lateral (**E**) y anterior (**F**). Abreviaturas: **an**, angular; **pre**, prearticular; **sa**, surangular; **sl**, surco lateral.

Se trata de un hueso anteroposteriormente alargado y dorsoventralmente más alto que ancho transversalmente. En vista lateral se observa que no preserva el extremo posterodorsal, parcialmente cubierto por sedimento (Figura 92 parte 1). El surangular articula ventralmente en su porción media con el angular. En la porción posterior y la cara lateral, puede observarse el margen posterior carece de un foramen surangular comúnmente presente en paravianos (Turner et al., 2012). Lamentablemente está parcialmente cubierto por sedimento y no puede corroborar que esté perforado en su porción más dorsal. Sin embargo, comparaciones con el surangular de los unenlágidos *Buitreraptor* y *Austroraptor* muestran que carecen de perforaciones en el surangular, lo que sugiere que lo mismo ocurriría en *Pamparaptor*.

En la cara lateral de la porción anterior del surangular puede observarse un surco bien delimitado que corre longitudinalmente y oblicuamente. El surco puede observarse también en vista dorsal en su porción anterior (Figura 92 parte 1).

En vista medial se evidencia la plataforma o cresta medial del surangular, el cual limita dorsalmente a una fosa aductora amplia, alargada y de forma elíptica con los extremos aguzados (Figura 92 parte 1). Esta plataforma medial se encuentra desarrollada medialmente y forma una superficie dorsal del hueso.

Angular

El angular de *Pamparaptor* se encuentra en articulación con el surangular y contacta lateralmente con la porción ventral con el prearticular. El angular carece de los márgenes bien preservados por lo que se dificulta conocer el largo total del hueso, aunque pareciera que es más corto que el surangular y que no alcanza al extremo anterior ni al extremo posterior del mismo (Figura 92 parte 1). A su vez, en cuanto a la extensión dorsal y posterior, es similar al desarrollo del angular preservado de *Buitreraptor*.

El angular de *Pamparaptor* es elongado anteroposteriormente, y parece tener los márgenes posterior y anterior aguzados. Cubre ventralmente al surangular en su porción ventral y posee un amplio contacto anteroposterior recto con el prearticular.

Prearticular

El prearticular se encuentra en articulación con el resto de los elementos de la mandíbula. Carece del extremo proximal preservado y es un elemento es alargado, grácil y transversalmente comprimido (Figura 92 parte 1).

El prearticular se expande anteriormente, como ocurre en otros paravianos (e.g. *Buitreraptor*, *Dromaeosaurus;* Currie, 1995; Gianechini et al., 2017), siendo al menos 4 veces más alto en el margen anterior que en el posterior cuando se observa en vista lateral (Figura 92 parte 1). A su vez, la porción posterior es más robusta, conformando una superficie deprimida y de contorno elipsoidal, que cambia a un contorno transversalmente comprimido y alto en el extremo anterior del hueso.

El prearticular muestra una curvatura ventral en vista medial, con el margen dorsal cóncavo y el ventral convexo (Figura 92 parte 1). El margen dorsal delimita a la amplia fosa aductora. El margen ventral en cambio se encuentra extendido ventrolateralmente, y contacta ampliamente con el angular mediante un contacto recto anteroposteriormente dirigido, tal

como se aprecia en vista ventral (Figura 92 parte 1). En vista medial, se observa que la porción posterior del prearticular se expande medialmente.

Comparación de los huesos mandibulares

Los huesos preservados del holotipo de *Pamparaptor micros* poseen tamaños similares al del holotipo de *Buitreraptor.* A pesar de no preservarse completa, la mandíbula de *Pamparaptor* sugiere que el alto dorsoventral de la misma se mantiene constante a lo largo del eje anteroposterior, de modo comparable con *Buitreraptor*, aunque contrasta con *Austroraptor* el cual posee un margen posterior de la mandíbula el doble de alta que el margen anterior. Esto es coincidente con el cráneo alargado que presentan los unenlágidos a la vez que recuerda la condición de algunos troodóntidos (e.g. *Gobivenator*; Tsuihiji et al., 2014) (Fig. 92 parte 2). A su vez, contrasta con la forma general de la mandíbula de los eudromaeosaurios, en los cuales la mandíbula es notablemente más alta en la porción media con respecto a sus extremos anterior y posterior (e.g. *Dromaeosaurus*; Currie, 1995).

El surangular de *Pamparaptor* es anteroposteriormente alargado y presenta una cresta o repisa medial bien expandida medialmente lo que delimita dorsalmente a la fosa aductora. Una condición similar se observa en *Buitreraptor,* aunque contrasta con el surangular de *Austroraptor* en que este último posee una cresta medial es pobremente extendida medialmente, más bien, se encuentra extendida dorsolateralmente.

Algo interesante que se observa en los surangulares preservados de *Pamparaptor, Buitreraptor* y *Austroraptor* es que ninguno presenta un claro foramen que se abra medialmente (Figura 92 parte 2). Esto es significativo ya que contrasta con la mayoría de los paravianos en los cuales se observan uno (p. ej. *Dromaeosaurus*, *Deinonychus, Adasaurus*; Ostrom, 1969; Currie, 1995; Turner et al., 2012) o dos forámenes (p. ej. *Saurornitholestes; Sinornithosaurus; Kuru*; Currie y Evans, 2020; Pei et al., 2021) surangulares. La falta de forámenes surangulares podría tratarse de una sinapomorfia de Unenlagiidae (ver Capítulo 10).

El prearticular de *Pamparaptor* se expande anteriormente, y muestra un eje deprimido dorsoventralmente en su porción posterior, tal como se observa en *Buitreraptor*. En ambos casos el elemento es grácil y se destacan en que la curvatura ventral no se encuentra muy

marcada y definida como en troodóntidos y otros paravianos (p. ej. *Gobivenator*; *Dromaeosaurus*, Currie, 1995; Tsuihiji et al., 2014).

Una característica notable de la mandíbula de *Pamparaptor,* y que comparte con *Buitreraptor,* es la extensión anteroposterior de la fosa aductora. Esta fosa es amplia, profunda, y muestra extremos aguzados cuando se observa en vista lateral (Figura 92 parte 2). En este sentido, contrasta con la fosa aductora de otros paravianos donde la fosa es más alta y no es tan notable su extensión (e.g. *Dromaeosaurus*; Currie, 1995).

Figura 92 parte 2. Comparación en vistal lateral del surangular derecho de los unenlágidos *Austroraptor* (**A**), *Buitreraptor* (**B**) y *Pamparaptor*. Referencias: las flechas rojas indican la ausencia de foramen surangular. Imagen no escalada.

Posibles elementos del miembro anterior

Se preservaron dos elementos robustos, curvos y de similar tamaño, que muestran una expansión proximal. Uno de esos elementos se encuentra articulado con un fragmento de hueso más pequeño y delgado formando un arco lo cual indicaría que se trata del radio y ulna. Estos huesos son aquí interpretados como posibles radio y ulna derechos y ulna izquierda, y

son descritos por primera vez. Ambos elementos se encuentran pobremente preservados, pero permiten ofrecer algunas observaciones.

Ulna

La ulna derecha se encuentra preservada en su porción proximal, faltando la superficie proximal y la superficie anteromedial. La ulna izquierda carece de la superficie proximal, y de la porción del hueso medio y distal. Ambos elementos son similares en tamaño, robustez y compresión transversal (Figura 93).

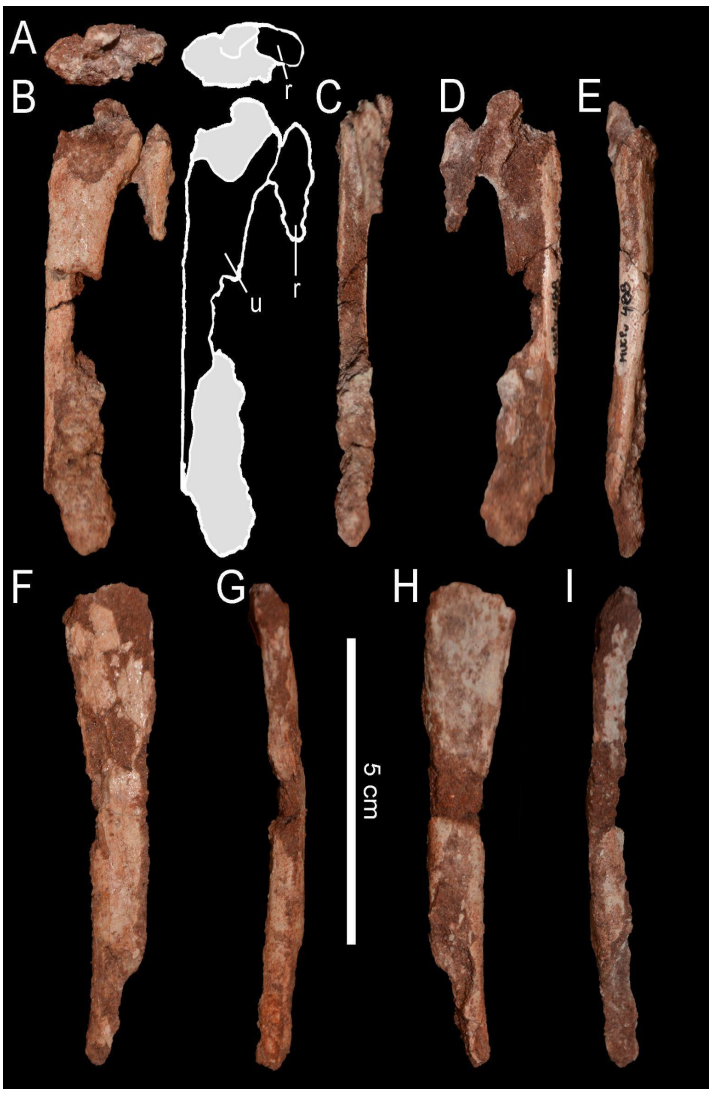

Figura 93. Posibles ulna y radio derecho (**A-E**) y posible ulna izquierda (**F-I**) de *Pamparaptor micros* en vista proximal (**A**), lateral (**B, F**), anterior (**C, G**), medial (**D, H**), posterior (**E, I**). Abreviaturas: **r**, radio; **u**, ulna.

El eje del elemento muestra una curvatura anterior y se expande proximalmente cuando se observa en vista lateral lo que recuerda a la ulna curvada de otros paravianos como por ejemplo *Buitreraptor* y *Deinonychus*. También posee el extremo proximal comprimido lateralmente, siendo más ancho anteroposteriormente que transversalmente tal como ocurre en otros paravianos. Por último, comparte con *Buitreraptor* y *Deinonychus* la presencia de una cresta sobre el margen posterior (Gianechini et al., 2018; Ostrom, 1969). Por estos motivos se considera al elemento como una posible ulna.

En vista anterior, el eje del hueso muestra una curvatura medial suave mientras que el ancho en esta vista de la ulna es constante y apenas puede observarse una curvatura proximal (Figura 93). La ulna derecha muestra una expansión anterolateral que correspondería al proceso anterolateral de la ulna. Se observa a su vez que, al menos en la porción preservada, cubre lateralmente al radio que se encuentra articulado. La ulna izquierda no preserva este proceso anterolateral.

Radio

Se preservó apenas un fragmento proximal del radio en contacto con la ulna derecha (Figura 93). El fragmento es tubular, con el ancho transversal de tamaño tres veces menor al ancho anteroposterior de la ulna. El radio se encuentra en contacto con la cara interna del proceso anterolateral. No se observan estructuras relevantes.

Comparaciones de ulna y radio

Si bien se hallan pobremente preservados, el radio y ulna de *Pamparaptor* muestran un tamaño y proporción similar a paravianos de tamaño comparable como *Buitreraptor* y *Overoraptor*. Llama la atención la robustez de la ulna de *Pamparaptor* que es comparable a la ulna preservada de *Overoraptor* las cuales son proporcionalmente más amplias que la de otros paravianos pequeños como *Buitreraptor* y *Rahonavis* (Motta et al., 2020; ver Tabla S2 y Tabla S3).

Miembro posterior

El holotipo de *Pamparaptor micros* incluye restos del pie izquierdo, incluido los siguientes huesos: metatarsianos II, III y IV; falanges II-1, II-2, II-3, III-1, III-2, IV-1 y IV-2. Los elementos se encuentran articulados o en posición articular (falanges IV-1 y IV-2) y se preservan apoyados sobre su superficie medial en roca aún no preparada (Figuras 94, 95). Por último, es importante notar que los metatarsianos muestran una fuerte fractura transversal en la porción media (que no existía al momento de la descripción original de Porfiri et al., 2011), y se ha perdido el extremo distal de la falange II-2.

Si bien la pata de *Pamparaptor* no se preserva en forma óptima, la misma no muestra deformación y todo indica que los metatarsianos no están desplazados entre sí, sino en posición anatómica original. Tal como lo remarcan Porfiri y colaboradores (2011), el MTII es más corto que MTIII, mientras que el MTIV se ubica a la misma altura que el MTIII. A su vez, las falanges proximales (II-1 y III-1) se hallan en contacto o cercano al contacto respecto al extremo distal de los metatarsianos correspondientes (MTII, MTIII) (Figuras 94, 95).

Metatarso

Se hallaron en articulación los metatarsianos II, III y IV (Porfiri et al., 2011). El extremo proximal de los elementos está erosionado, recordando el modo de preservación que se observa en *Neuquenraptor*.

Metatarsiano II

El metatarsiano II de *Pamparaptor* es el más corto y robusto de los tres metatarsianos preservados. Su cara medial se encuentra en contacto con sedimento, por lo que la observación de este metatarsiano es limitada a las caras ventral, dorsal, distal y proximal (Figuras 94, 95).

El MTII es de contorno subcuadrangular, aunque cambia a lo largo de su eje desde la porción proximal a la porción distal. En su porción proximal, el contorno es subtriangular, con el margen medial formando una leve cresta longitudinal dorsal que genera una depresión paralela sobre la cara lateral (que forma el canal extensor). Este contorno se mantiene hasta la porción media del vástago del MTII donde se reduce la cresta longitudinal mediodorsal

(Figuras 94, 95). En esta altura del hueso, el MTII es el más robusto del pie. A su vez, a partir de la porción media del MTII, se forma un canal ventral longitudinal, delimitado en su lado lateral y ventral por una cresta longitudinal. Esta cresta ventro-lateral se extiende distalmente hasta el extremo del hueso, haciéndose más desarrollada y aguda.

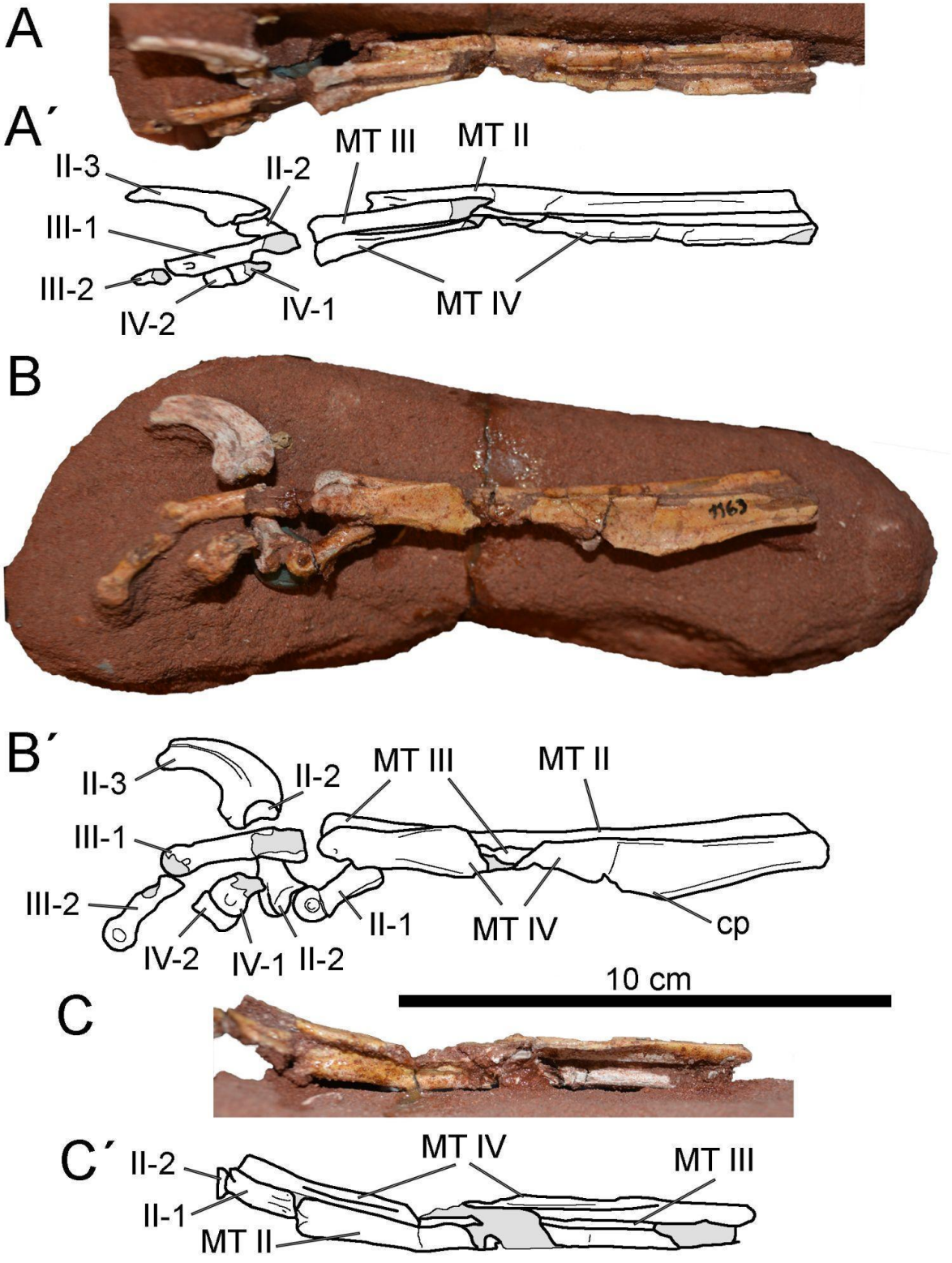

Figura 94. Pie izquierdo preservado de *Pamparaptor micros* en vista dorsal (**A**) lateral (**B**) y ventral (**C**).

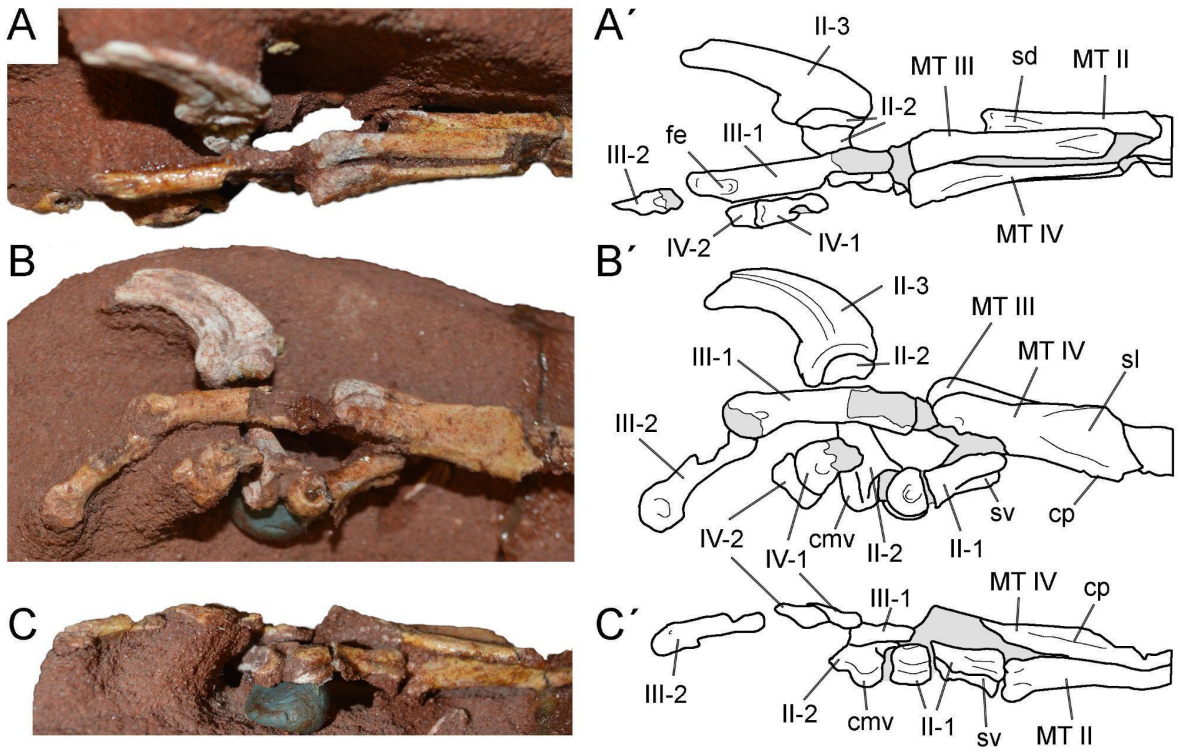

Figura 95. Detalle del pie izquierdo preservado de *Pamparaptor micros* en vista dorsal (**A**) lateral (**B**) y ventral (**C**). Abreviaturas: **cmv**, cresta medioventral; **cp**, cresta plantar; **fe**, fosa extensora; **sd**, surco dorsal.

El extremo distal del MTII posee dos cóndilos bien desarrollados separados por un surco intercondilar (Figuras 94, 95). Este surco se continúa dorsalmente con un canal oblicuo que se inclina hacia la cara lateral del eje. En la vista ventral de la porción distal, la superficie ventral es plana.

No se observan marcas para la inserción del *m. tibialis cranialis* en la cara dorsal del MTII, aunque puede ser debido a la preservación del material.

Metatarsiano III

El metatarsiano III de *Pamparaptor* muestra una reducción similar a la observada en otros unenlágidos (Brissón Egli et al., 2017). Es el metatarsiano más delgado y grácil del pie y varía su morfología a lo largo de su eje. En las primeras dos terceras parte del eje, el MTIII es notablemente comprimido dorsoventralmente siendo representado por una lámina ósea de menos de 1 centímetro de alto, la cual es menos de la mitad de alto respecto al MTII en la porción proximal (Figuras 94, 95). Esta lámina forma la base y el techo del canal extensor y

flexor, respectivamente. En cuanto al ancho transverso en vista dorsal, el MTIII es visible en toda su extensión, siendo más angosto que los metatarsianos II y IV (Figuras 94, 95). Contrariamente, en vista ventral el MTIII es visible en su porción proximal, pero no en la porción media (Porfiri et al., 2011), donde es cubierto ventralmente por el metatarsiano II (cresta ventrolateral) y el metatarsiano IV (Figuras 94, 95). Es a esta altura del vástago que el MTIII muestra la mayor reducción de su volumen. Sin embargo, distalmente a este punto, el MTIII posee sección transversal en "T" y recuperando un mayor volumen. En la porción distal del vástago, el MTIII se encuentra comprimido transversalmente por los MTII y IV, aunque solapa dorsalmente al MTII y apenas al MTIV.

Si bien la cara articular distal del MTIII se encuentra en contacto con la FIII-1, se puede observar que no existe una diferenciación de cóndilos debido a la falta de un surco intercondilar prominente (Figuras 94, 95). El extremo distal articular del MTIII de *Pamparaptor* es notablemente transversalmente comprimido siendo más alto dorsoventralmente que ancho transversalmente. No se puede observar el desarrollo de las fosas colaterales debido a la porción de roca que rodea a la pata.

Metatarsiano IV

El metatarsiano IV de *Pamparaptor* muestra características muy particulares. La más notable de estas características es que la porción proximal del MTIV posee un ancho transverso similar al del MTII, aunque más ancho que el MTIII (Figuras 94, 95).

El MTIV muestra cambios significativos a lo largo de su eje. En la porción proximal posee un contorno subtriangular, con una cara interna reducida (para el contacto con el MTIII) y una cara externa amplia, más del doble de alto que el metatarsiano II. En la porción medial, el MTIV posee forma laminar, siendo muy comprimido transversalmente, con la cara lateral dorsoventralmente expandida siendo tres veces más alto que el MTII y formando ventralmente una cresta plantar fuertemente desarrollada. A esta altura media del eje, puede observarse en vista lateral una amplia superficie lateral con un canal longitudinal suave (Figuras 94, 95).

En la porción medio-distal del vástago, el MTIV está en contacto con el MTII, solapando y ocultando ventralmente al MTIII. Distalmente a esta porción, el MTIV se ensancha

transversalmente y forma el extremo distal del MTIV el cual finaliza a la misma altura que el MTIII (Figuras 94, 95).

No se diferencian los cóndilos separados por un surco intercondilar en la cara articular del MTIV. A su vez, no se observa la fosa colateral en vista lateral (Figuras 94, 95).

Comparaciones de los metatarsianos

Los metatarsianos muestran un grado de alargamiento notable: son mucho más angosto en respecto al largo (Ancho/Largo: 0,07), una condición grácil en sus metatarsianos similar, aunque menor a *Buitreraptor* (A/L 0,13), *Neuquenraptor* (A/L 0,16) y *Rahonavis* (A/L 0,18). En contraste otros paravianos como *Deinonychus* poseen metatarsianos más robustos y cortos (A/L 0,34) (Figura 86).

La condición más llamativa de los metatarsianos de *Pamparaptor* es el acortamiento del MTII y alargamiento del MTIV (Porfiri et al., 2011). El extremo distal del metatarsiano II se halla posteriormente desplazado unos 2 centímetros respecto al metatarsiano III. Por otro lado, el extremo distal del MTIV se halla casi a la misma altura que el extremo distal del MTIII. Esta condición no se observa en otros paravianos como *Buitreraptor*, *Neuquenraptor* o eudromaeosaurios como *Deinonychus*. Sin embargo, una condición similar se observa en troodóntidos como *Talos* y *Troodon* (Porfiri et al., 2011) (Figura 86).

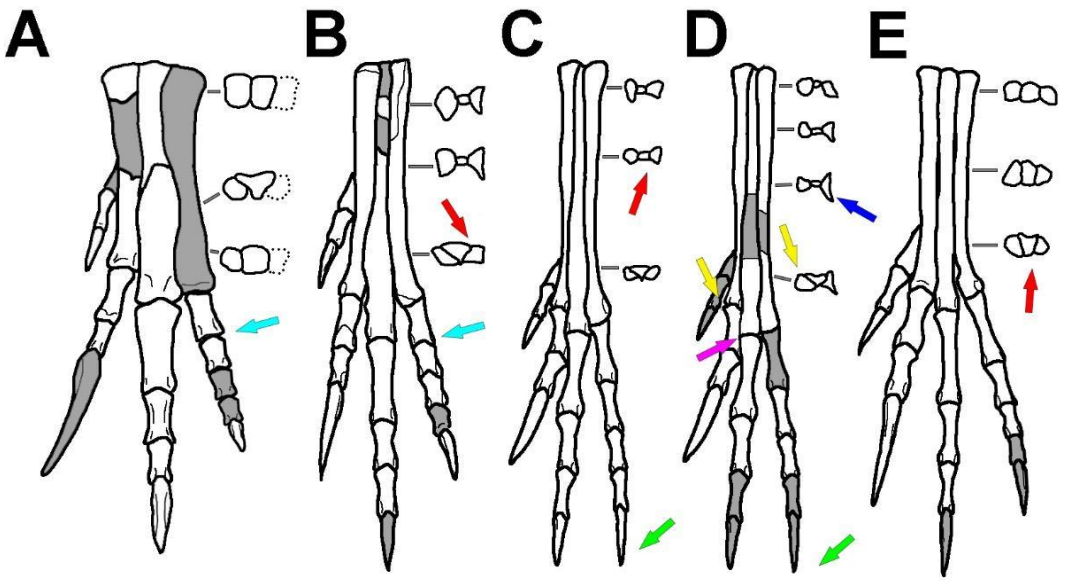

Figura 96. Esquema en vista dorsal de patas de unenlágidos incluyendo *Austroraptor* (**A**), *Neuquenraptor* (**B**), *Buitreraptor* (**C**), *Pamparaptor* (**D**) y *Rahonavis* (**E**). Referencias: las flechas rojas muestran la robustez similar entre el MTII y MTIV; la flecha azul muestra la

cresta plantar bien desarrollada presente en *Pamparaptor*; las flechas amarillas muestran la robustez del MTII y su desplazamiento proximal; la flecha lila muestra el MTIII no ginglimoide de *Pamparaptor*; las flechas celestes muestran las cortas falanges del dígito IV; las flechas verdes muestran la longitud del dígito IV. Imagen no escalada.

Cuando se compara la robustez de los metatarsianos, llama la atención que el MTII es el más robusto del pie, siendo al menos 4 veces más ancho que los metatarsianos III y IV (Tabla S3, S5). A su vez, el MTII de *Pamparaptor* es más corto que el MTIII y MTIV. Ambas condiciones contrastan con lo observado en otros unenlágidos como *Neuquenraptor* y *Buitreraptor* en los cuales el ancho del metatarsiano II es comparable al ancho del metatarsiano IV y el largo proximo-distal del metatarsiano es similar al del MTIV, siendo apenas más corto que el MTIII. En este sentido y como indica Porfiri et al. (2011), *Pamparaptor* se asemeja a los troodóntidos cómo *Talos* y *Troodon* donde el MTII es más corto que el MTIII. Sin embargo, es notable el contraste entre el ancho y la robustez relativos de los metatarsianos de *Pamparaptor* y los troodóntidos. Por ejemplo, en *Pamparaptor*, el MTII es el metatarsiano más robusto, mientras que el ancho de la porción media del MTIV es de apenas un milímetro, contrastando claramente con los troodóntidos en los que el MTIV es el más robusto de los metatarsianos. A su vez, *Pamparaptor* posee el MTII ginglimoide (como otros unenlágidos), mientras que los troodóntidos carecen de esta condición en el MTII. Por último, el MTIII de *Pamparaptor* muestra una condición subarctometatarsal, contrastando con la condición arctometatarsal presente en troodóntidos y donde el eje del MTIII se encuentra reducido en la porción proximal.

Pamparaptor comparte con *Overoraptor* similitudes que no se hallan presentes en otros paravianos australes (*Buitreraptor, Neuquenraptor, Austroraptor, Imperobator, Rahonavis*) incluyendo un MTII robusto, en comparación con el MTIII y un MTIII no ginglimoide (Figura 86).

Una de las características más distintivas de *Pamparaptor* es que la cresta plantar del MTIV se encuentra muy desarrollada ventralmente y a lo largo de toda la extensión del cuerpo del MTIV (Figura 86). Esta cresta, delimita lateralmente el canal flexor, muy profundo, tal como ocurre en otros unenlágidos (e.g. *Buitreraptor*, *Neuquenraptor*). Sin embargo, el desarrollo de la cresta en *Pamparaptor* es notable, y es en proporción más alta respecto al ancho medial (Ancho/Alto: 0,67) cuando se compara con *Neuquenraptor* (An/Al: 0,86). En este sentido, *Pamparaptor* tiene la característica de poseer el MTIV muy comprimido en su porción media del eje, por lo que el metatarsiano IV se representa únicamente por una lámina delgada desde su porción proximal hasta casi la porción distal del cuerpo del MTIV, diferente de la

condición presente en otros paravianos en los cuales la cresta se encuentra extendida únicamente en la porción media del eje (e.g. *Neuquenraptor*) y el cuerpo del MTIV es más robusto y no tiene aspecto laminar.

Cuando se compara la morfología general de la pata de los paravianos pueden distinguirse algunos patrones generales que son diferenciados debido a la sumatoria de características. A continuación, se listan las características:

1) Pie de troodóntidos con las siguientes características: a) condición subarctometatarsal (metatarsiano III comprimido lateralmente); b) el metatarsiano IV es el más robusto; c) el metatarsiano II no ginglimoide; d) margen distal del metatarsiano II desplazado proximalmente; e) MTIV sin cresta plantar.
2) Pie de eudromaeosaurios, microraptores y algunos paravianos como *Rahonavis*: a) metatarsianos III no comprimido lateralmente; b) tamaño y robustez de los metatarsianos similares; c) metatarsiano II ginglimoide; d) margen distal del metatarsiano II a la misma altura que el distal del metatarsiano IV; e) MTIV sin cresta plantar o poco marcada (e.g. *Sinornithosaurus*).
3) Pie de unenlágidos: a) condición subarctometatarsal (metatarsiano III comprimido lateralmente y deprimidos dorsoventralmente); b) MTIII laminar, MTIV y MTII tamaño y robustez similares; c) metatarsiano II ginglimoide; d) margen distal del metatarsiano II variable; e) MTIV con cresta plantar poco o muy marcada.

Cuando se observan en detalle las patas de los unenlágidos se observan algunas diferencias notables y son discutidas y deferenciadas por especies a continuación:

1) Pie de *Buitreraptor*: a) MTIV y MTII tamaño y robustez similares; b) metatarsiano III ginglimoide; d) margen distal del MTII a la misma altura que el distal del MTIV; e) MTIV con cresta plantar poco marcada; f) dígito IV y III de longitud similar.
2) Pie de *Neunquenraptor*: a) MTIV y MTII tamaño y robustez similares; b) metatarsiano III ginglimoide; c) margen distal del MTII a la misma altura que el distal del MTIV; d) MTIV con cresta plantar moderadamente marcada; e) dígito II de mayor longitud que el dígito IV.
3) Pie de *Pamparaptor*: a) MTII más robusto que el MTIV; b) metatarsiano III no ginglimoide; c) margen distal del MTII desplazado proximalmente respecto al MTIV; d) MTIV con cresta plantar muy marcada; e) dígito IV y III de longitud similar.

4) Pie de *Austroraptor*: a) no se puede observar; b) metatarsiano III apenas ginglimoide; c) no se puede observar; d) no se puede observar; e) dígito III de mayor longitud que el dígito IV.
5) Pie de *Rahonavis*: a) MTII similar al MTIV; b) metatarsiano III ginglimoide; c) margen distal del MTII al mismo nivel que el MTIV; d) MTIV sin cresta plantar; e) dígito III más largo que el dígito IV.

La diferencia de los patrones observados en unenlágidos es notable cómo se listó anteriormente y como se puede observar en la Figura 96. Cabe destacar en primer lugar la condición única de *Pamparaptor* con su MTII desplazado proximalmente y robusto y el MTIV laminar formando una cresta plantar muy desarrollada.

Por otra parte, pareciera haber una correlación de tamaño entre la longitud de los dígitos respecto al tamaño de los unenlágidos. Los miembros pequeños (menos a 2 metros de largo) *Pamparaptor* y *Buitreraptor* muestran los dígitos III y IV de similar longitud, siendo incluso el IV más largo (Tabla S3. S5). Por otra parte, *Neuquenraptor* y *Austroraptor* muestran un dígito III más largo (respecto al IV) que se condice con una robustez marcada de las falanges III. Llamativamente, *Rahonavis* muestra la misma condición de *Austroraptor*. A su vez, se observa que la longitud de las falanges IV-1+IV-2 no superan en largo a la longitud de la FIII-1 en *Austroraptor* y *Neuquenraptor*, contrario a la condición de *Buitreraptor*, *Pamparaptor* y *Rahonavis* donde la sumatoria de la longitud de las FIV-1+2 es mayor a la FIII-1. En este sentido, el alargamiento del dígito III y con falanges robustas más largas que el dígito IV podría corresponder a una mesoaxonía con eje en el dígito en *Austroraptor*, *Neuquenraptor*. Para el caso de *Rahonavis* que es el unenlágido más pequeño de todos, recuerda a la mesoaxonía observada en aves donde el dígito III es el más elongado y eje del sostén y con falanges del dígito IV alargadas. Contrariamente, la morfología observada en *Pamparaptor* y *Buitreraptor* sugiere que el eje de sostén o apoyo se ubicaría entre los dígitos III y IV ya que la longitud de ambos dígitos es similar. Por lo tanto, estas diferencias anatómicas en los pies de los unenlágidos responderían a diferentes modos de apoyo del pie. El caso de *Pamparaptor* es singular ya que el MTII es el más robusto y se encuentra desplazado proximalmente mientras que y el MTIV muestra la cresta plantar bien desarrollada. Si bien, el apoyo del pie en éste taxón es incierto, las particularidades notables en su anatomía sugiere que sería diferente al de *Buitreraptor*. Por lo tanto, las diferencias anatómicas de los pies de unenlágidos sugiere una gran variabilidad de patrones morfológicos del pie dentro de un mismo clado lo que recuerda a lo que ocurre en las aves actuales las

cuales muestran una gran disparidad de formas según el hábito de cada una. Estos patrones diferentes podrían estar íntimamente relacionados a diferentes formas de locomoción de los unenlágidos, o incluso en el uso de la garra raptorial del dígito II. Son necesarios estudios morfo-funcionales para dilucidar estos aspectos.

Falanges

Las falanges se preservan articuladas (Porfiri et al., 2011). La falange II-2 se preserva extendida respecto a la falange II-1, contrastando con la falange III-2 que se encuentra levemente flexionada respecto a la falange III-1 (Figura 94, 95). Porfiri y colaboradores (2011), cómo así también Gianechini (2014), indican que se preservaron las falanges IV-2 y IV-3, sin embargo, aquí son consideradas como las falanges IV-1 y IV-2 debido al tamaño y ubicación donde se preservan, así como también por las comparaciones con pies completos de otros unenlágidos como *Neuquenraptor* y *Buitreraptor* (Brissón Egli et al., 2017; Novas et al., 2018; Gianechini et al., 2018).

Falange II-1

La falange II-1 se encuentra en articulación con el metatarsiano II y muestra modificaciones correspondientes a la garra raptorial, presente en troodóntidos, eudromaeosáuridos y microraptores (Gauthier, 1986) (Figuras 94, 95). La FII-1 es más larga que la FII-2.

La FI-1 es alargada y con una constricción medial que termina en dos cóndilos prominentes, de contorno subcircular, y separados por un surco intercondilar profundo. La fosa colateral externa es profunda y circular. En vista dorsal, puede observarse una fosa extensora profunda justo por encima de la constricción (Figuras 94, 95). La cara articular y medial de la FII-1 no es visible. Se observa en vista ventral un canal longitudinal en la superficie ventral, más profundo en la porción proximal del cuerpo (Figuras 94, 95). Este canal flexor se encuentra delimitado medialmente por una cresta suave en la porción más proximal.

Falange II-2

La falange II-2 es más corta que la FII-1 y muestra modificaciones típicas del dígito raptorial presente en los dinosaurios paravianos. Se encuentra en articulación con la FII-1, y está rota en la porción media de los cóndilos (Figuras 94, 95). A su vez, se halla en contacto en su cara medial con la matriz de sedimento lo que impide su observación en vista medial.

El cuerpo de la falange es más alto dorsoventralmente en el margen proximal que en el distal, cuando se observa en vista lateral, y muestra una constricción medial justo antes de los cóndilos.

La FII-2 de *Pamparaptor* muestra una amplia superficie articular proximal, con un desarrollo prominente de la proyección proximoventral que articula ventralmente con los cóndilos de la FII-1. En vista ventral puede observarse que un canal flexor profundo en la superficie ventral de la proyección ventromedial delimitada por dos crestas a sus lados, siendo la cresta o proyección medial más desarrollada que la cresta lateral, tal como ocurre en otros paravianos como *Buitreraptor* y *Neuquenraptor* (Figuras 94, 95). En la cara lateral y en la porción posteroventral del cuerpo, se observa una depresión triangular pequeña.

En vista dorsal puede observarse que la FII-2 es notablemente angosta, en especial a nivel de la constricción medial (Figuras 94, 95). Con respecto a los cóndilos, son circulares en vista lateral (Porfiri et al., 2011) y puede observarse que las fosas colaterales son suaves, poco profundas y se encuentran desplazadas dorsalmente. Este desplazamiento dorsal hace que las fosas se acerquen una con la otra, separándose únicamente por una pared delgada de hueso, como puede observarse en vista dorsal (Figuras 94, 95).

Falange II-3 (ungueal)

Este elemento se halla en articulación con la FII-2. Aunque no se preserva el extremo distal del hueso, puede estimarse que es más larga que la FII-2 y que la FII-1 (Figura 94, 95). Sus caras visibles están levemente erosionadas, mientras que la cara medial está aún cubierta con sedimento La falange ungueal del dígito II muestra las modificaciones típicas de la garra raptorial de los paravianos. Es comprimida lateralmente con una curvatura ventral bien marcada. La superficie articular es dorsoventralmente alta y posee dorsalmente un pequeño

labio próximodorsal. En la porción ventral y proximal existe un tubérculo flexor bien desarrollado.

La cara ventral de la falange ungueal muestra un margen afilado que se encuentra levemente desplazado medialmente. Con respecto a la cara lateral expuesta, muestra un surco longitudinal que se extiende desde el punto medio de la cara proximal hasta la punta dorsoanterior de la porción preservada de la falange.

Falange III-1

Se preserva la primera falange del dígito III de *Pamparaptor* en articulación con el metatarsiano III. Esta falange es la más larga preservada. El extremo proximal se encuentra pobremente preservado y carece de la porción postero-lateral del cuerpo (Figuras 94, 95).

La falange es notablemente alargada y angosta, siendo más alta dorsoventralmente que ancha transversalmente. El extremo proximal es apenas más alto que el extremo distal y la constricción de la porción media en la FIII-1 no es tan marcada como en las falanges del dígito II (Figuras 94, 95). En vista dorsal puede observarse una fosa extensora profunda.

Distalmente, los cóndilos se encuentran cubiertos por sedimento, de modo que no puede documentarse la existencia de surco intercondilar. En vista lateral, se observa el cóndilo lateral de contorno circular con una suave fosa lateral ubicada en el centro del círculo (Figuras 94, 95).

Falange III-2

La segunda falange del dígito III de *Pamparaptor* es elongada y grácil, tal como la primera falange del mismo dígito. Es más corta que la FIII-1, FII-1 y la FII-2. Este elemento carece de la porción proximal dorsal (Figuras 94, 95). Es un elemento comprimido transversalmente, más alto que ancho. La porción de la cara articular proximal no se puede apreciar, aunque puede estimarse que es del mismo alto que la porción más alta distal. El cuerpo de la falange es tubular, y termina distalmente en dos cóndilos que se encuentran cubiertos por sedimento por lo que no se puede observar el surco intercondilar. En vista lateral puede observarse que el cóndilo es circular y posee una fosa colateral bien profunda y amplia ubicada en el centro del círculo (Figuras 94, 95).

Falange IV-1

Se preserva el extremo distal de la FIV-1 de *Pamparaptor*. Esta falange se encuentra ubicada próximo al extremo distal del MTIV, por lo que dicho hueso es considerado aquí como la FIV-1 (contra Porfiri et al., 2011; Gianechini, 2014). Este elemento está representado únicamente por la porción distal la cual muestra un cuerpo comprimido transversalmente, cuyo ancho es similar a la FIII-1 pero distinto de las falanges del dígito IV de otros paravianos (condición "block-like" o en "forma de bloque" descripta para *Deinonychus;* Ostrom, 1969) (Figuras 94, 95). Los cóndilos se encuentran en articulación con la FIV-1 por lo que no se puede dilucidar la profundidad del surco intercondilar. En vista lateral, los cóndilos son circulares y poseen una pequeña y profunda fosa colateral.

Falange IV-2

Se halló la porción proximal de la FIV-2 de *Pamparaptor* y se encuentra en articulación con la FIV-1 (contra Porfiri et al., 2011). Únicamente preserva la cara articular, la cual es alta dorsoventralmente y tal como ocurre con la FIV-1, este elemento es comprimido transversalmente (Figuras 94, 95).

Comparaciones de las falanges del pie

Las falanges del dígito II de *Pamparaptor* muestran similitudes con otros paravianos del hemisferio sur. La FII-1 muestra una fuerte constricción dorsoventral justo detrás de los cóndilos distales. Esto se asemeja a lo observado en *Buitreraptor, Austroraptor* y *Rahonavis*. En vista dorsal la FII-1 es más ancha que la FIII-1, tal como ocurre con *Rahonavis y Overoraptor*, pero distinto de *Austroraptor* y *Neuquenraptor* en los cuales se observa la condición contraria. Por otro lado, la FII-1 muestra un canal ventral que se encuentra delimitado medialmente por una cresta longitudinal, condición que se observa también en *Rahonavis*, *Neuquenraptor* y en menor medida en *Austroraptor*.

Es notable el alargamiento de las falanges del dígito III de *Pamparaptor*, las cuales poseen una relación entre el ancho y el largo (Tabla S3, S5) que es similar a la de algunos unenlágidos pequeños o de tamaño medio (e.g. *Buitreraptor*, *Rahonavis*, *Neuquenraptor*), pero distintos a los de paravianos de gran tamaño (e.g. *Imperobator*, *Austroraptor*). A su vez,

las falanges del dígito III de *Pamparaptor* recuerdan a *Rahonavis* y *Buitreraptor* en su morfología general, ya que son elementos alargados, con el mismo ancho transversal que la altura dorsoventral. En este sentido, contrastan con *Austroraptor* e *Imperobator* los cuales poseen falanges del dígito III notablemente más anchas que altas.

Con respecto a los escasos restos de las falanges del dígito IV muestran que se tratan de elementos comprimidos transversalmente, tal como ocurre en algunos paravianos de tamaño medio a pequeño como *Buitreraptor, Rahonavis, Neuquenraptor* y *Anchiornis*, mientras que contrasta con la condición más robusta y ancha del cuerpo de las falanges del dígito IV de paravianos como *Austroraptor* y *Deinonychus*.

Conclusiones

Se describieron los materiales hallados de *Pamparaptor micros* brindando nueva información y figuras detalladas de los materiales que se suma a la presentada por autores previos (Porfiri et al., 2011; Gianechini y Apesteguía, 2011; Gianechini, 2014). Además, se describieron por primera vez los elementos de la porción posterior de la mandíbula derecha (angular, surangular y prearticular), como así también posibles restos del miembro anterior (radio y ulna) que no fueron tratados por autores previos.

La descripción de la porción posterior de la mandíbula arrojó importantes observaciones anatómicas con importancia filogenética. Por ejemplo, el surangular de *Pamparaptor* muestra particularidades como la ausencia de un foramen surangular ausente en otros unenlágidos como *Austroraptor* y *Buitreraptor*, y diferenciándose de otros paravianos donde el surangular posee uno o dos forámenes.

El miembro posterior representado por los metatarsianos y falanges permitieron realizar comparaciones con otros paravianos y en especial con unenlágidos, mostrando morfotipos pedales con características particulares que se hallan representados en cada subclado de paravianos o incluso morfotipos pedales variables dentro de la familia Unenlagiidae.

<u>CAPÍTULO 7</u>: Osteología de *Overoraptor chimentoi* Motta, Agnolín, Brissón Egli y Novas 2020

Recientemente se dio a conocer un nuevo dinosaurio paraviano del Cretácico Superior de Patagonia bautizado como *Overoraptor chimentoi* (Motta et al., 2020). Este paraviano fue hallado en rocas de la Formación Huincul (Cenomaniano-Turoniano; Garrido, 2010) de la provincia de Río Negro, Argentina. Corresponde a un pequeño dinosaurio de no más de 2 metros de largo, que presenta características típicas de los paravianos como la modificación "raptorial" del dígito II de la pata. Este animal presenta similitudes con otros dinosaurios paravianos del hemisferio sur, en especial con *Rahonavis ostromi* por lo que los autores originales propusieron que se encontraban cercanamente emparentados formando un clado (Motta et al., 2020). La publicación original de *Overoraptor* ofrece una descripción preliminar de los elementos, por lo que a continuación se busca realizar una descripción detallada de los huesos hallados de este animal. A la descripción original se suman algunos elementos nuevos hallados en el mismo sitio, y que fueron preparados recientemente.

Sistemática Paleontológica

DINOSAURIA Owen, 1842

SAURISCHIA Seeley, 1888

THEROPODA Marsh, 1881

MANIRAPTORA Gauthier, 1986

PARAVES Sereno, 1997

***Overoraptor chimentoi* Motta, Agnolín, Brissón Egli y Novas 2020**

Holotipo. MPCA- Pv 805, este espécimen incluye 3 vértebras caudales, dos arcos hemales, escápula derecha, ulna derecha, metacarpiano I derecho, porción distal de la falange derecha I-1, ungueal derecha de los dedos I y II, fragmento de ilion derecho, pubis izquierdo incompleto, metatarsiano derecho e izquierdo II. Extremo distal de los metatarsianos derecho e izquierdo III, falanges pedales izquierdas I-1. Falanges pedales izquierdas II-2, y ungueales pedales izquierdos de los dedos I y II.

Ejemplar referido. MPCA- Pv 818, también se encontró un espécimen pequeño y fragmentario en el mismo lecho que el holotipo. Está representado por la porción distal de la falange manual derecha I-1, la falange manual derecha III-2, el fragmento de ilion izquierdo, el fragmento de pubis derecho, el metatarsiano derecho II, la falange pedal izquierda II-1 y la falange pedal derecha III-1.

Localidad y Horizonte. El holotipo (MPCA- Pv 805) y espécimen referido (MPCA- Pv 818) de *Overoraptor chimentoi* fueron hallados en el Campo Violante (39°23'52. 37”S , 68°37'4.30”W) donde se encuentra ampliamente expuesta la Formación Huincul (Cenomaniano medio-Turoniano temprano; Garrido, 2010). El campo está ubicado al sureste del lago Ezequiel Ramos- Mexía, al noroeste de la provincia de Río Negro, Argentina (Fig. 1). La Formación Huincul está compuesta por areniscas amarillentas y verdosas de grano fino a medio que en ocasiones pueden ser tobáceas (Leanza et al., 2004). Dentro del área de estudio, esta unidad estratigráfica ha sido caracterizada por Garrido (2010) como representativa de un sistema fluvial de alta sinuosidad que va disminuyendo su sinuosidad. En general, las condiciones climáticas fueron cálidas con un fuerte régimen estacional (Garrido, 2010; Sanchez et al., 2008). Como se mencionó anteriormente, el contenido fósil es muy diverso. Se han reportado troncos silicificados de cícadas y coníferas (Leguizamón y Garrido, 2000), este último grupo representado por las Araucariaceae y Cupressaceae (Martinez, 2008, 2009b), y algunas angiospermas basales (ie, Magnoliophyta; Martinez, 2009a,b). Los restos de vertebrados consisten en tortugas, cocodrilos y peces, incluidos dipnoos y Lepisosteiformes. *cf. Lepidotes* sp. (Garrido, 2010; Apesteguía et al., 2007; Motta et al., 2018). El Eilenodontinae esfenodonte *Patagosphenos watuku* también procedía de estos lechos (Gentil et al., 2019). El registro de dinosaurios en la Formacion Huincul es extenso e incluye saurópodos como titanosáuridos y rebbachisáuridos (Bonaparte y Coria, 1993; Gallina y Apesteguía, 2005) y algunos pocos materiales aislados de ornitópodos (Motta et al., 2018). Los terópodos están bien representados, incluyendo carcharodontosáuridos de gran tamaño (*Mapusaurus rosae, Taurovenator violentai, Meraxes gigas*; Coria y Currie 2006, Motta et al. 2016; Canale et al., 2022), abelisaurios de distintos tamaños (*Ilokelesia aguadagrandensis; Skorpiovenator bustingorryi, Huinculsaurus montesi*, *Tralkasaurus cuyí*; Coria y Salgado, 2000; Canale et al. 2009, Baiano et al. 2020, Cerroni et al. 2020) y megaraptores de tamaño mediano (*Gualicho shinyae; Aoniraptor libertatem*; Apesteguia et al. 2016, Motta et al. 2016).

Diagnosis. *Overoraptor se* diferencia de otros dinosaurios paravianos en la siguiente combinación única de rasgos (la autapomorfia se expresa con un asterisco): vértebras caudales posteriores con crestas longitudinales agudas a lo largo del centro vertebral; hoja escapular medialmente curvada*; escápula con proceso de acromion reducido*; Ulna con cótilo radial convexo; metacarpiano I con una extensa cresta medioventral*; metatarsiano II con cresta longitudinal medioventral terminando en una protuberancia distal*; metatarsiano III no ginglimoide; Cóndilos distales de la falange pedal II-2 reducidos dorsalmente, sin superficie articular dorsal; fosas colaterales de la falange pedal II-2 desplazadas dorsalmente de forma significativa.

Descripción

Esqueleto axial

Únicamente se recuperaron vértebras caudales y arcos hemales aislados del holotipo de *Overoraptor* (Motta et al., 2020). Estos elementos han sido mencionados por autores previos (Motta et al., 2016; 2020) y son descriptos y figurados en detalle a continuación.

Vértebras caudales

Se recuperaron tres vértebras caudales de *Overoraptor* del ejemplar holotipo (MPCA- Pv 805). Corresponden a una vértebra caudal anterior y dos vertebras medias a posteriores.

La vértebra caudal anterior sólo carece del arco neural y del proceso transverso derecho (Figura 97). Este elemento es transversalmente angosto y tiene el proceso transverso bien desarrollado, asemejándose a la condición presente en la mayoría de las vértebras caudales anteriores de *Velociraptor* y *Unenlagia.* (Norel y Makovicky, 1997; Novas y Puerta, 1997). El centro caudal es deprimido, mostrando su superficie articular anterior y posterior dorsoventralmente estrecha. En vista ventral, el centro caudal tiene un contorno subcuadrangular, diferente de las vértebras posteriores alargadas del mismo taxón (Figura 97). Además, muestra un surco longitudinal poco profundo en la línea media. En vista lateral se observa que la porción posterior se ubica ventralmente respecto a la porción anterior, conformando un contorno en forma de paralelogramo (Figura 97). A su vez, en vista lateral,

el centro caudal anterior tiene una relación longitud anteroposterior/altura dorsoventral (L/H) de aproximadamente 3 (Figura 97).

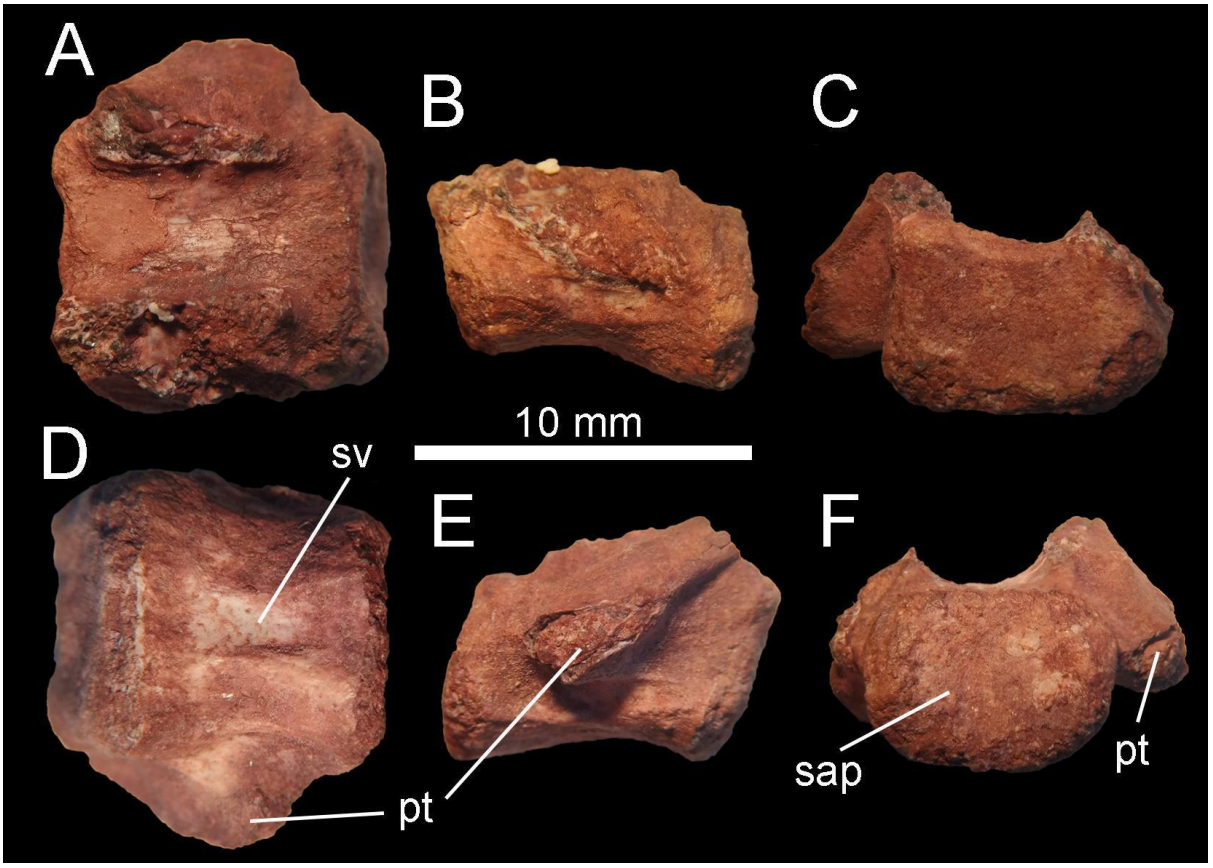

Figure 97. Vértebra caudal anterior de *Overoraptor chimentoi* (MPCA-Pv 805) en vistas dorsal (**A**), lateral izquierda (**B**), anterior (**C**), ventral (**D**) lateral derecho (**E**) y posterior (**F**). Abreviaturas: **pt**, proceso transverso; **sap**, superficie articular posterior; **sv**, surco ventral.

Se conservaron dos vértebras caudales medias a posteriores del ejemplar holotipo (MPCA-Pv 805). Son notablemente más elongadas anteroposteriormente respecto a la vértebra caudal anterior preservada (Figura 98) ya que el centro caudal tiene una relación de longitud anteroposterior/altura dorsoventral (L/H) de alrededor de 5. Estas vértebras tienen el proceso transverso y la espina neural reducida a crestas que indican una posición media a posterior a lo largo de la serie caudal. Los centros caudales son alargados y tienen la típica superficie articular en "forma de caja" presente en la mayoría de los paravianos ("box"-like, Ostrom, 1969). Solo una vértebra media a posterior conserva las prezigapofisis (Figura 98). Las prezigapófisis son pequeñas y están dirigidas anterodorsalmente. No se conservan postzigapófisis en ninguna vértebra caudal.

El rasgo más distintivo del centro caudal es la presencia de crestas longitudinales agudas a lo largo de la cara ventral y lateral (Figura 98). Estas crestas delimitan un surco longitudinal poco profundo que conforma un sistema de surcos y crestas (Motta et al., 2018). Una cresta prominente ubicada longitudinalmente está presente en ambas superficies laterales. Otra cresta está presente en la superficie ventral de las vértebras. Las crestas laterales y ventrales delimitan profundos surcos longitudinales. Además, de estas crestas laterales y surcos, puede observarse el proceso transverso que se encuentra reducido a una cresta, que a su vez delimita a otro surco poco profundo que se encuentra ubicado entre el proceso transverso y la cresta superior lateral (Figura 98).

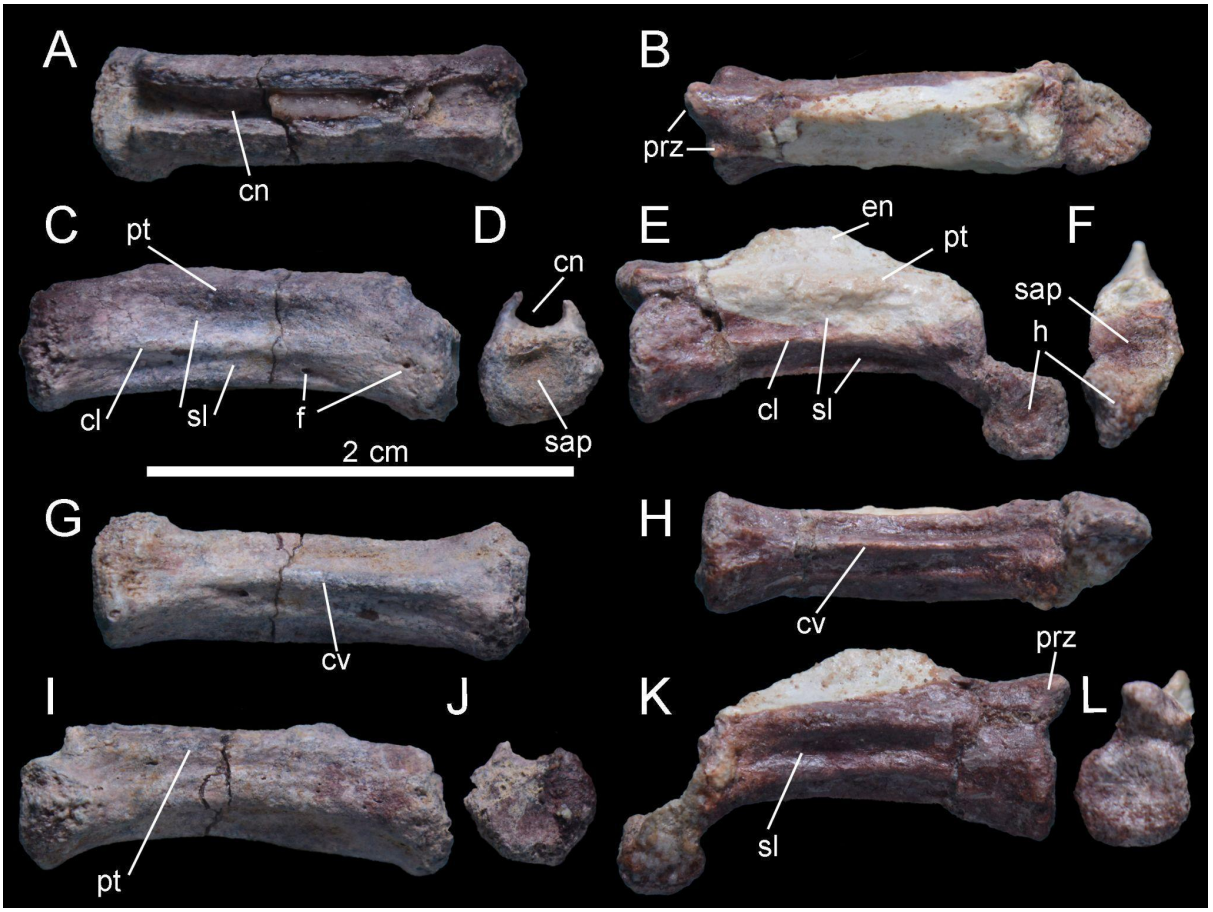

Figure 98. Vértebras caudales medias de *Overoraptor chimentoi* (MPCA-Pv 805) en vistas dorsal (**A, B**), lateral izquierda (**C**, **E**), posterior (**D, F**), ventral (**G, H**) lateral derecho (**I, K**) y anterior (**J, L**). Abreviaturas: **cl,** cresta lateral; **cn**, canal neural; **cv**, cresta ventral; **en**, espina neural; **f**, forámen; **h**, haemal; **pt**, proceso transverso; **prz**, prezigapófisis; **sap**, superficie articular posterior; **sl**, surco lateral, **sv**, surco ventral.

Comparaciones de las vértebras caudales

La vértebra caudal anterior de *Overoraptor* muestra características similares a *Unenlagia*. El centro vertebral es deprimido, más largo anteroposteriormente que alto dorsoventralmente cuando se observa en vista lateral como ocurre en la primera vértebra caudal de *Unenlagia* y en la segunda vértebra caudal de *Velociraptor* (Norell y Makovicky, 1997; 1999; Novas et al., 2021). Sin embargo, la vértebra caudal anterior de *Overoraptor* es notablemente ancha transversalmente tal como ocurre en *Unenlagia* y contrastando con *Velociraptor* donde la vértebra es proporcionalmente respecto al alto más angosta.

Las vértebras caudales medio-posteriores de *Overoraptor* muestran similitudes con otros paravianos gondwanicos. Entre estas similitudes se encuentra la presencia de un sistema de crestas y surcos laterales bien desarrollados y ubicados en el centro vertebral de las vértebras medias y posteriores anteriores. Esta característica se encuentra presente en *Rahonavis* y en menor grado de desarrollo en otros paravianos como *Buitreraptor*, *Archaeopteryx* y *Anchiornis* (Motta et al., 2018). Estas crestas podrían tratarse de inserciones musculares relacionadas a los músculos axiales ventrales de la cola, o también podría relacionarse a la musculatura asociada a las plumas rectrices o timoneras que se encuentran bien desarrolladas en los paravianos basales (Motta et al., 2018).

Arco hemal

Solo se conservó el arco hemal anterior completo y el arco hemal posterior fragmentario del espécimen holotipo (Figura 99). El arco hemal anterior es dorsoventralmente alargado y recto como los arcos hemales anteriores de los paravianos. La superficie articular proximal de este arco hemal no está en contacto entre sí y es subcircular en vista proximal (Figura 99). El eje muestra una pequeña expansión anterodistal de la porción distal, la cual recuerda a la expansión que ocurre en los arcos hemales de transición de muchos paravianos (Ostrom, 1969; Motta et al., 2018). Estos se ubican en las vértebras intermedias entre los arcos hemales largos con forma de varilla (los anteriores) y los arcos hemales con forma de "bote" ("boat"-shaped Ostrom, 1969; los arcos medios a posteriores).

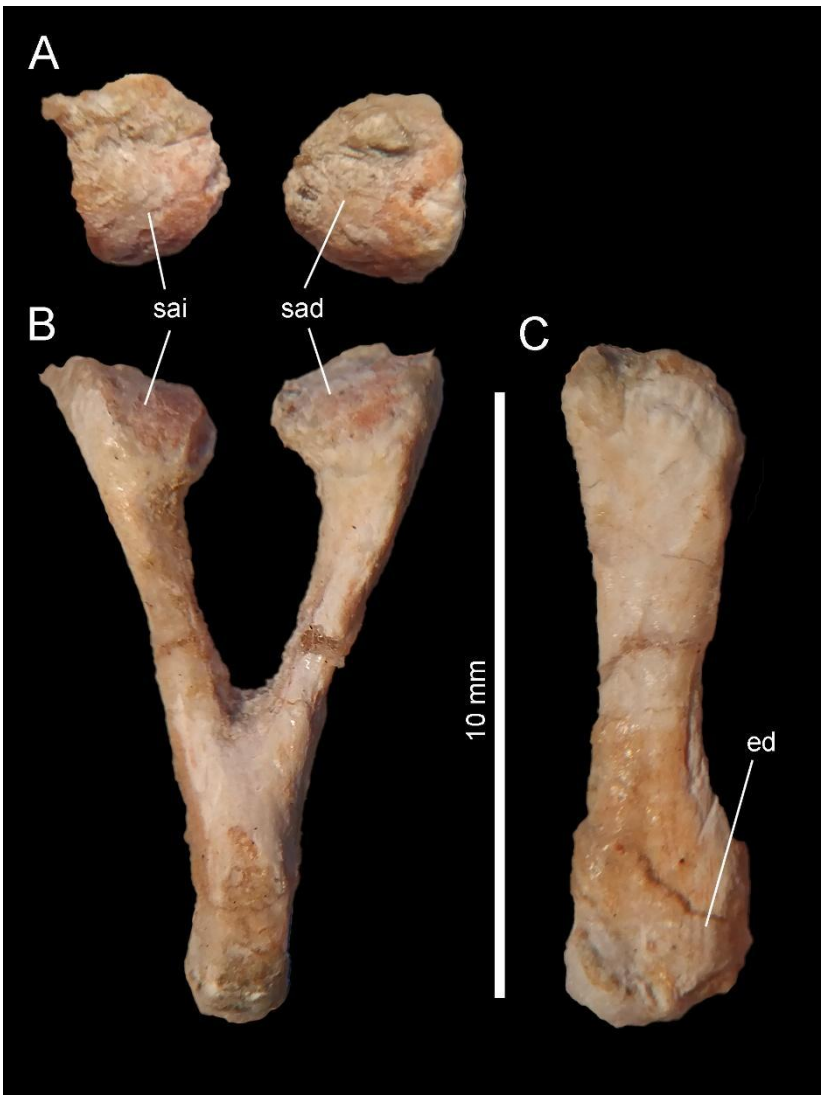

Figure 99. Arco hemal de *Overoraptor chimentoi* (MPCA-Pv 805) en vistas proximal (**A**), posterior (**B**) y lateral izquierda (**C**). Abreviaturas: **ed,** extensión distal; **sai**, superficie articular izquierda; **sad**, superficie articular derecha.

El arco hemal posterior está pobremente preservado, y se encuentra en asociación con el ventro caudal posterior. Este arco posee forma de "bote" como los arcos hemales medios a posteriores presentes en otros paravianos (Ostrom, 1969; Motta et al., 2018).

Esqueleto apendicular

Se hallaron restos de cintura pectoral, miembro anterior, cintura pélvica y miembro posterior. Si bien son escasos, los elementos apendiculares presentan particularidades únicas de este taxón.

Cintura pectoral

Escápula

Se conservó la escápula derecha del ejemplar holotipo (MPCA-Pv 805) casi completa. La hoja escapular es alargada, estrecha y dibuja un margen elíptico en sección transversal (Figura 100). La punta distal de la hoja escapular está rota, pero se puede inferir que se estrecha distalmente porque el margen lateral y medial de la escápula tiende a estrecharse. Esto indica que la escápula es anteroposteriormente corta, y representa un 50% por ciento el largo total de la ulna (Tabla S4, S5).

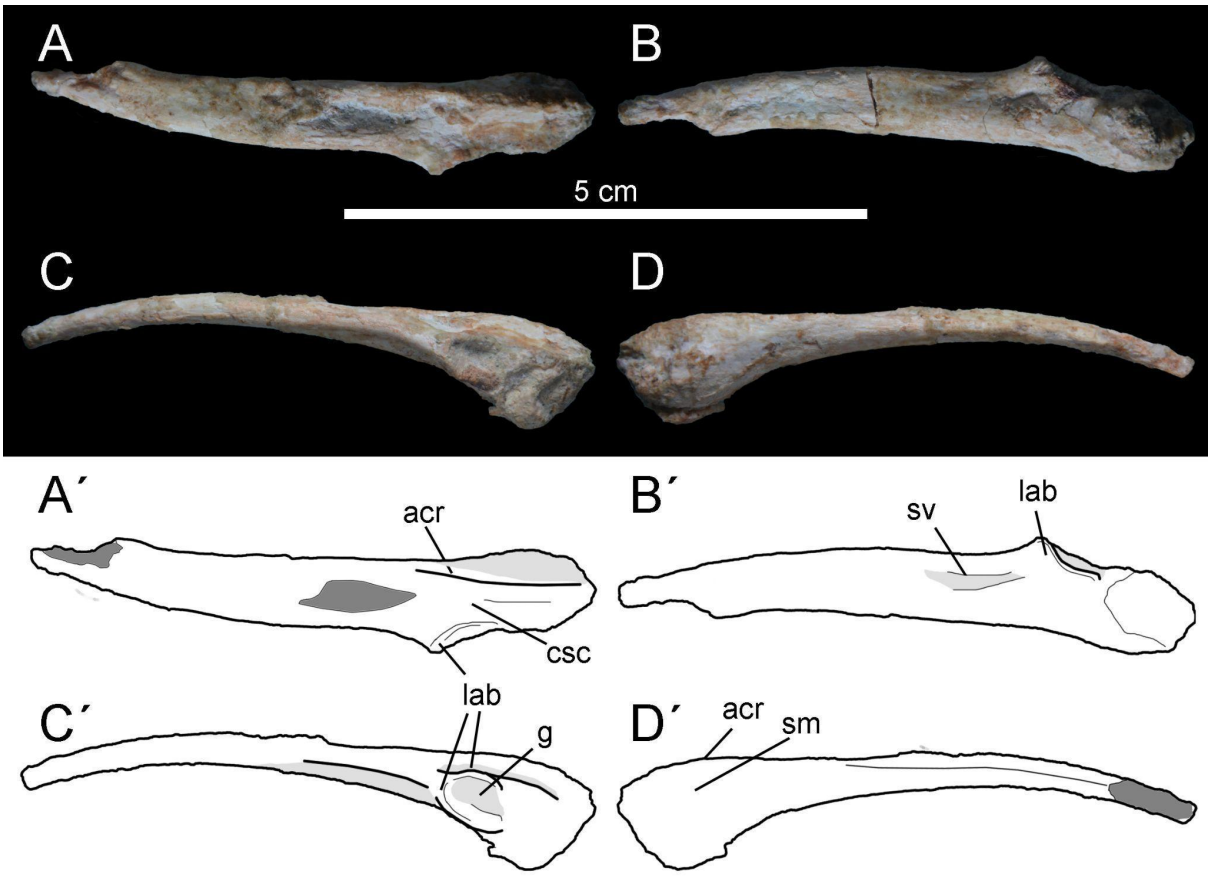

Figura 100. Escápula derecha de *Overoraptor chimentoi* (MPCA-Pv 805) en vistas dorsal (**A**), ventral (**B**), lateral (**C**) y medial (**D**). Abreviaturas: **acr**, proceso acromial; **csc**, canal del supracoracoides; **g**, glenoides; **lab**, labios de la glenoides; **sm**, superficie medial; **sv**, surco ventral.

En la superficie ventral, la hoja escapular muestra un surco longitudinal poco profundo que se extiende hasta la porción distal de la hoja escapular (Figura 100). No se encontró ningún signo de estructuras como crestas o inserción de músculos rugosos a lo largo del elemento. En la superficie ventral de la hoja escapular existe un surco, adyacente a los bordes de la cavidad glenoidea, que corresponde a una porción colapsada del elemento.

Una particularidad de la hoja escapular de *Overoraptor* es la hoja curvada medialmente cuando se observa en vista dorsal (Figura 100). Esta condición difiere marcadamente con otros paravianos como *Buitreraptor*, *Deinonychus* y *Bambiraptor.* en donde la hoja escapular se curva lateroventralmente. Por estos motivos la curvatura medial de la escápula se considerada un rasgo autapomórfico de *Overoraptor* (Motta et al., 2020).

La fosa glenoidea tiene un contorno subovalado y es anteroposteriormente más larga que dorsoventralmente ancha cuando se observa en una vista articular (Figura 100). La fosa es profunda, limitada posterior, dorsal y ventralmente por los labios escapulares que dibujan un contorno elíptico en vista lateral. A su vez la porción anterior de la fosa glenoidea que contacta con la porción correspondiente al coracoides es pequeña, lo que indicaría que la fosa glenoidea está conformada casi en su totalidad por la porción escapular, mientras que la contribución coracoides a la fosa sería pequeña (Motta et al., 2020). Esta particular morfología de la fosa glenoides de la escápula contrasta con el *Buitreraptor* y *Unenlagia* donde esta fosa tiene labios poco desarrollados (Novas y Puerta 1997; Makovicky et al., 2005). Debido a la curvatura medial de la hoja escapular, es imposible que la fosa glenoidea mire dorso-lateralmente cuando se articule con el tórax. Es probable que sea anatómicamente correcto que esté orientada lateralmente a ventro-lateralmente en el cuerpo.

Otra particularidad de la escápula de *Overoraptor* es el acromion poco desarrollado (Motta et al., 2020). El proceso del acromion se proyecta anteriormente más allá del margen anterior de la cavidad glenoidea. El margen dorsal del proceso del acromion de *Overoraptor* está representado por una cresta longitudinal proyectada dorsalmente, mientras que el margen medial no se proyecta más allá del margen medial de la lámina escapular (Figura 100). La

cresta acromial dorsal corre a lo largo del margen lateral de la porción anterior de la escápula y delimita medialmente una superficie plana. La superficie ancha medial probablemente representa el contacto con la caja torácica o con la fúrcula. Entre el acromion y la fosa glenoidea se delimita un surco longitudinal correspondiente al canal del *m. supracoracoides* observado en otros paravianos (e.g. *Buitreraptor, Velociraptor*, Norell y Makovicky, 1997; Novas et al., 2020).

Comparaciones de la escápula

La escápula de *Overoraptor* muestra algunas particularidades que se destacan dentro de las morfologías observadas en otros paravianos, siendo algunas de ellas ya mencionadas por Motta et al. (2020).

En primer lugar, es notable el tamaño de la escápula que muestra una hoja escapular proporcionalmente grácil cuando se compara su alto dorsoventral con su ancho transversal. En este sentido, en corte transversal la escápula de *Overoraptor* es elíptica, y se diferencia a la hoja escapular de *Buitreraptor* y *Unenlagia* donde se observa un contorno más bien deprimido y ancho, debido al mayor ancho transversal respecto al alto dorsoventral. Por otro lado, es notable que la hoja escapular de *Overoraptor* es corta cuando se compara con otros elementos del esqueleto como la ulna (52%). Si bien el extremo distal de la escápula está roto, se puede estimar que el eje continuaría unos pocos centímetros más debido a que la parte más distal preservada es notablemente comprimida, grácil y que los márgenes lateral y medial se hallan casi en contacto. La condición de hoja escapular corta se asemeja a aves basales como *Archaeopteryx*, y se diferencia de otros paravianos como *Deinonychus* que posee una escápula notablemente larga cuando se compara con la ulna u otros elementos del brazo como el húmero.

Un carácter autapomórfico de *Overoraptor* es la curvatura medial de la hoja escapular cuando se observa el material en vista dorsal. Esta curvatura es notable, y se diferencia a la típica curvatura lateral presente en la mayoría de paravianos como *Buitreraptor*, *Unenlagia, Bambiraptor, Deinonychus,* y *Archaeopteryx* (Ostrom, 1969; Novas y Puerta, 1997; Burnham, 2004; Novas et al., 2018; 2021; Kundrát et al., 2019) (Figura 101). En el caso del paraviano malgache *Rahonavis*, se observa una leve curvatura medial de la escápula, seguida de una curvatura lateral, lo que recuerda en algún aspecto a *Overoraptor*, sin embargo, en este último

la curvatura es notablemente más fuerte y no se curva lateralmente en su porción distal. La curvatura medial de la hoja escapular hace que la posición natural, es decir, en articulación con la caja toráxica, sea incierta y que a su vez tendría relevancia a la hora de orientar la apertura de la fosa glenoides. Se proponen dos posibilidades: 1) en caso de que la hoja se apoye sobre el margen lateral de las costillas, la fosa glenoides abriría ventralmente, 2) mientras que si se apoya en la superficie dorso-lateral de las costillas la fosa glenoides abriría latero-ventralmente. Esto contrastaría con *Unenlagia* y *Buitreraptor* donde la fosa glenoides abre lateral o latero-ventralmente debido a que la fosa glenoides se halla cercanamente alineada a la cara dorsal de la hoja escapular (Novas et al., 2018; 2021; Agnolín et al., 2019; *contra* Novas y Puerta, 1997). Por otro lado, *Rahonavis* muestra una condición similar a *Overoraptor* debido a que la fosa glenoides es casi perpendicular respecto a la cara ventral de la hoja por lo que su apertura apunta ventralmente (Forster et al., 2020). En otros paravianos basales, se ha propuesto que la fosa glenoides apunta latero-ventralmente incluyendo *Liaoningvenator, Xiaotingia* y *Archaeopteryx* (Xu et al., 2011; Shen et al., 2017; Kundrát et al., 2019) (Figura 101). Estas diferencias en la dirección de apertura de la fosa glenoides puede deberse a los diferentes criterios seguidos por los autores para describir la posición de la escápula por lo que debería tomarse precaución a la hora de utilizar este carácter como significativo para la filogenia de paravianos.

Otro carácter notable de la fosa glenoides de *Overoraptor* es la morfología de la misma la cual tiene forma de "copa" cuando se observa en vista lateral (Motta et al., 2020). Esto se debe a que los labios de la fosa glenoides se encuentran bien desarrollados lateralmente. A su vez, los labios dorsal y ventral tienden a cerrar la cavidad anteriormente. Esta característica ha sido observada en algunos ejemplares de *Jeholornis* y *Archaeopteryx* (Wellnhofer, 2009; Lefèvre et al, 2014; Rauhut et al., 2018; Kundrát et al., 2019) y en *Rahonavis* (Forster et al., 2020) y contrasta claramente con *Buitreraptor*, *Unenlagia* donde los labios de la fosa glenoides se encuentran pobremente desarrollados (Figura 101). Por otra parte, es notable que los labios tienden a cerrar anteriormente la porción escapular de la fosa glenoides, por lo que indicaría que la porción coracoidal de la fosa es más pequeña. Esta condición es derivada de aves (Gauthier, 1986) y se encuentra presente en *Rahonavis* y en menor medida en *Archaeopteryx* (Forster et al., 2020; Kundrát et al., 2019).

Una similitud entre *Overoraptor* y otros paravianos gondwánicos como *Buitreraptor* y *Unenlagia* es la robustez de la porción anterior de la escápula respecto a la hoja escapular. En

este sentido, la porción del cuerpo de la escápula que soporta al acromion es robusta, y muestra una cara medial plana bien extendida dorsoventralmente. Esto contrasta con *Rahonavis*, donde puede observarse que la porción anterior de la escápula es deprimida, y posee una cara interna que apunta lateroventralmente (Forster et al, 2020).

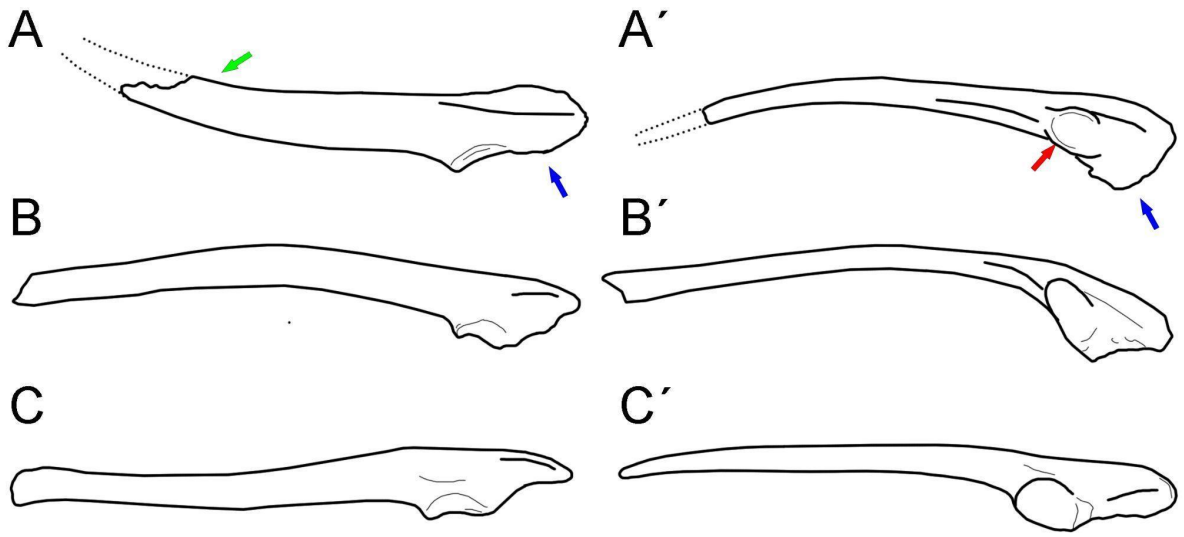

Figura 101. Dibujos interpretativos de la escápula de paravianos selectos incluyendo *Overoraptor* (**A**), *Unenlagia* (**B**) y *Rahonavis* (**C**) en vista dorsal (A-C, con la cara plana superior de la hoja escapular dirigida dorsalmente) y lateral (A´-C´, con la cara articular de la fosa glenoides apuntando lateralmente). Referencias: la flecha verde indica la curvatura medial de la hoja escapular; la flecha azul indica el engrosamiento de la porción anterior de la escápula; y la flecha roja indica los labios de la fosa glenoides bien desarrollados y formando una "copa".

Un rasgo considerado autapomórfico de *Overoraptor* por Motta et al. (2020) es la presencia de un acromion notablemente reducido. El acromion se encuentra representado apenas por una cresta dorsal que se extiende sobre el margen dorsolateral. En la mayoría de paravianos cómo *Unenlagia, Buitreraptor, Rahonavis* y *Anchiornis* (Novas y Puerta 1997; Makovicky et al. 2005; Gianechini et al. 2018; Forster et al. 1998; 2020, Pei et al. 2017a el acromion es un proceso laminar que se proyecta en general de forma triangular cuando se observa en vista lateral y que se extiende dorsal, anterior o dorsoanteriormente (Figura 101). En algunos paravianos como *Bambiraptor, Sinornithosaurus* y *Jeholornis* (Burnham et al., 2000; Burnham, 2004; Xu et al. 1999; Zhou y Zhang 2003a) el acromion es de contorno triangular y

se expande medialmente observándose claramente en vista dorsal. Para el caso de *Archaeopteryx*, algunos especímenes como el espécimen número 12 muestra un acromion elongado anteroposteriormente y expandido medialmente (Rauhut et al., 2019) mientras que otros especímenes, como por ejemplo el espécimen de Thermopolis y *Archaeopteryx albersdoerferi* (Mayr et al., 2007; Kundrát et al., 2019) muestran un acromion corto anteroposteriormente y expandido medialmente a dorsomedialmente.

En resumen, la escápula de *Overoraptor* muestra rasgos particulares como el acromion representado por una cresta y una curvatura medial de la hoja escapular. A su vez muestra semejanzas con *Rahonavis* en cuanto al desarrollo y forma de la fosa glenoides, como así también la orientación ventrolateral de la misma.

Miembro anterior

Ulna

Se halló la ulna derecha de *Overoraptor chimentoi* (Figura 102). Se encuentra bien preservada ya que solo le falta la porción distal y el cótilo proximal medial.

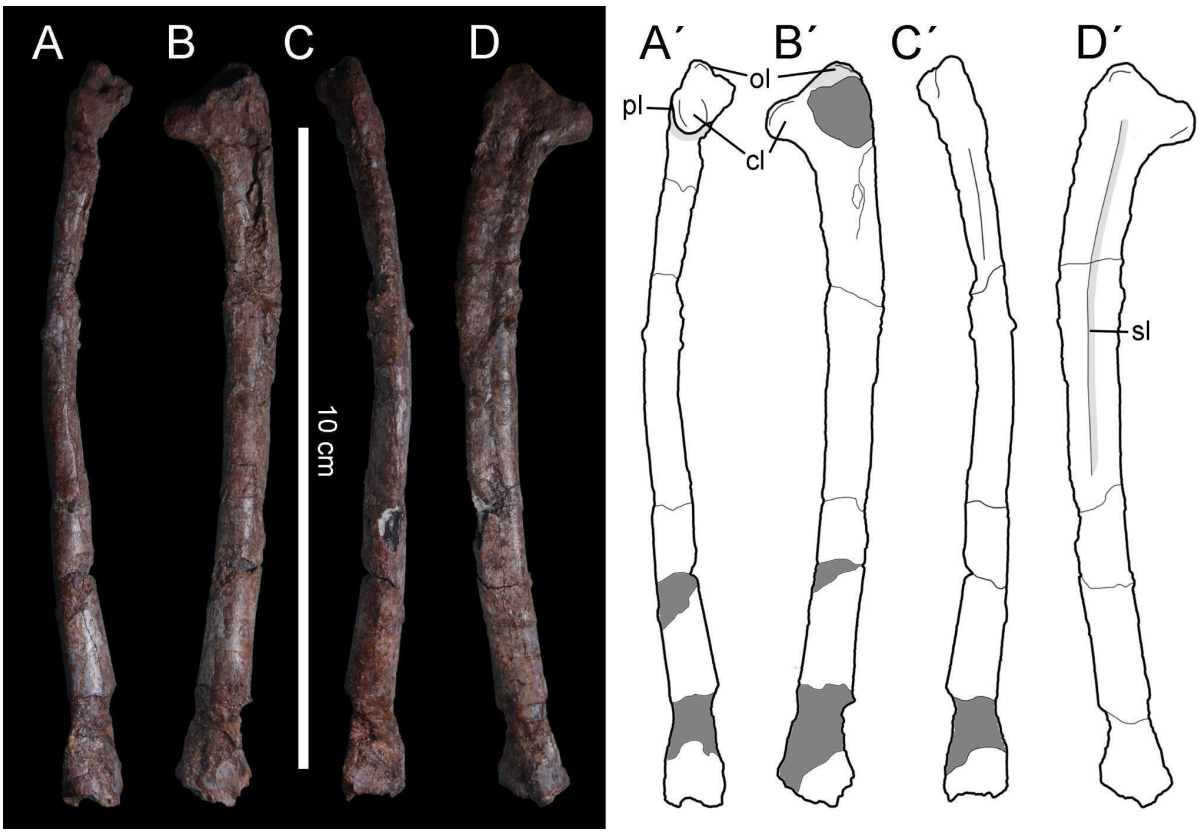

Figure 102. Ulna derecha de *Overoraptor chimentoi* (MPCA-Pv 805) en vistas anterior (**A**), medial (**B**), posterior (**C**) y lateral (**D**). Abreviaturas: **cl**, cótilo lateral; **ol**, olecranon; **pl**, proceso lateral; **sl**, surco lateral.

La diáfisis de la ulna está arqueada anteriormente pero también medialmente como ocurre en *Rahonavis* (Foster et al., 1998). Debido a la compresión, la parte proximal de la diáfisis de la ulna se encuentra colapsada, sin embargo, es posible inferir que la parte proximal tiene un contorno subelíptico mientras que distalmente el eje tiene una sección transversal subtriangular.

La porción articular de la ulna es subtriangular en vista proximal, con una superficie lateral plana y una convexidad medial (Motta et al., 2020) (Figura 102, 103). El proceso del olécranon es pequeño y apenas sobrepasa el proceso medial proximal cuando se observa en vista medial (Figura 102).

La superficie articular para el húmero muestra una condición particular diferente a la de otros paravianos no-avianos: el cótilo lateral está desplazado respecto a el cótilo medial. Esta condición indica que el eje principal de la superficie articular es oblicuo respecto al eje

antero-lateral. Las superficies articulares oblicuas contrastan con la superficie articular perpendicular observada en la mayoría de los paravianos basales donde los cótilos lateral y medial se encuentran adyacentes (Figuras 102, 103).

El proceso lateral de la ulna está bien desarrollado y se dirige anteriormente como se observa en vista proximal y medial (Figuras 102, 103). La superficie para la recepción del radio entre el proceso lateral y el proceso medial es convexa y abre medialmente, un rasgo derivado observado en aves y *Rahonavis* (Vazquez 1992; 1994).

La superficie anterior de la porción proximal de la diáfisis presenta una cresta suave y poco desarrollada distalmente. La fosa braquial está colapsada en la ulna de *Overoraptor* debido a la compresión y no se logra observar un foramen neurovascular definido distalmente a la fosa braquial.

El margen posterior de la ulna de *Overoraptor* es redondeado y las protuberancias para la recepción del cálamo de las plumas secundarias están ausentes. La porción distal de la ulna de *Overoraptor* es circular en sección transversal, pero presenta una cresta anteroposterior probablemente relacionada con el cóndilo lateral.

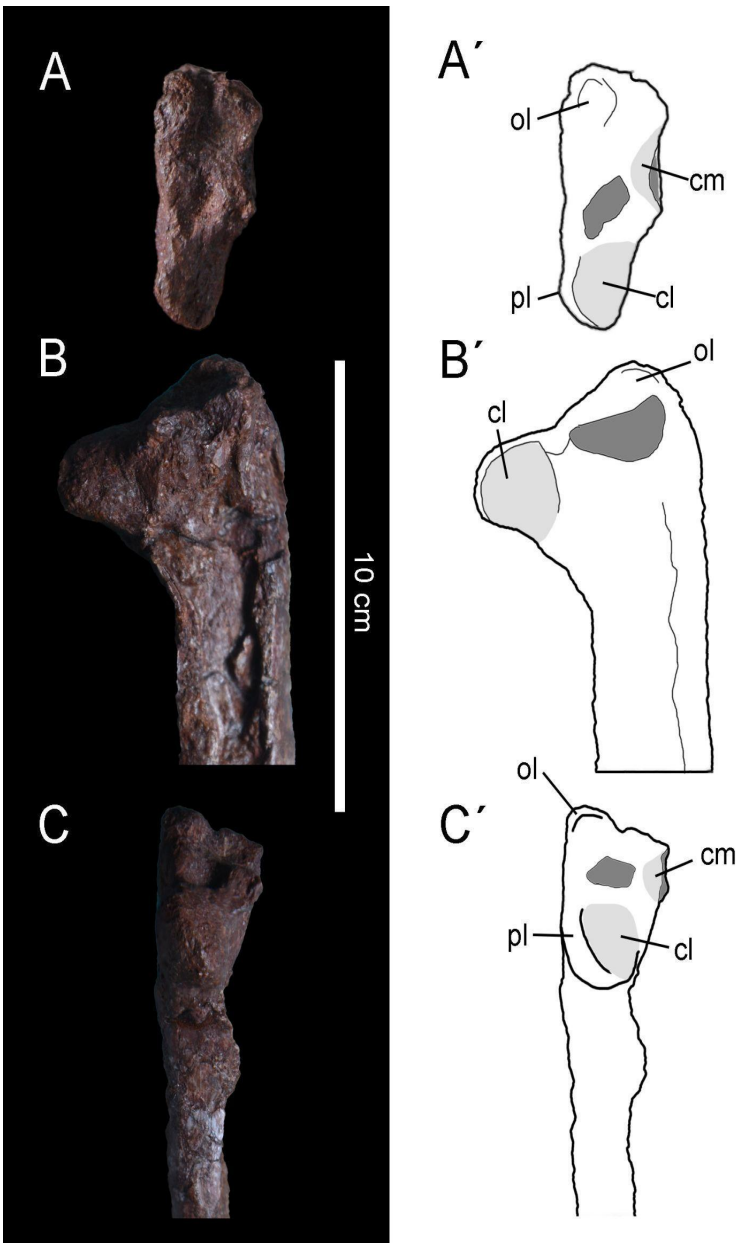

Figure 103. Detalle de ulna derecha de *Overoraptor chimentoi* (MPCA-Pv 805) en vistas posterior (**A**), medial (**B**) y anterior (**C**). Abreviaturas: **cl**, cótilo lateral; **cm**, cotila medial; **ol**, olecranon; **pl**, proceso lateral.

Comparaciones de la ulna

La ulna de *Overoraptor* es llamativamente robusta cuando se la compara con la escápula. A su vez, cuando se compara el largo estimado de la ulna respecto al metatarsiano es apenas más largo (1,08 U/M), tal como ocurre en otros paravianos como *Buitreraptor, Microraptor* y *Bambiraptor* (1,05; 1,12; 1,21 U/M respectivamente) (Tabla S4, S5). Sin embargo, contrastan claramente con *Rahonavis* (2,75 U/M) y con aves basales como *Jeholornis*, *Confuciusornis,* y

Sapeornis (2,31; 1,88; 3,02 U/M respectivamente). Para el caso de *Archaeopteryx* esta proporción es de 1,5 siendo un intermedio entre los valores altos de aves derivadas, y valores bajos de paravianos basales como *Oveoraptor*.

Una característica llamativa de la ulna de *Overoraptor* es la curvatura medial del eje cuando se observa en vista anterior. Esta curvatura es notable especialmente en el extremo proximal y se halla presente en ambas ulnas preservadas de *Overoraptor* por lo que se descarta que sea debido a la preservación. Esta curvatura se puede observar también en *Rahonavis* y es llamativamente similar a la de *Overoraptor* ya que contrastan con la ulna recta de otros paravianos como *Buitreraptor*, *Austroraptor*, *Deinoychus* y *Bambiraptor*. En este sentido, la curvatura medial de la ulna es un carácter que podría soportar el clado formado por *Rahonavis* y *Overoraptor* (ver Capítulo 9).

Otra característica llamativa de la ulna *Overoraptor* y que recuerda a la morfología observada en *Rahonavis* e incluso en aves actuales como *Rhea* y *Tyto*, es la morfología del extremo proximal de la ulna y la disposición y desarrollo de los cótilos articulares proximales (Figura 103).

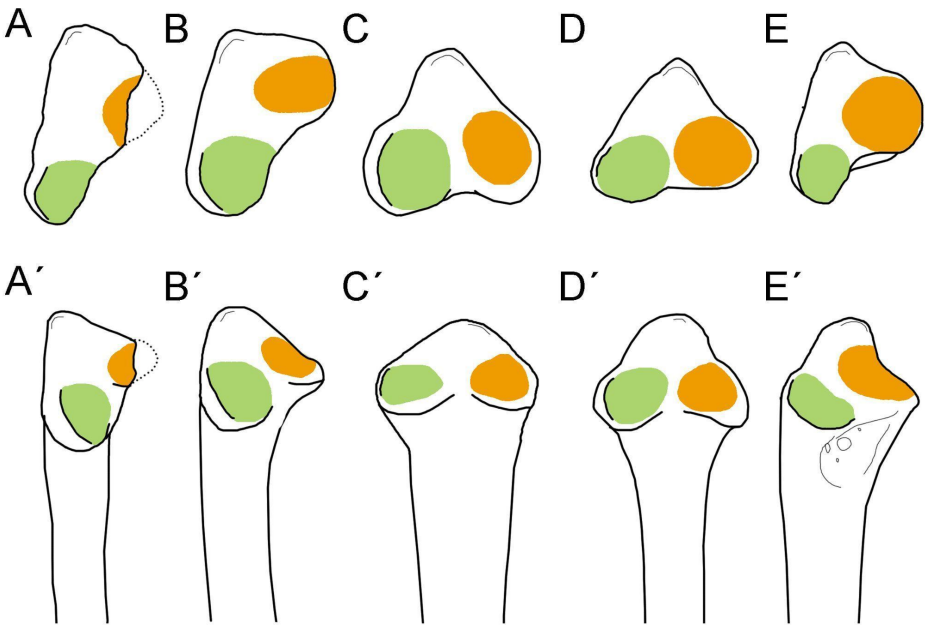

Figura 103. Dibujos interpretativos del extremo proximal de ulna derecha de *Overoraptor* (**A**), *Rahonavis* (**B**), *Buitreraptor* (**C**), *Deinonychus* (**D**), y *Vultur* (**E**) en vistas proximal (**A-E**) y anterior (**A´-E´**). Referencias: el color verde indica el cótilo radial y el color naranja indica el cótilo medial. Dibujos no en escala.

En primera instancia se aprecia que el proceso lateral de la ulna se encuentra anteriormente dirigido, es decir que su eje es paralelo al plano anteroposterior, a su vez que es más robusto que el proceso medial que soporta el cótilo medial (Figura 103). Esto ocurre en *Rahonavis* y *Rhea* y contrasta con paravianos como *Buitreraptor* y *Deinonychus*, donde el proceso lateral apunta anterolateralmente y es de tamaño similar al proceso medial. El hecho que el proceso lateral apunte anteriormente cambia la morfología de la cara proximal en vista proximal, ya que en *Overoraptor* y *Rahonavis* el cótilo lateral se encuentra desplazado anteriormente respecto al cótilo medial, mientras que en *Deinonychus* y *Buitreraptor* ambos cótilos se encuentran a la misma altura respecto al plano anteroposterior (Figura 103). En este sentido, *Overoraptor* posee una morfología que recuerda a la observada en aves actuales voladoras y no voladoras como *Tyto* y *Rhea*, donde los cótilos se disponen de manera asimétrica respecto al plano sagital (Lo Coco et al., 2020; 2021). Esto a su vez trae implicancias en la articulación con el húmero, ya que se trata de una articulación que es una de las características anatómicas del ala de las aves que permite el funcionamiento del "plegamiento automático del ala" ("automatic wing folding", Vazquez, 1992; 1994) que es un mecanismo clave para el vuelo batido de las aves actuales. La presencia de este rasgo fue considerado por Motta et al. (2020) como un carácter derivado de *Overoraptor* y *Rahonavis* respecto a otros paravianos basales como *Deinonychus* y *Buitreraptor*. A su vez, esta característica puede ser informativa filogenéticamente para el clado Paraves (ver Capítulo 9).

Metacarpiano I

El metacarpiano del dígito I de *Overoraptor* se conserva casi completo, solo falta la porción proximal (Figura 104). Es notablemente robusto y muy asimétrico (Motta et al., 2020). El cuerpo ancho del hueso es subcuadrangular en vista dorsal, en contraste con el metacarpiano I alargado de la mayoría de los paravianos (Figura 104).

El elemento presenta una notable cresta medioventral que se extiende desde el cóndilo medial hasta la porción posterior del cuerpo metacarpiano que probablemente se trate de un análogo al proceso extensor de las aves (Motta et al., 2020). Este rasgo conforma una amplia superficie dorsal y le da el contorno de forma cuadrangular cuando se observa en vista dorsal. Además, esta cresta medioventral delimita un surco longitudinal ventral continua anteriormente con el surco intercondilar.

En vista posterior, el MC I muestra la típica forma trirradiada, con la superficie lateral cóncava para el contacto con los MC II. A su vez se observa una concavidad circular ventral que abre posteroventralmente y se encuentra en la porción proximal del elemento, pudiéndose observar en vista ventral y proximal.

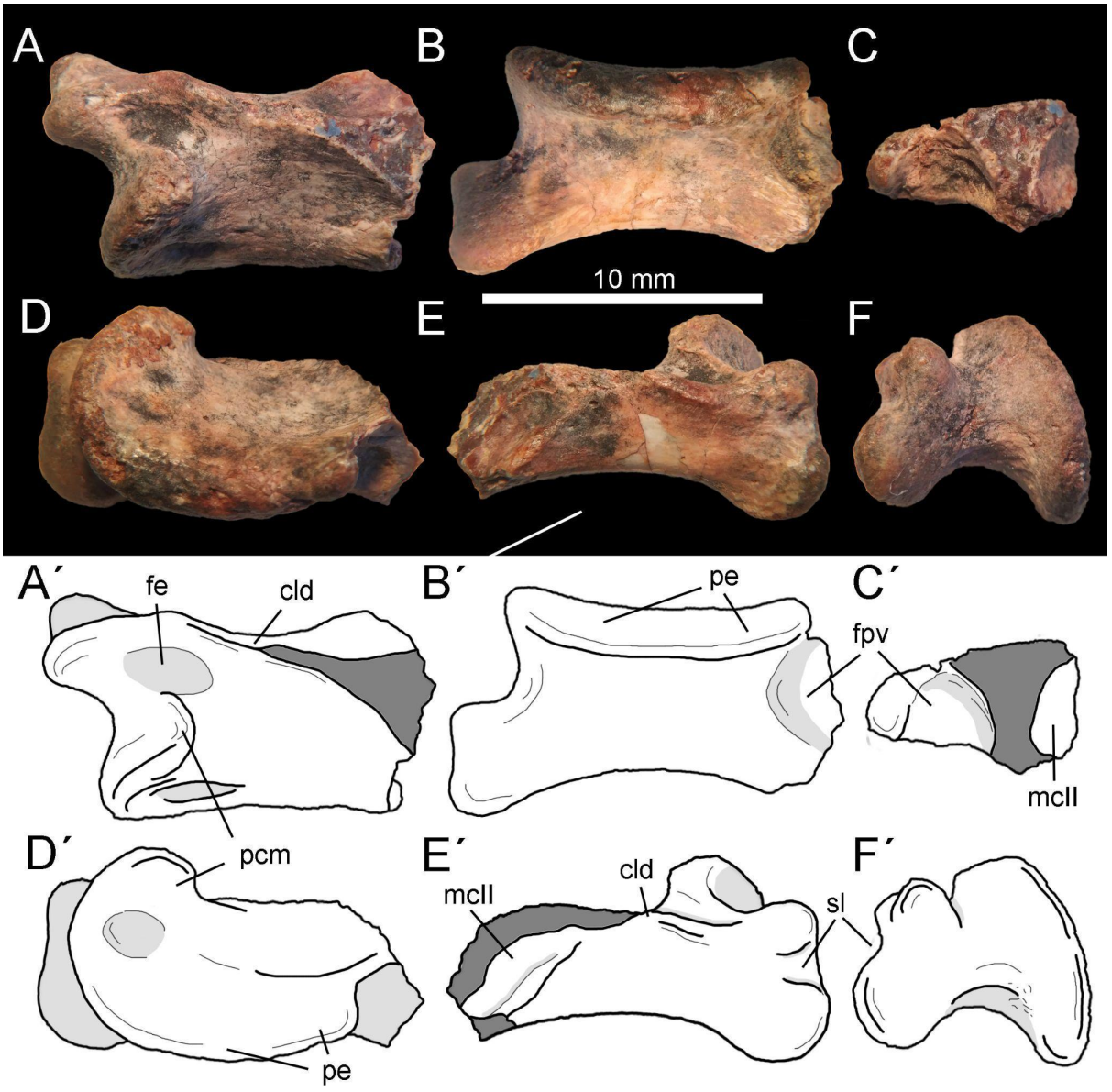

Figure 104. Metacarpiano I derecho de *Overoraptor chimentoi* (MPCA-Pv 805) en vistas dorsal (**A**), ventral (**B**), proximal (**C**), medial (**D**), lateral (**E**) y distal (**F**). Abreviaturas: **cld**, cresta laterodorsal; **fe**, fosa extensora; **fpv**, fosa posteroventral; **mcII**, contacto con el MCII; **pcm**, proceso dorsal del cóndilo medial; **pe**, proceso extensor; **sl**, surco lateral.

En la superficie dorsal, el metacarpiano tiene una cresta longitudinal laterodorsal que se origina en el margen dorsal del cóndilo lateral y se extiende proximalmente hasta el extremo proximal (Figura 104). Esta cresta bien desarrollada es única de *Overoraptor* y no se observa en otro paraviano (e.g. *Buitreraptor, Deinonychus*, Motta et al., 2020) y ha sido propuesta como una autapomorfía de *Overoraptor*.

Los cóndilos distales son asimétricos, siendo el lateral más extendido distalmente que el cóndilo medial (Figura 104). A su vez, el cóndilo lateral es más deprimido dorsoventralmente cuando se observa en vista distal. El cóndilo medial tiene un contorno subcircular en vista lateral y tiene una fosa colateral extensa pero suave. Por otro lado, el cóndilo lateral se divide por un surco lateral en dos protuberancias, una dorsal pequeña y otra ventral más robusta y proyectada ventrolateralmente. Una condición similar ocurre en *Deinonychus* y *Bambiraptor* (Ostrom, 1969; Burnham et al., 2000; 2004). Esta división probablemente está condicionada por el contacto estrecho con el MC II en la cara lateral del MC I.

Debido a que el cóndilo lateral se extiende anteriormente con respecto al cóndilo medial, la superficie articular del metacarpiano I de *Overoraptor* se dirige anteromedialmente. Por lo tanto, el dígito I probablemente diverge medialmente con respecto al eje axial del dedo II.

Comparaciones del metacapiano I

El metacapiano I de *Overoraptor* es particular dentro de los paravianos. Lamentablemente no puede compararse el tamaño con otros elementos de la mano, aunque sí con la ulna y la falange I-1 y falanges ungueales, mostrando que el largo del MCI es notablemente corto (Tabla S4, S5).

El metacapiano I de *Overoraptor* posee forma de "bloque" debido a que posee casi el mismo largo dorsoventral que anteroposterior. En este sentido, se diferencia de los metacapianos I de la mayoría de paravianos como *Buitreraptor*, *Deinonychus* donde este elemento es notablemente más elongado anteroposteriormente.

Una diferencia significativa entre el metacapiano I de *Overoraptor* y *Buitreraptor* es el desarrollo del cóndilo lateral. En el MCI de *Overoraptor* el cóndilo lateral se extiende anteriormente respecto al cóndilo medial cuando se observa en vista dorsal, mientras que en *Buitreraptor* los cóndilos poseen un desarrollo anterior similar. En este sentido, *Overoraptor*

recuerda al MCI propuesto de *Austroraptor* mientras que la condición de *Buitreraptor* es más extendida dentro de paravianos ya que se presenta en *Deinonychus* y *Bambiraptor*.

Un rasgo distintivo de este elemento es la presencia de una cresta laterodorsal longitudinal que corre desde el cóndilo medial hasta la porción posterior (Motta et al., 2020). Esta cresta está presente en *Buitreraptor* (Novas et al., 2018), aunque no está presente en otros paravianos como *Deinonychus* y *Bambiraptor*. Este carácter podría tratarse de importancia filogenética para Unenlagiidae (Motta et al., 2016; Novas et al., 2018; ver sección de comentarios filogenéticos).

Uno de los rasgos más distintivos del MCI de *Overoraptor* es la cresta medioventralmente extendida desde el borde inferior del cóndilo medial . Esta cresta es continua y bien marcada y recuerda a la observada en *Confuciusornis* y *Alcmonavis* (Chiappe et al., 1999; Rauhut et al., 2018). En otros paravianos como *Buitreraptor*, *Deinonychus* y *Bambiraptor* la cresta es discontinua anteriormente y no llega a conectarse con el cóndilo medial recordando al proceso flexor presente en aves actuales (Baumel et al., 1993; Paul, 2002).

Falange manual I-1

Se conserva una falange izquierda del ejemplar holotipo (MPCA- Pv 805) y dos fracciones de la falange derecha del ejemplar referido (MPCA- Pv 818; Motta et al., 2020). La descripción sigue la morfología observada en ambos elementos.

El cuerpo de la falange es delgado, mediolateralmente comprimido y distalmente termina en dos cóndilos apenas más altos respecto a la porción media del cuerpo, como se observa en vista lateral (Figura 105). En la porción media de la superficie ventral del cuerpo de ambas falanges existe un área triangular estriada, delimitada por una cresta poco profunda (Figura 105). Una superficie de similares características está presente en las falanges manuales I-1 de *Austroraptor*, *Buitreraptor* y *Deinonychus* (Ostrom, 1969; Gianechini et al., 2018).

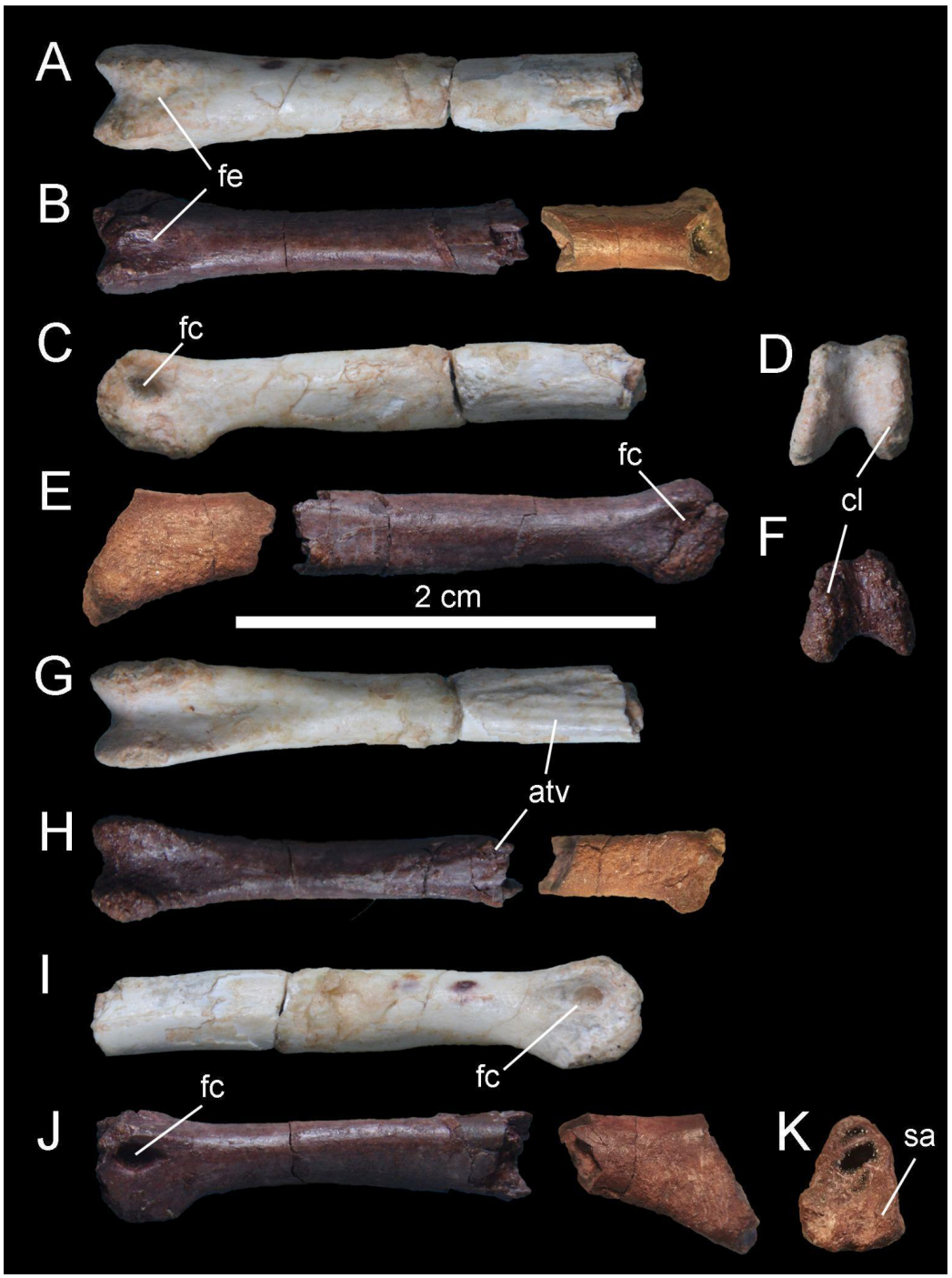

Figure 105. Falange manual I-1 izquierda (**A, C, D, G, I**; MPCA- Pv 805) y derecha (**B, E, F, H, J, K**; MPCA- Pv 818) de *Overoraptor chimentoi* en vistas dorsal (**A, B**), lateral (**C, E**), distal (**D, F**), ventral (**G, H**), medial (**I, J**) y proximal (**K**). Abreviaturas: **atv**, área de estrías triangular ventral; **cl**, cóndilo lateral; **fc**, fosa colateral; **fe**, fosa extensora; **sa**, superficie articular.

Los cóndilos distales están bien desarrollados y separados por un surco profundo que conforma una condición ginglimoide. Los cóndilos son elipsoides en vista lateral/medial y

muestran la fosa colateral alargada anteroposteriormente y desplazada dorsalmente como ocurre en las falanges manuales distales de *Buitreraptor* (Novas et al., 2018).

Falange manual I-2 (ungueal)

Se conservó una falange ungueal del dígito I casi completa, faltando únicamente la punta distal (Figura 106). La superficie articular de la falange posee tamaño similar y concordante al tamaño de los cóndilos de la falange I-1 preservada.

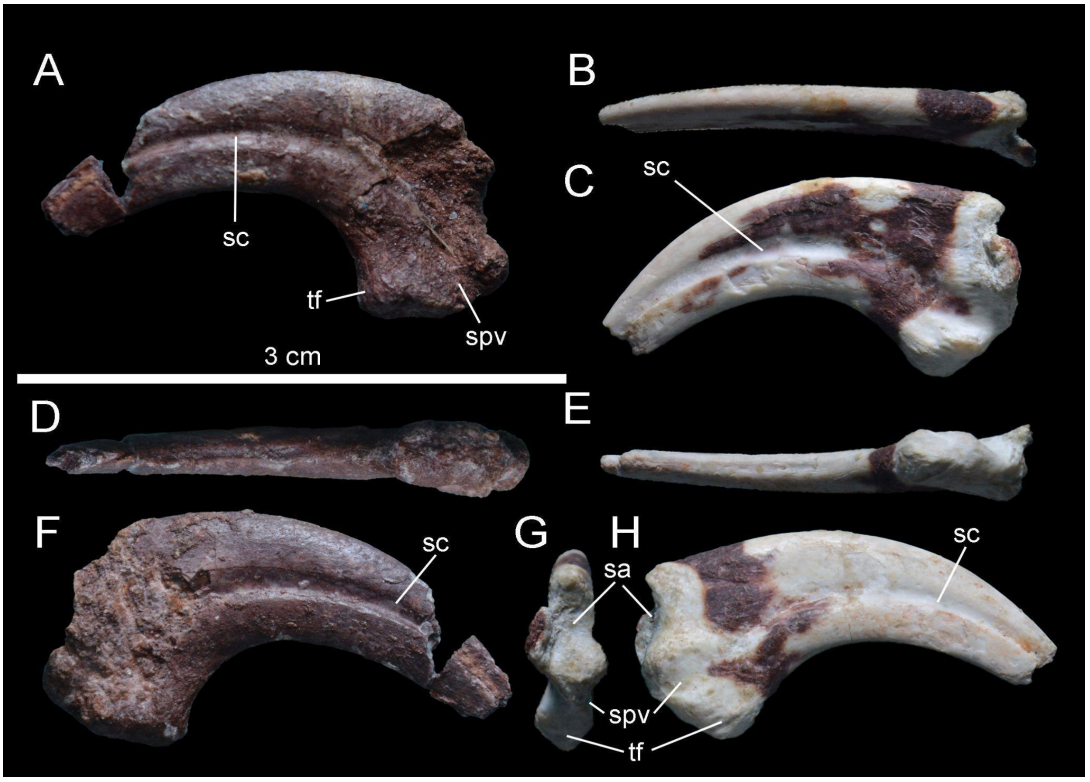

Figure 106. Falanges ungueales manuales I-2 (**A, D, F**) y II-3 (**B, C, E, G, H**) izquierdas de *Overoraptor chimentoi* (MPCA- Pv 805) en vistas lateral izquierda (**A, C**), dorsal (**B**), ventral (**D, E**), medial (**F, H**) y proximal (**G**). Abreviaturas: **sa**, superficie articular; **sc**, surco colateral; **spv**, surco posteroventral; **tf**, tubérculo flexor.

La falange manual I-2 es más robusta y tiene un ángulo de curvatura más agudo respecto a la falange ungueal II-3. La falange está fuertemente comprimida transversalmente y tiene la superficie articular desplazada dorsalmente como ocurre en *Austroraptor* y *Buitreraptor* (Currie y Paulina Carabajal, 2012; Novas et al., 2018). El tubérculo flexor está bien desarrollado y separado de la superficie articular por un surco. El margen ventral del

tubérculo flexor se continúa anteriormente con el margen ventral del cuerpo de la falange, cuando se observa en vista lateral (Figura 106).

Falange manual II-3 (ungueal)

Se halló una falange manual ungueal del dígito II debido a que es menos robusta que la FI-2 descrita anteriormente. Esta falange carece del extremo distal, como así también de la porción proximodistal por lo que la superficie articular no ha sido preservada (Figura 106**)**. Muestra una fuerte compresión transversal, y una curvatura menos aguda que la FI-2.

Falange manual III-2

Este elemento es la falange más pequeña que se conserva y corresponde al ejemplar referido (MPCA- Pv 818) ya que no coincide en proporción al tamaño esperable cuando se compara con la falange I-1 preservada. La falange es extremadamente grácil y comprimida lateralmente y posee una proyección proximoventral que recuerda a las falanges III-2 de *Buitreraptor* y *Deinonychus* (Ostrom, 1969; Novas et al., 2018) (Figura 107). La superficie articular proximal es ancha y se prolongan dorsal y ventralmente por dos extensiones, siendo la ventral más desarrollada que la proyección dorsal. Ambas proyecciones articulares proximales conforman una articulación en forma de polea como en las falanges III-2 de *Buitreraptor* y *Archaeopteryx* (Novas et al., 2018; Wellnhofer, 2009). El diámetro del eje disminuye distalmente y termina en cóndilos apenas desarrollados pero que delimitan una superficie de articulación ginglimoidea. Los cóndilos son asimétricos, siendo el medial más desarrollado que el lateral.

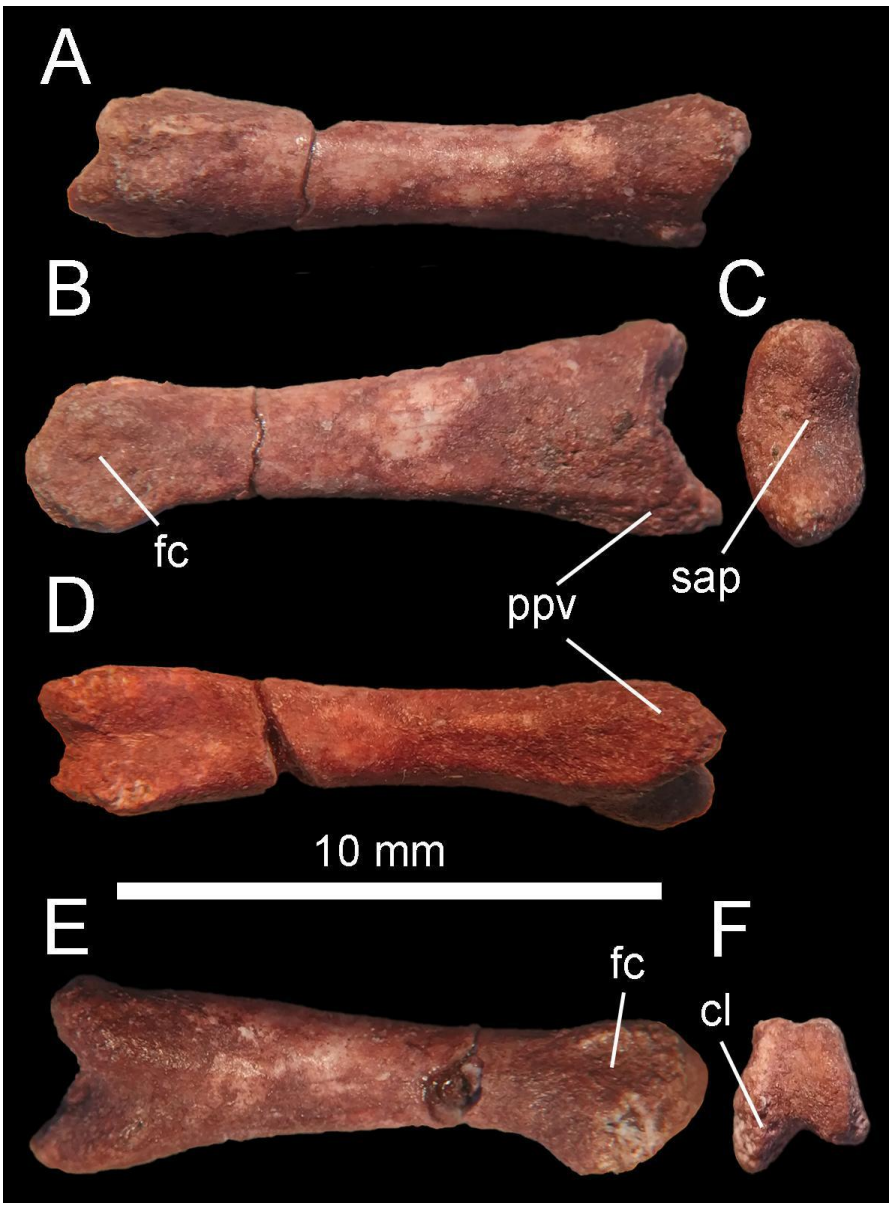

Figure 107. Falange manual III-2 derecha de *Overoraptor chimentoi* (MPCA- Pv 818) en vistas dorsal (**A**), medial (**B**), proximal (**C**), ventral (**D**) lateral (**E**) y distal (**F**). Abreviaturas: **cl**, cóndilo lateral; **fc**, fosa colateral; **ppv**, proceso posteroventral; **sap**, superficie articular proximal.

Cintura pélvica

Se hallaron escasos restos de la cintura pélvica de *Overoraptor chimentoi* incluyendo una porción fragmentaria del ilion derecho e izquierdo del holotipo MPCA-Pv 805 y dos pubis fragmentados de ambos especímenes (MPCA-Pv 805 y MPCA-Pv 818). Los restos de pubis muestran semejanzas en la curvatura y el desarrollo del delantal púbico ("pubic apron" Motta et al., 2020) permiten comparar el tamaño y dilucidar la diferencia entre ambos especímenes.

Ilion

Se recuperaron porciones fragmentarias del ilion derecho e izquierdo del holotipo de *Overoraptor* (MPCA-Pv 805). El ilion derecho es el más completo y conserva la porción posterior del acetábulo y la lámina ilíaca posterior mientras que el ilion izquierdo únicamente preserva la porción posterior del acetábulo (Figura 108). El acetábulo es ancho y muestra en el margen dorsoanterior una cresta supracetabular conspicua. No hay signos de fosa brevis o plataforma medial de fosa brevis. La poción ventral de la porción preservada es convexa y forma una protuberancia para la articulación con el isquion.

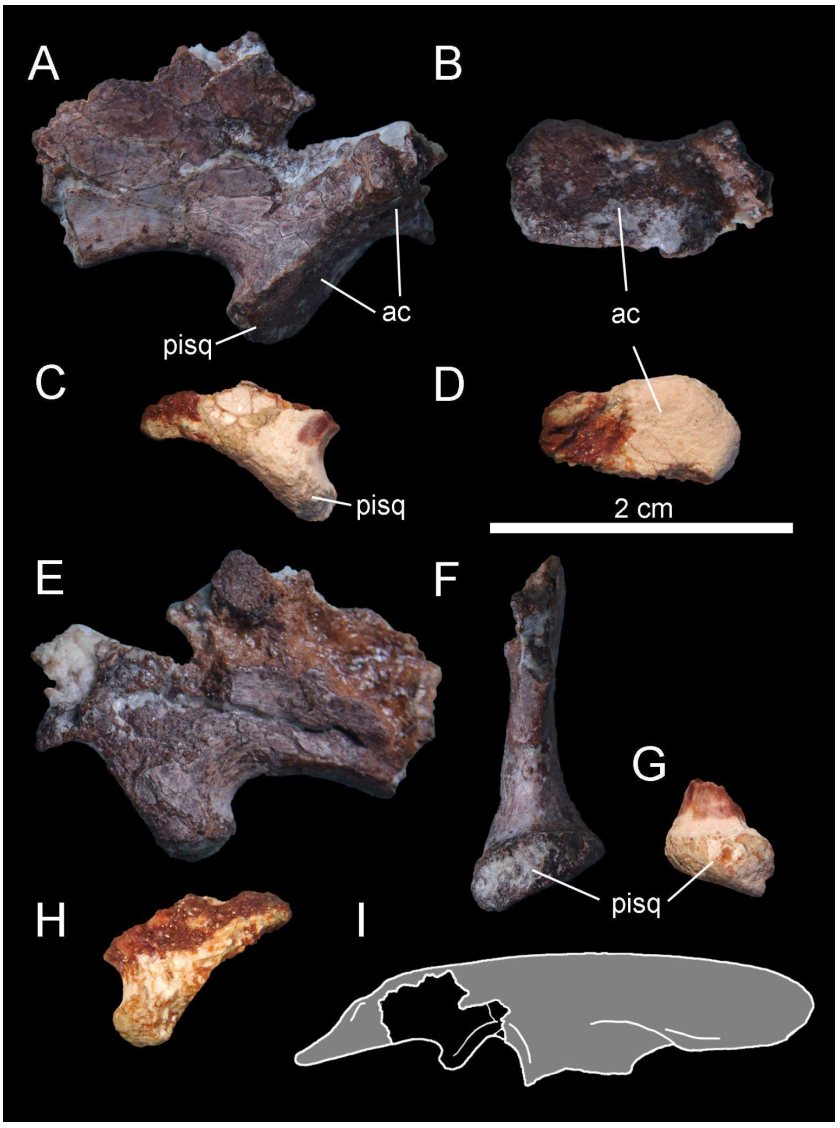

Figure 108. Fragmentos de ilion derecho (A, B, E, F) e izquierdo (C, D, G, H) de *Overoraptor chimentoi* (MPCA- Pv 805) y la interpretación del fragmento hallado (I) en vistas lateral (**A, C, I**), vista acetabular (**B, D**), posteroventral (**F, G**). Abreviaturas: **ac**, acetábulo; **pisq**, proceso de articulación del isquion.

Pubis

Se recuperaron dos pubis de los especímenes MPCA-Pv 805 y MPCA-Pv 818 (Motta et al., 2020). Ambos pubis difieren notablemente en tamaño (Figuras 109, 110). El pubis derecho es el más robusto y se encuentra representado por la porción medial del eje (MPCA-Pv 805), mientras que el pubis izquierdo (MPCA-Pv 818) es más delgado y corto, carece de la porción articular más proximal y el pie púbico no preserva la porción posterior. El pubis del ejemplar referido se encuentra en mejor estado por lo que las descripciones son basadas en ese material.

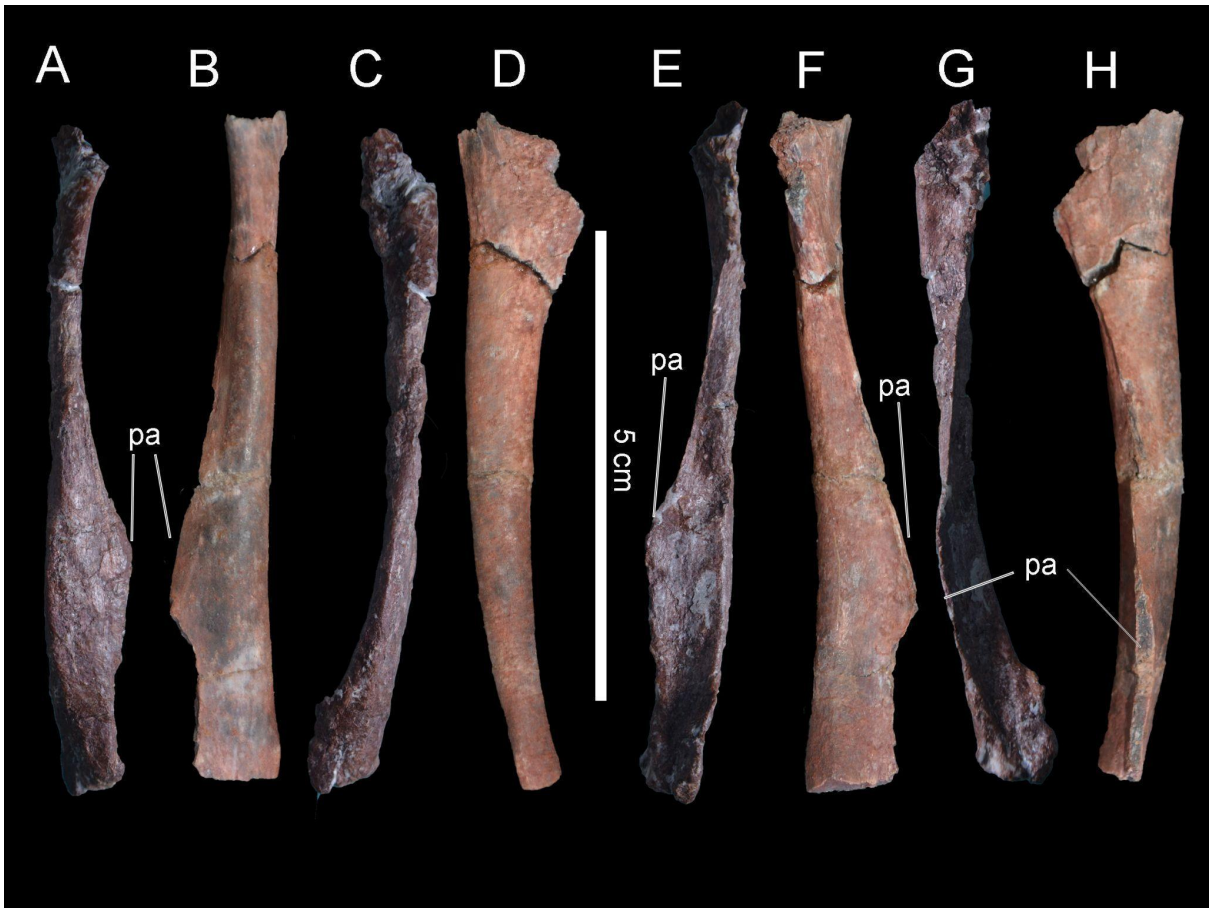

Figura 109. Fragmentos de pubis derecho (A, C, E, G; MPCA- Pv 818) e izquierdo (B, D, F, H; MPCA- Pv 805) de *Overoraptor chimentoi* en vistas anterior (**A, B**), lateral (**C, D**), posterior (**E, F**) y medial (**G, H**). Abreviaturas: **pa**, delantal púbico.

El eje del pubis es notablemente delgado y la tercera parte distal se curva hacia atrás. La diáfisis está comprimida lateralmente en su porción proximal, aunque está comprimida anteroposteriormente en la porción distal como puede observarse en vista anterior (Figura

109). La porción proximal preserva una concavidad en el margen posterior que abre hacia la cara medial y dorsalmente. Esta concavidad se halla presente también en *Rahonavis* (Forster et al., 2020). A su vez, si bien no se preserva el extremo proximal del pubis de *Overoraptor*, en el ejemplar holotipo puede observarse que se expande anteroposteriormente tal cual como ocurre en *Rahonavis*.

Una cresta longitudinal medial corre desde el ángulo proximal postero-medial hasta el margen distal anterior conformando el delantal púbico que se encuentra apenas erodado en su porción medial. El largo del delantal púbico se estima que es menor a la mitad del largo total el pubis.

El eje del pubis se curva posteriormente como puede observarse en vista lateral (Figura 109) tal como ocurre en unenlágidos, microraptores y *Rahonavis* (Motta et al., 2020). Cuando se observa en vista anterior, el margen lateral del pubis de *Overoraptor* es convexo (Figura 109). El pie púbico no conserva su porción posterior por lo que no se puede inferir su desarrollo posterior, aunque sí se observa que carece de una proyección tal como ocurre en la mayoría de paravianos.

Cabe destacar que, si bien no se hallaron los dos pubis articulados de *Overoraptor*, puede inferirse que habría un hiato o foramen entre el delantal púbico y el pie púbico debido a que en la región de la cara medial puede observarse una superficie lisa no articular.

Comparaciones del pubis

El largo de la placa púbica de *Overoraptor* se estima que es menor a la mitad del largo total el pubis, tal como ocurre en *Rahonavis*, Microraptores y aves basales como *Archaeopteryx* (Wellnhofer, 2009: Novas et al., 2018; 2021) (Figura 110) diferente a la condición observada en *Unenlagia* donde la placa púbica es de longitud mayor a la mitad del largo total. En el caso de *Buitreraptor*, el largo de la placa púbica es cercano a la mitad de la longitud total tal como ocurre en *Velociraptor* (Novas et al., 2018; 2021; Gianechini et al., 2018).

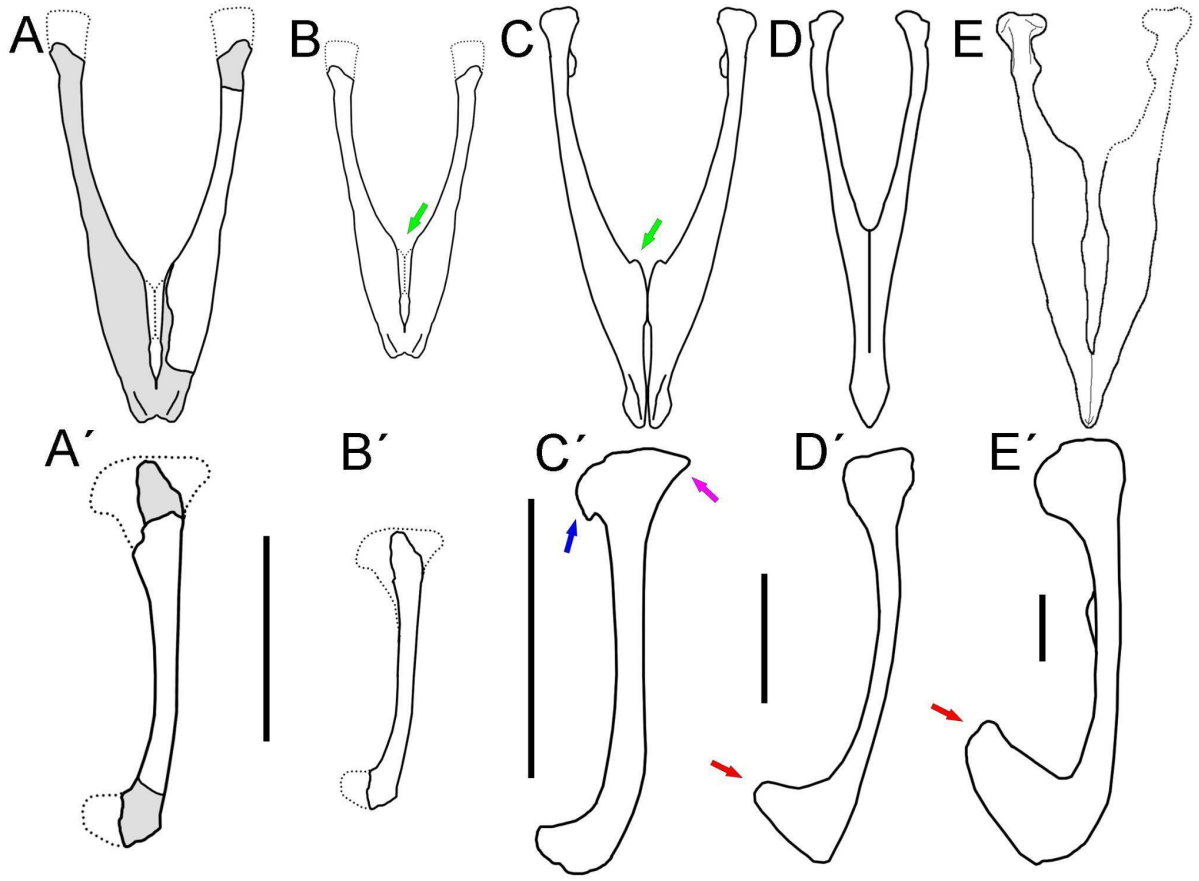

Figura 110. Dibujos interpretativos del pubis de paravianos selectos incluyendo al espécimen MPCA-Pv 805 de *Overoraptor* **(A, A´),** al espécimen MPCA-Pv 818 de *Overoraptor* (**B, B´**), *Rahonavis* (**C,C´**), *Buitreraptor* (**D,D´**; basado en Gianechini et al., 2018 y Novas et al., 2018), y *Unenlagia* (**E,E´**) en vistas anterior (**A-E**) y lateral (**A´-E´**). Nótese la diferencia de tamaño entre el espécimen MPCA-Pv 805 y MPCA-Pv 818 de *Overoraptor*. Referencias: la flecha verde indica la longitud reducida de la placa púbica respecto al largo total del pubis; la flecha azul indica la proyección posterior del pubis para la articulación con el isquion; la flecha rosa indica la proyección anterior para la articulación con el ilion; la flecha roja indica la proyección posterior del pié púbico. Escala: 4 centímetros.

A su vez, el delantal púbico de *Overoraptor* muestra signos de poseer una apertura o foramen coincidente con la observada en *Unenlagia*, *Rahonavis* y *Velociraptor* donde existe un desarrollo de un foramen notable en vista anterior y contrasta con *Buitreraptor* donde no existe un claro foramen abierto cuando se observa en vista anterior (Figura 110).

Si bien no se preserva el extremo proximal del pubis de *Overoraptor*, en el ejemplar holotipo puede observarse que se expande anteroposteriormente tal cual como ocurre en *Rahonavis* donde en vista lateral el extremo proximal posee un contorno subtriangular mientras que en

Buitreraptor y *Unenlagia* el contorno es subcircular (Figura 110). El contorno subtriangular de *Rahonavis* ocurre porque en su margen posterior posee una proyección para la articulación con el isquion que no se encuentra presente en unenlágidos. A su vez, el márgen dorsoanterior se encuentra anteriormente extendido y concuerda con la articulación con el ilion. Esta condición contrasta con la morfología subcircular del extremo proximal del pubis observada en *Buitreraptor* y *Unenlagia*.

El extremo distal en su margen posterior de *Overoraptor* no se preservó, aunque por el grosor de la porción preservada se estima que no se sería extendido posteriormente como ocurre en *Buitreraptor* y *Unenlagia,* sino sería similar a la morfología observada en *Rahonavis* donde el pie púbico no se encuentra bien desarrollado.

Miembro posterior

Se hallaron elementos del miembro posterior tanto del ejemplar holotipo como del referido (Motta et al., 2020). Únicamente se solapan los metatarsianos II que muestran semejanzas en su morfología, aunque el metatarsiano II del espécimen referido es un 20% más corto que el del espécimen holotipo (Tabla S4)

Metatarsiano II

Se recuperan los metatarsianos izquierdo y derecho II del holotipo (MPCA-Pv 805), así como un pequeño metatarsiano derecho completo del espécimen referido (MPCA-Pv 818). Ambos elementos poseen características similares en cuanto a su morfología, aunque el metatarsiano II del espécimen referido es un 20% más pequeño que los metatarsianos II del espécimen holotipo. El MT II izquierdo está completo, mientras que el derecho está dividido en dos fragmentos. Las descripciones anatómicas fueron realizadas utilizando el metatarsiano II izquierdo ya que es el más completo.

El elemento es un eje extremadamente delgado y grácil con la porción distal proyectada medialmente cuando se observa en vista dorsal (Figura 111). La superficie articular proximal es subrectangular con el eje principal orientado dorsoventralmente. En su porción proximal, la superficie medial del eje es plana mientras que la porción media a distal es más comprimida dorsoventralmente. La superficie lateral de contacto con el MTIII es

dorsoventralmente estrecha en la porción proximal del hueso lo que indica que el MTIII en su porción proximal es dorsoventralmente comprimido. Contraria a esta condición, en la porción distal del cuerpo la cara lateral se ensancha dorsoventralmente formando una amplia superficie plana y que se prolonga ventralmente por una cresta ventrolateral (Figura 111). La cresta ventrolateral se encuentra mejor delimitada ventralmente en la punta distal donde también está presente una protuberancia ventral. Esta condición de una cresta ventrolateral que termina en una protuberancia ventral es un rasgo autapomórfico de *Overoraptor* (Motta et al., 2020). El desarrollo ventral de esta cresta delimita un surco ventral longitudinal ancho y poco profundo en la porción distal del MT II.

En la superficie dorsal en la tercera porción proximal, el MTII tiene una rugosidad interna, cerca del contacto lateral con el MTIII (Figura 110, 111). Probablemente, esta rugosidad esté asociada a la inserción del tendón del *m. tibialis cranialis* (Baumel et al., 1993) como se ha observado también en *Velociraptor* (Norell y Makovicky, 1997). En la mitad distal de la diáfisis, la superficie dorsal presenta un surco longitudinal que continúa distalmente hasta fusionarse con la superficie articular intercondilar.

Los cóndilos distales están bien desarrollados y separados por un surco intercondilar pronunciado, conformando una marcada condición ginglimoide. Los cóndilos son asimétricos: el lateral es más ancho que el medial y su margen anterior se extiende más allá del margen anterior del cóndilo medial. A su vez en vista distal puede observarse que el cóndilo lateral se ubica desplazado dorsalmente respecto al cóndilo medial (Figura 111). Las fosas colaterales de los cóndilos se encuentran bien delimitadas, siendo la fosa medial más amplia y menos profunda que la fosa lateral.

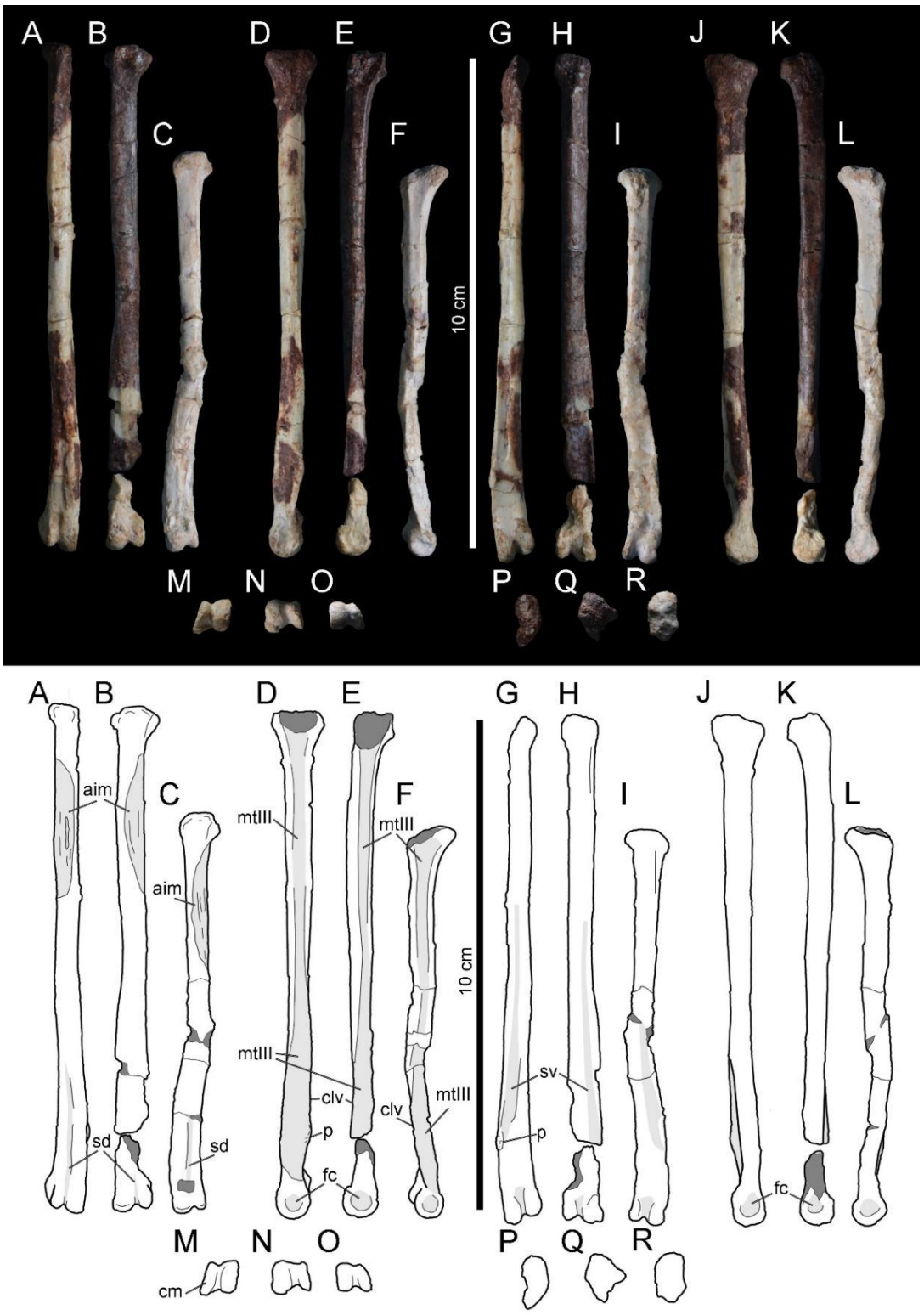

Figure 111. Metartarsianos II izquierdos (**A, D, G, J, M, P;** MPCA- Pv 805) y derecho (**B, E, H, K, N, Q;** MPCA- Pv 805) del espécimen holotípo, y el metatarsiano II derecho (**C, F, I, L, O, R;** MPCA- Pv 818) de *Overoraptor chimentoi* en vistas dorsal (**A-C**), lateral (**D-F**), ventral (**G-I**), medial (**J-l**) distal (**J-L**), distal (**M-O**) y proximal (**P-R)**. Abreviaturas: **aim**, área de inserción muscular; **clv**, cresta lateralventral; **cm**, cóndilo medial **fc**, fosa colateral; **mtIII**, área de contacto con metatarsiano III; **p**, protuberancia; **sd**, surco dorsal.

Comparaciones del metatarsiano II

Los 3 metatarsianos II preservados de *Overoraptor* muestran algunas características particulares. En primer lugar, muestran una cresta ventrolateral bien marcada asociada a una superficie lateral plana y amplia que representa el contacto con el MTIII. Esta cresta en el metatarsiano izquierdo del espécimen más grande posee una protuberancia en su porción distal que fue propuesta como una autapomorfía de *Overoraptor* (Motta et al., 2020). Lamentablemente esta porción está mal preservada en los dos restantes MTII por lo que no se puede corroborar la presencia en ambos individuos. Respecto a la cresta ventrolateral no se observa en otros paravianos como *Neuquenraptor*, *Buitreraptor* o *Rahonavis* por lo que se podría tratar de un rasgo único de *Overoraptor*.

Proximalmente y en la cara dorsal, puede observarse un área rugosa con protuberancias y estrías en los tres metatarsianos II preservados de *Overoraptor*. Éste área fue propuesta cómo área de inserción del *m. tibialis cranialis* (Motta et al., 2020) tal como fue propuesto para otros paravianos como *Velociraptor* (Norell y Makovicky, 1997; 1999). Sin embargo, es notable que en el caso de *Overoraptor* es un área relativamente grande, distinto a la protuberancia que se observa en *Velociraptor* y la mayoría de las aves actuales donde a su vez, esta inserción se encuentra más proximalmente y ubicada en el margen lateral del cuerpo del MTII o entre el MTII y el MTIII (Baumel et al., 1993). Por ello, el área rugosa podría tratarse de la inserción del *m. extensor brevis digiti II* que se origina en esta porción del tarsometatarsiano.

Distalmente, los cóndilos poseen un profundo surco intercondilar tal como ocurre en otros unenlágidos, eudromaeosaurios y la mayoría de los paravianos excepto los troodóntidos e *Imperobator* que carecen de este rasgo.

Metatarsiano III

Se recuperan dos metatarsianos III del espécimen holotipo (MPCA-Pv 805). Ambos elementos son similares en tamaño y coinciden a su vez en dimensiones respecto al MTII (Figura 112). Ambos elementos preservan únicamente la porción distal del eje.

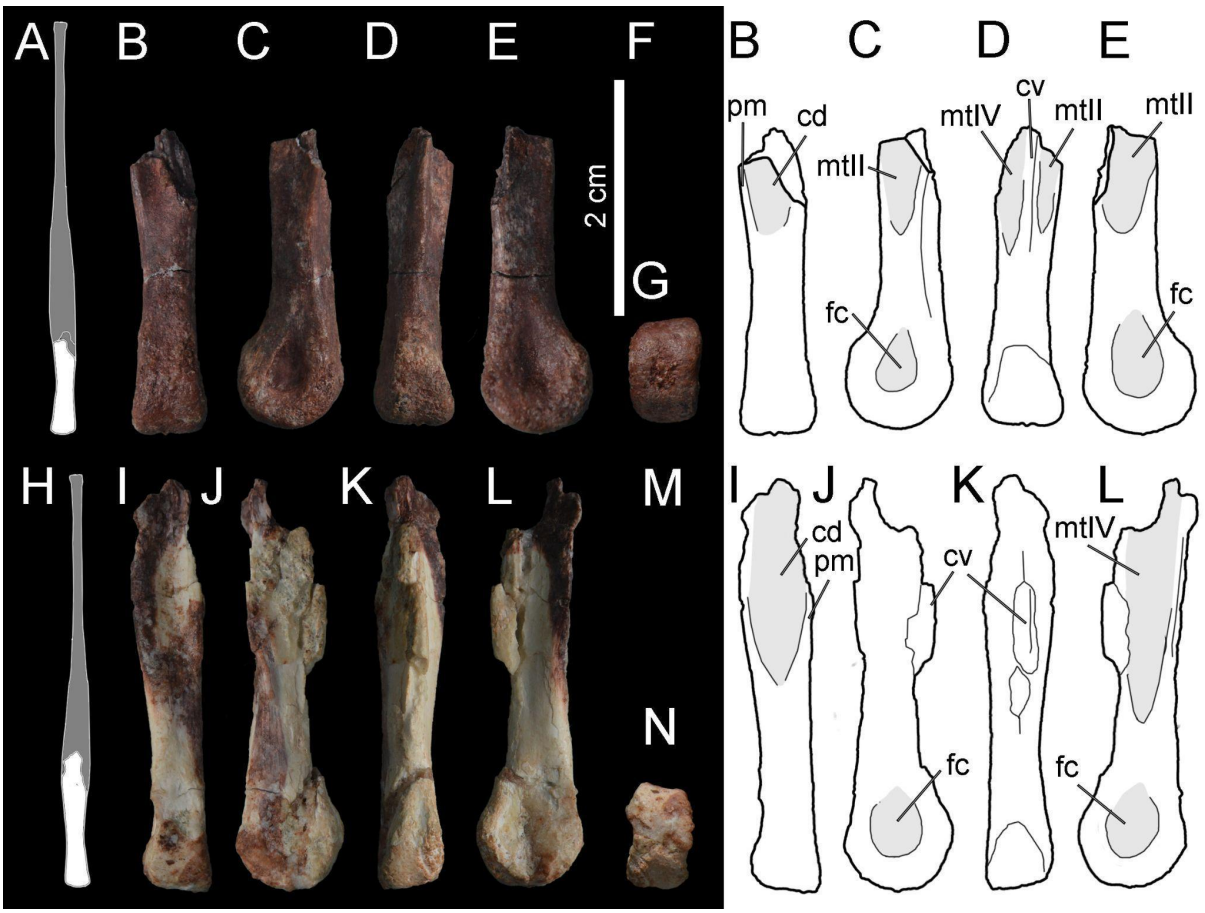

Figure 112. Metartarso III izquierdo (**A-G**) y derecho (**H-N**) del espécimen holotípo (MPCA-Pv 805) de *Overoraptor chimentoi* y la interpretación de los fragmentos hallados (**A, H**) en vistas dorsal (**A, B, H, I**), medial (**C, J**), ventral (**D, K**), lateral (**E-L**) proximal (**F-M**), distal (**G, N**). Abreviaturas: **cd**, concavidad dorsal; **cv**, cresta ventral; **fc**, fosa colateral; **mtII**, área de contacto con metatarsiano II; **mtIV**, área de contacto con metatarsiano IV.

Si bien no han sido hallado restos de la porción proximal del cuerpo del MTIII, la superficie articular lateral para el MTIII del MTII es estrecha dorsoventralmente a lo largo de la mitad proximal de la diáfisis, lo que indica que el MTIII probablemente está comprimida dorsoventralmente en su porción proximal, formando una diáfisis del cuerpo aplanada en su extensión proximal, similar a lo observado en otros paravianos sudamericanos (Brissón Egli et al., 2017).

El MTIII es más alto (observado en vista lateral) que ancho (observado dorsalmente) (Figura 112). Transversalmente es más angosto que el MTII. El eje más proximal preservado del MT III tiene forma de "T" en la sección transversal que conforma un margen ventral angosto y una superficie dorsal plana. La superficie dorsal de la mitad distal del metatarsiano muestra expansiones mediales y laterales en forma de “lengua” (Figura 112) que probablemente se

superponen a los metatarsianos II y IV. La amplia superficie dorsal conformada por ambas lenguas es apenas cóncava longitudinalmente.

Los cóndilos de MTIII no son diferenciables y no se observa surco articular en ambos MTIII conservados (Figura 112). En este sentido, el extremo distal del MTIII en *Overoraptor* no es ginglimoides en contraste con la mayoría de los paravianos (Motta et al., 2020). En vista distal, la altura dorsoventral de la superficie articular es el doble que la anchura lateromedial (Figura 112). Las fosas colaterales de los cóndilos son amplias, poco profundas y poseen una forma de gota cuando se observan en vista lateral/medial (Figura 112).

Comparaciones del metatarsiano III

El MTIII de *Overoraptor* es llamativamente grácil y esbelto, mostrando un eje más alto que ancho en toda su extensión. Esta característica se observa cuando se compara con el MTII, el cual es más ancho, pero a su vez más bajo, incluso es notable en vista distal la diferencia entre el ancho y alto de ambos elementos. En este sentido, *Overoraptor* recuerda a *Pamparaptor* el cual muestra un notable desarrollo y robustez del MTII respecto al MTIII. Sin embargo, en otros paravianos como *Neuquenraptor*, *Buitreraptor* y *Deinonychus*, el MTIII posee el mismo ancho relativo tanto en su porción distal cómo medial. Este carácter podría ser informativo filogenéticamente por lo que se discute en la sección correspondiente.

Ambos MT III hallados de *Overoraptor* muestran la particularidad de carecer de un surco intercondilar siendo una característica presente en *Pamparaptor* y el Deinonicosaurio innominado de Öösh, Mongolia (Motta et al., 2020). En este sentido, estos taxones se diferencian de otros paravianos (e.g. *Buitreraptor*, *Neuquenraptor, Deinonychus, Rahonavis*) que poseen una fuerte condición ginglimoide en el MTIII.

Falange I-1

La FI-1 del pie derecho del ejemplar holotipo de *Overoraptor* está completamente conservada (Figura 113). La superficie articular proximal de este elemento es cóncava y en forma de copa, como ocurre en la falange pedal del dígito I de *Neuquenraptor, Rahonavis* y *Deinonychus*. El diámetro del eje disminuye distalmente delimitando un cuello que separa la porción proximal de los cóndilos. La superficie proximoventral muestra estrías. Los cóndilos

distales muestran una condición ginglimoide, y son cóndilos redondeados cuando se ven en vista lateral con fosas colaterales amplias y profundas (Figura 113). El cóndilo medial es más amplio y se extiende ventralmente.

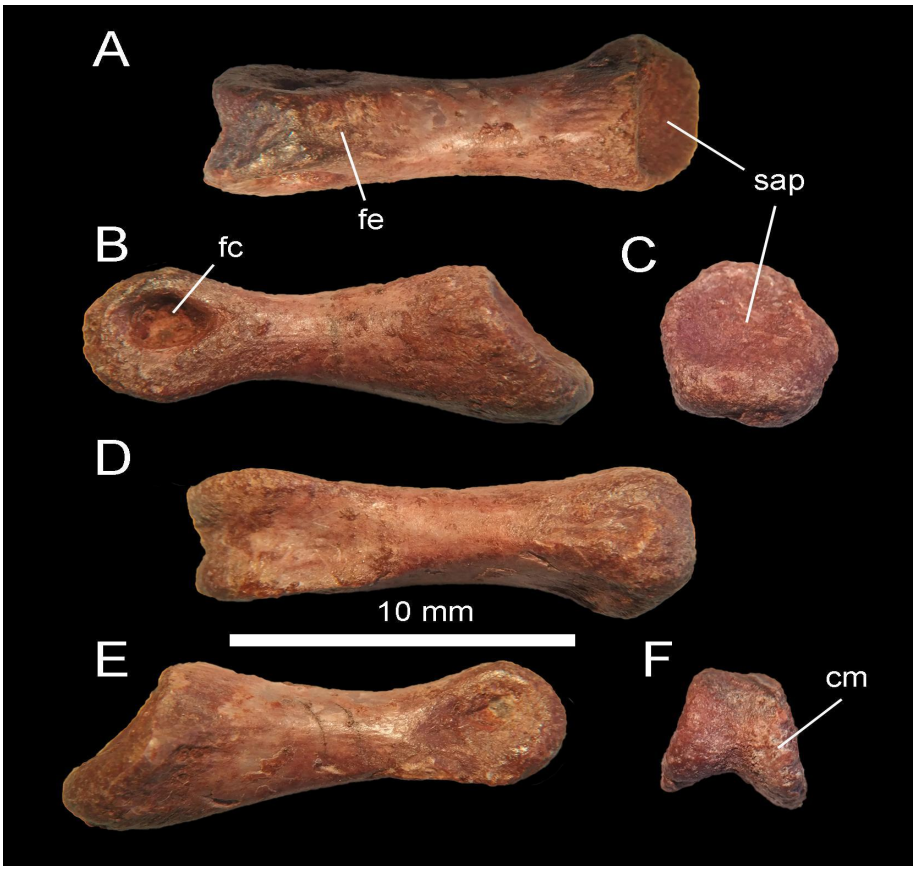

Figure 113. Falange pedal I-1 izquierda de *Overoraptor chimentoi* (MPCA- Pv 805) en vistas dorsal (**A**), lateral (**B**), proximal (**C**), ventral (**D**) medial (**E**), distal (**F**). Abreviaturas: **cm**, cóndilo medial; **fc**, fosa colateral; **fe**, fosa extensora; **sap**, superficie articular proximal.

Falange I-2 (ungueal)

Esta falange ha sido originalmente descripta como una falange ungueal derecha del dígito I del ejemplar holotipo (MPCA-Pv 805; Motta et al., 2020) y posee una longitud similar a la falange pedal I-1 (Tabla S4). La FI-2 solo carece de la porción articular proximal (Figura 114) y presenta un tubérculo flexor bien desarrollado por lo que es tratada aquí cómo una falange ungueal del dígito I. Cabe aclarar que el elemento está comprimido dorsoventralmente lo que recuerda a las falanges ungueales del dígito III y IV por lo que no se descarta que sea una

falange de dichos dígitos y que por el tamaño (Tabla S4) se trate de una falange del ejemplar juvenil. Sin embargo, aquí se sigue la descripción original y se considera a esta falange como I-2 debido al desarrollo del tubérculo flexor y por la compresión transversal.

La FI-2 posee una marcada curvatura ventral, y la superficie ventral es plana que no conforma un margen ventral agudo. Su forma es subtriangular en sección transversal con surcos laterales profundos y anchos que corren longitudinalmente en cada superficie medial y lateral, estando el surco lateral ubicado más dorsalmente respecto al medial (Figura 114). Este elemento se parece a *Neuquenraptor* y *Deinonychus* debido al grosor transversal del cuerpo y la poca curvatura, en contraste con el hallux ungueal comprimido lateralmente y marcadamente curvado de las aves basales como *Archaeopteryx*.

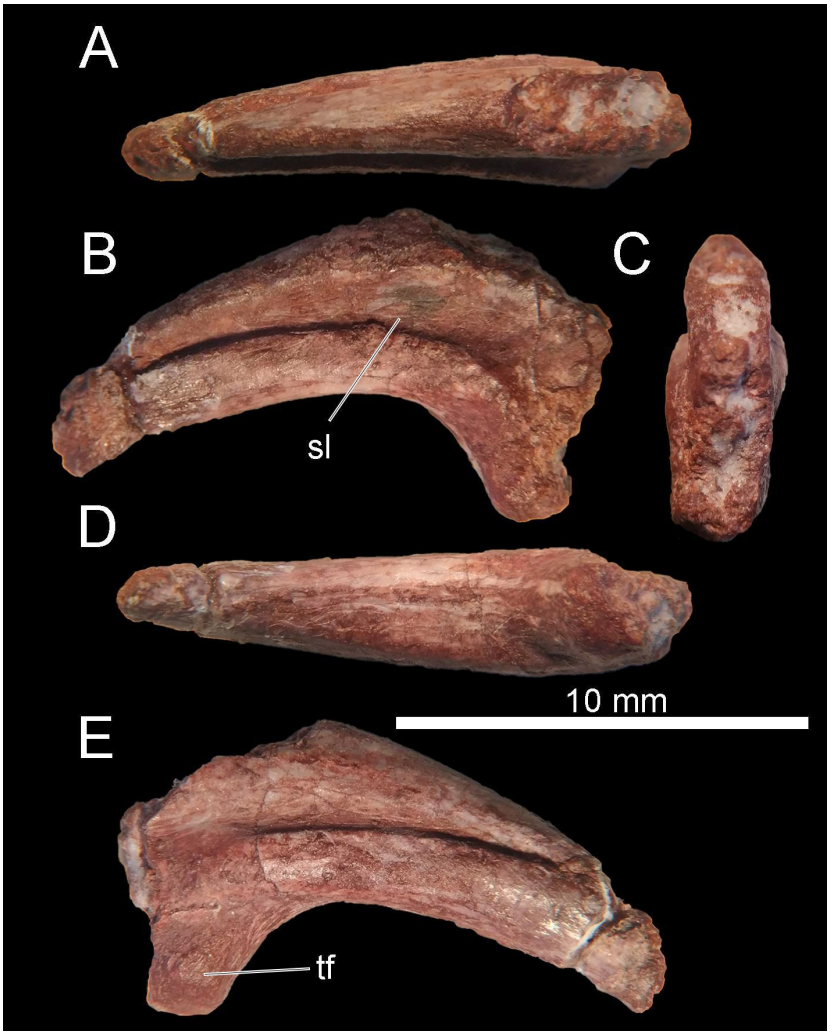

Figure 114. Falange pedal ungueal I-2 izquierda de *Overoraptor chimentoi* (MPCA-Pv 805) en vistas dorsal (**A**), lateral (**B**), proximal (**C**), ventral (**D**) medial (**E**). Abreviaturas: **sl**, surco lateral; **tf**, tubérculo flexor.

Falange II-1

Se conserva la falange derecha II-1. El elemento se encuentra bien preservado, aunque sólo le faltan los cóndilos distales (Figura 115). Debido a las grandes diferencias de tamaño entre las falanges II-1 y II-2 (Tabla S4), la falange II-1 fue incluida en el ejemplar referido (MPCA-Pv 818) tal como propuso Motta et al. (2020). Sin embargo, la falange II-1 articula de forma natural cuando se manipula con el metatarsiano II derecho del ejemplar adulto (MPCA-Pv 805) por lo que no se descarta que la falange corresponda a dicho ejemplar.

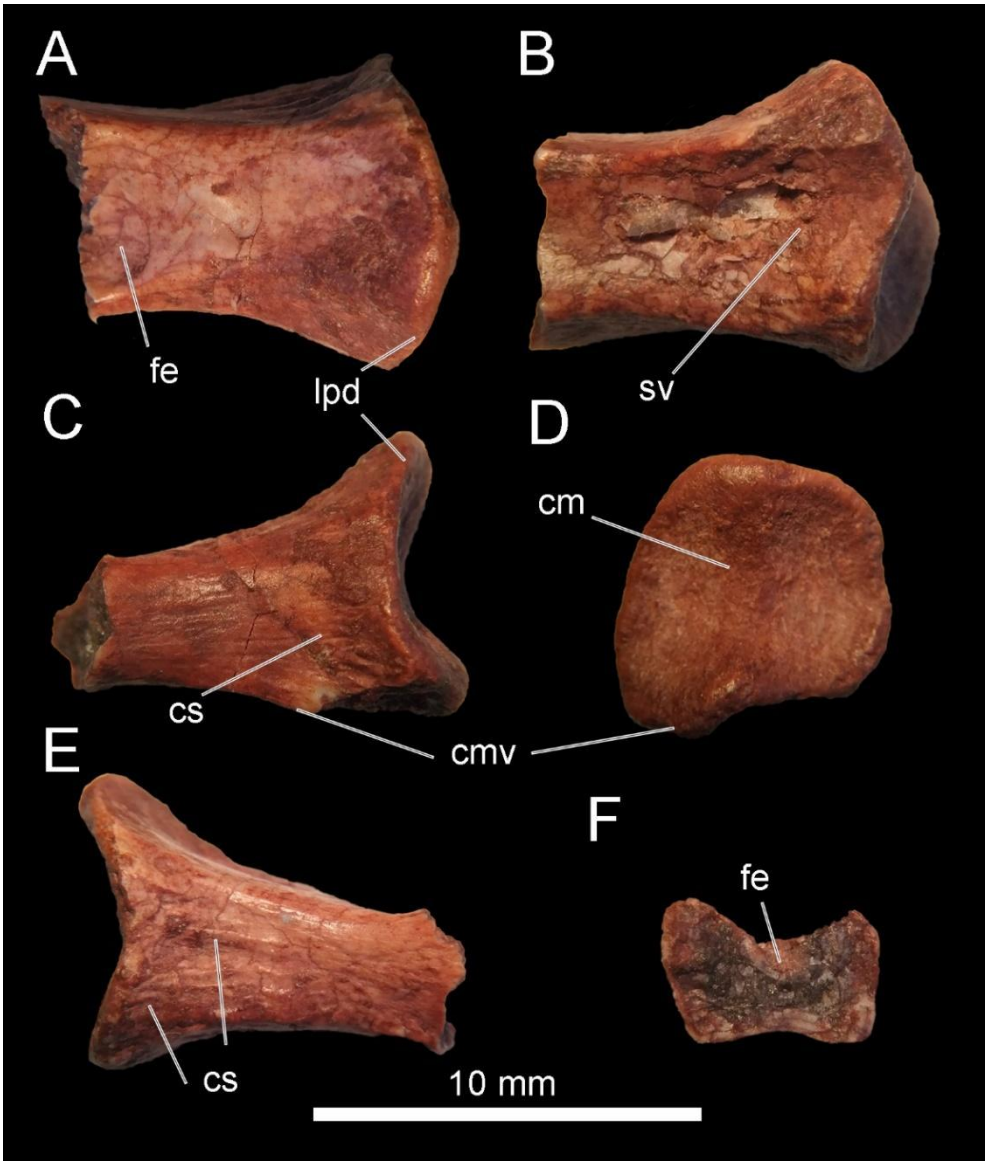

Figure 115. Falange pedal II-1 derecho de *Overoraptor chimentoi* (MPCA- Pv 818) en vistas dorsal (**A**), ventral (**B**), medial (**C**), proximal (**D**) lateral (**E**), distal (**F**). Abreviaturas: **cm**, cresta medial; **cmv**, cresta medioventral; **cs**, crestas y surcos; **fe**, fosa extensora; **ldp**, labio proximodorsal; **sv**, surco ventral.

El elemento es más ancho que alto en su porción media, y muestra una profunda constricción del cuello entre la porción proximal y los cóndilos distales cuando se observa en vista lateral (Figura 115). A su vez, en vista lateral puede observarse un gran desarrollo del labio proximodorsal que se extiende más allá proximalmente que el margen ventral y en vista dorsal, se encuentra más desarrollado en su porción medial.

La superficie articular proximal es ancha y asimétrica cuando se observa en vista proximal y presenta una cresta dorsoventral que divide en dos porciones la superficie en dos concavidades: la concavidad lateral es ancha y baja mientras que la concavidad medial es angosta y alta (Figura 115). Estas concavidades coinciden con los cóndilos distales del MTII por lo que se articulan entre sí naturalmente cuando se manipulan.

La porción media del elemento es lateralmente más ancha que alta. En la superficie dorsal tiene una fosa extensora profunda cerca del extremo distal del hueso (Figura 115).

La superficie lateral de la FII-1 en su porción proximal tiene cicatrices longitudinales bien marcadas. La superficie ventral muestra un profundo surco longitudinal delimitado por crestas proximoventrales, siendo la medial más desarrollada que la lateral (Figura 115). La cresta proximoventral medial es consistente con el desarrollo del talón proximoventral medial presente en la FII-2.

Comparaciones de la falange II-1

La FII-1 de *Overoraptor* muestra la particularidad de poseer un labio dorsoproximal bien desarrollado que no se encuentra en otros paravianos (e.g. *Buitreraptor*, *Neuquenraptor*, *Deinonychus*) por lo que podría tratarse de una condición única de este taxón. Este labio está bien desarrollado, principalmente en su porción medial y aumenta dorsalmente la cara de articulación con el MTII.

Una característica de esta falange compartida con otros paravianos como *Rahonavis*, *Buitreraptor, Neuquenraptor* y *Deinoychus,* pero que no se halla en *Austroraptor,* es la presencia de una cresta medioventral desarrollada, que delimita un canal longitudinal ventral. El desarrollo de esta cresta acompaña la asimetría observada en la FII-2 en la cual se desarrolla una cresta prominente.

Falange II-2

La falange izquierda del holotipo de *Overoraptor* está completa y muestra la morfología típica del dedo II raptoriano especializado de los paravianos basales (Ostrom, 1969) (Figura 116). Debido al tamaño comparado con el metatarsiano II se la asignó al ejemplar holotipo (MPCA-Pv 805).

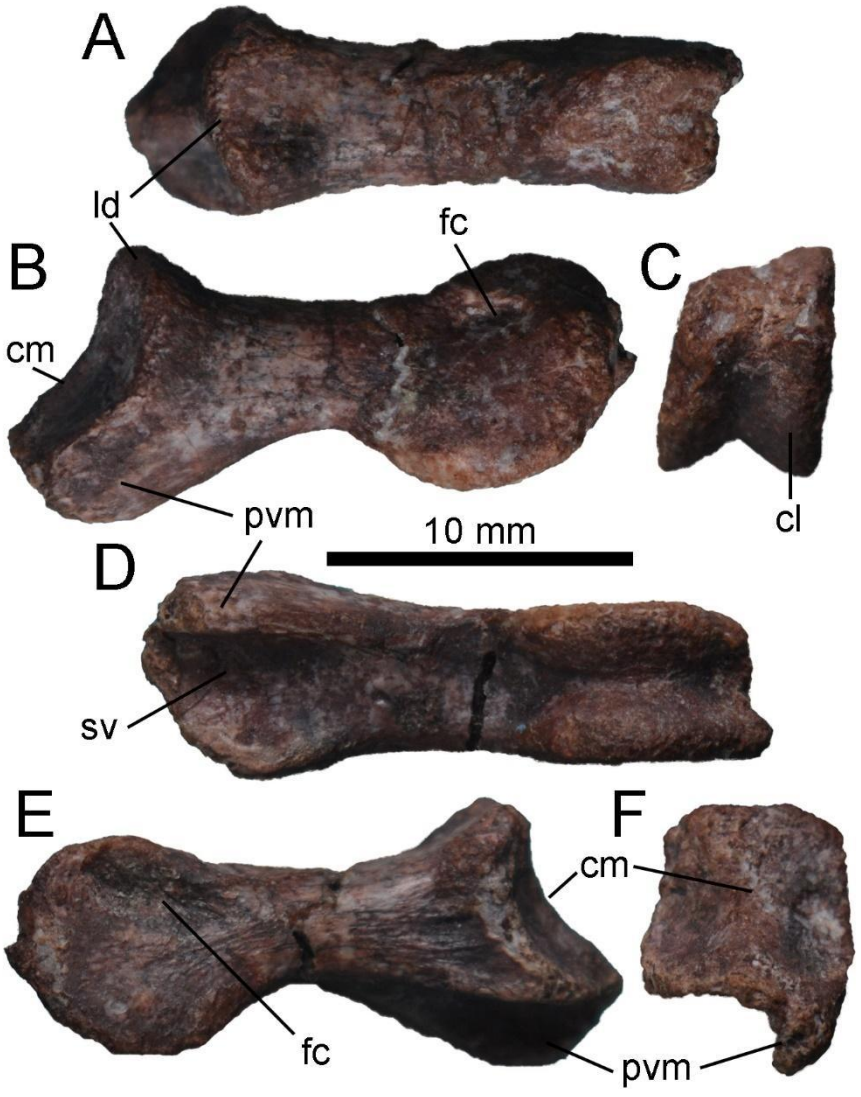

Figure 116. Falange pedal II-2 izquierda de *Overoraptor chimentoi* (MPCA- Pv 805) en vistas dorsal (**A**), medial (**B**), distal (**C**), ventral (**D**) lateral (**E**), proximal (**F**). Abreviaturas: **cl,** cóndilo lateral; **cm**, cresta medial; **fc**, fosa colateral; **ld**, labio dorsal; **pvm**, proceso proximomedial; **sv**, surco ventral.

El elemento es anteroposteriormente más largo que dorsoventralmente alto y muestra una profunda constricción entre la porción proximal y los cóndilos cuando se observa en vista lateral (Figura 116). La superficie articular en dorsoventralmente alta y posee una quilla medial desplazada lateralmente, delimitando una concavidad lateral más pequeña que la medial en vista proximal (Figura 116). A su vez, en vista lateral, se observa un talón proximoventralmente desarrollado que excede posteriormente el margen dorsal como ocurre en la mayoría de los paravianos (Ostrom, 1969). La superficie ventral de este talón muestra un surco flexor longitudinal, que se encuentra delimitado por crestas las longitudinales ventrales lateral y medial. La cresta medial es claramente más desarrollada que la cresta lateral, como puede observarse en vista proximal y lateral (Figura 116).

Los cóndilos distales son de forma circular deprimida cuando se ven en una vista lateral (Figura 116). Los cóndilos son asimétricos, siendo el lateral más ancho y alto que el medial como puede observarse en vista distal (Figura 116). Una particularidad de esta falange es que las fosas colaterales están desplazadas dorsalmente y están separadas por una delgada pared ósea (Motta et al., 2020). En vista dorsal se puede observar la apertura de las fosas colaterales. Las fosas colaterales desplazadas dorsalmente también restringen la superficie para la articulación que se encuentra desarrollada únicamente en la cara distal y ventral del surco intercondilar. Esta condición probablemente indica que la movilidad de la falange ungueal del dedo II está restringida en su superficie dorsal.

Comparación de la falange II-2

La FII-2 de *Overoraptor* es proporcionalmente elongada cuando se compara el alto de los cóndilos distales y el largo total (L/A 2,65) (Tabla S4) con proporciones más bajas que *Microraptor* (2,82), pero más altas que *Sinornithoides* (2,48), *Rahonavis* (2,42), *Buitreraptor* (2,34)*, Neuquenraptor* (2,24)*, Deinonychus* (2,01) y *Austroraptor* (1,69) (Tabla S5). Cabe destacar que los taxones de mayor tamaño corporal (*Deinonychus* y *Austroraptor*) poseen las proporciones más bajas, mientras que los taxones de menor tamaño corporal poseen proporciones más altas (*Microraptor*, *Overoraptor*). Es interesante, que esta proporción es más del doble en aves basales como *Anchiornis* (5,06), y *Archaeopteryx* (4,13) los cuales carecen de las modificaciones en el dígito II típicas de paravianos no avianos.

Una característica de la FII-2 de *Overoraptor* y que comparte con *Buitreraptor, Rahonavis, Pamparaptor* y *Sinornithosaurus* es la presencia de un proceso ventral (ventral "heel") que es lateralmente comprimido y bien extendido ventralmente. Este proceso ha sido nombrado por numerosos autores como sinapomorfía de Unenlagiidae (Makovicky et al., 2005; Novas et al., 2008). Sin embargo, este proceso ventral no se halla presente en otros unenlágidos como *Neuquenraptor, U. paynemili* (Gianechini et al., 2018). Se aclara que este proceso es distinto al proceso posteromedial o proyección ventroproximal típica de los dinosaurios paravianos no avianos que se observa en troodóntidos, eudromaeosaurios, microraptores y unenlágidos. Este proceso en cambio, está ausente en aves basales como *Anchiornis* y *Archaeopteryx*, en *Balaur* y en el taxón antártico *Imperobator*.

Una característica significativa de *Overoraptor* es que ambas fosas colaterales están desplazadas dorsalmente lo que restringe el surco intercondilar en la superficie dorsal de la falange en donde no se encuentra desarrollado. Por lo tanto, la zona de articulación mediante el surco intercondilar con la falange ungueal está restringida a los márgenes anterior y ventral. Esto no ocurre en otros paravianos como *Buitreraptor, Rahonavis,* y *Deinonnychus* donde el surco intecondilar es bien profundo incluso en el margen dorsal. Esto puede en principio ser significativo filogenéticamente, pero también en la funcionalidad ya que restringe el rango de movimiento de la falange ungueal.

Falange II-3 (ungueal)

Este elemento fue descrito originalmente por Motta et al. (2016). La falange ungueal del dígito II no preserva la mitad distal. Este elemento está comprimido lateralmente como las típicas garras en forma de hoz presentes en Paraves basales (Ostrom, 1969) (Figura 117).

La superficie articular muestra una cresta medial dorsoventral que separa ambas superficies articulares. Estas superficies son asimétricas, siendo la superficie medial más ancha que la lateral cuando se observa en vista proximal (Figura 117). Dorsalmente, existe un labio proximodorsal que no se continúa distalmente con el margen dorsal de la falange. En vista lateral se puede observar un tubérculo flexor bien desarrollado localizado en la superficie proximoventral de la falange y está separado de la superficie articular por un surco transversal (Figura 117).

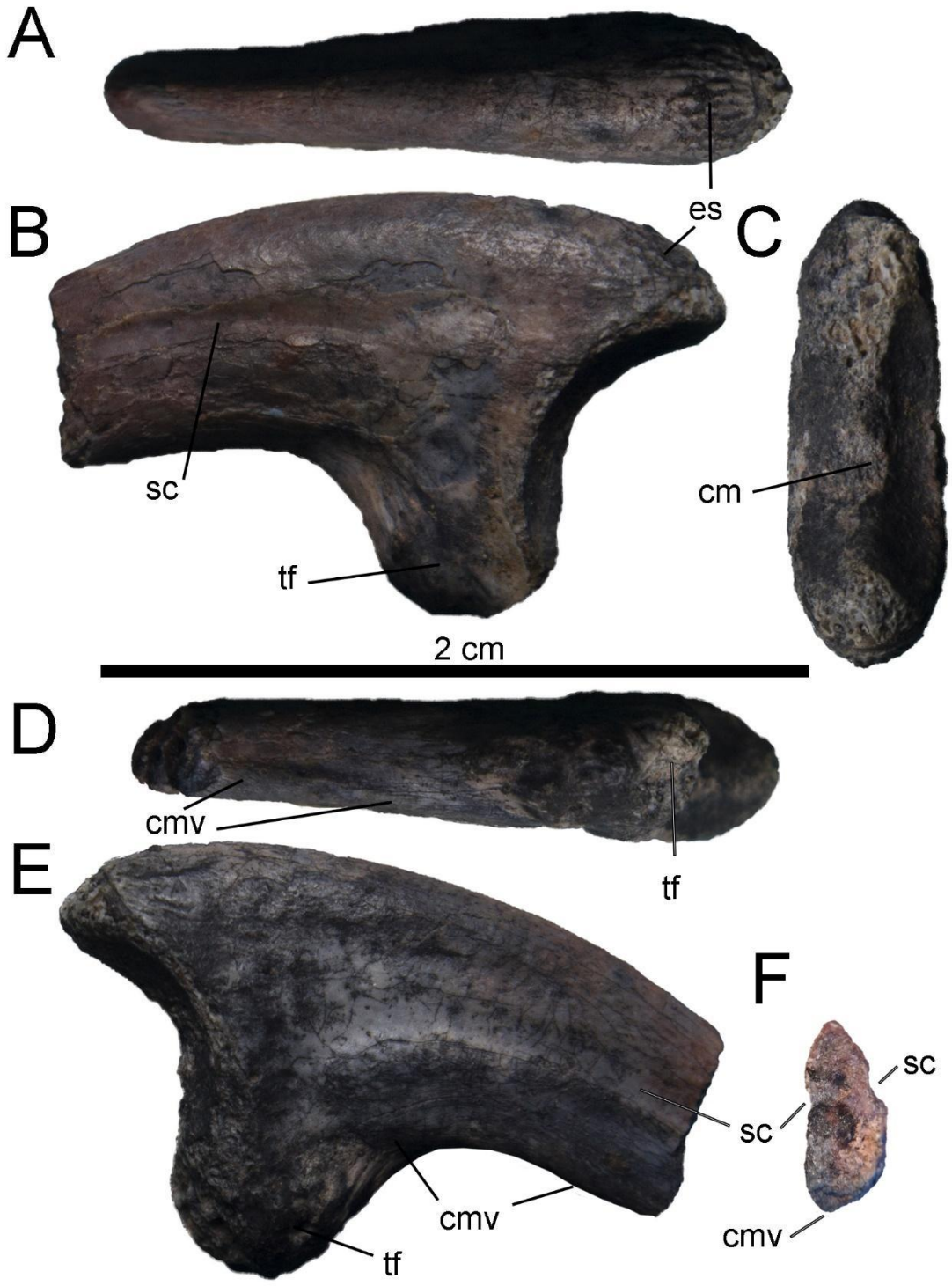

Figure 117. Falange pedal ungueal II-3 izquierda de *Overoraptor chimentoi* (MPCA- Pv 805) en vistas dorsal (**A**), lateral (**B**), proximal (**C**), ventral (**D**), medial (**E**) y corte transversal distal (**F**). Abreviaturas: **cm**, cresta medial; **cmv,** cresta medioventral; **es**, estrías; **tf**, tubérculo flexor; **sc**, surco colateral.

Es notable que la superficie lateral del cuerpo de esta falange ungueal es convexa, mientras que la superficie medial es plana, extendiéndose ventralmente y formando una cresta afilada desplazada medialmente. Esta condición se puede observar en la sección transversal. Los surcos colaterales corren a los lados del cuerpo y son asimétricos, estando el surco lateral desplazado dorsalmente respecto del medial.

Comparaciones de la falange II-3

La FII-3 de *Overoraptor* muestra la cara medial plana, mientras que la cara lateral es convexa como se observa en corte transversal. Esta característica fue mencionada para *Neuquenraptor, Buitreraptor* y *Rahonavis* (Motta et al., 2016; Brissón Egli, 2017; Novas et al., 2018; Gianecchini et al., 2018; Forster et al., 2020). Este carácter fue también observado por Longrich y Currie (2009) en *Herperonychus* como así también en *Sinovenator*. Contrariamente, estos taxones se diferencian de eudromaeosaurios y troodóntidos donde la falange ungueal del dígito II muestran una cresta medial ventral con las caras lateral y medial planas en forma de cuchilla (Longrich y Currie, 2009) como por ejemplo en *Deinonychus, Dakotaraptor* y *Utharaptor* donde se aprecia en corte transversal que ambas caras son planas y terminan en un margen agudo medial.

Falange III-1? (MPCA-Pv 818)

Este elemento se encuentra bien preservado y ha sido hallado recientemente durante la preparación de un bloque de sedimento proveniente del sitio donde ha sido hallado *Overoraptor* (Figura 118). La falange es notablemente pequeña, siendo la mitad del largo de la FII-2 (Tabla S4), por lo que es adicionado al espécimen juvenil referido MPCA-Pv 818. Este hueso es notablemente curvado ventralmente lo que recuerda a la FIII-1 de *Neuquenraptor* (Brissón Egli et al., 2017). Sin embargo, muestra una curvatura ventral notable principalmente en su porción distal, lo que no se asemeja a ninguna falange pedal ni manual de ningún paraviano. Por este motivo, es tratada aquí como una FIII-1 con dudas.

Figure 118. Falange pedal III-1? izquierda de *Overoraptor chimentoi* (MPCA- Pv 818) en vistas dorsal (**A**), ?medial (**B**), proximal (**C**), ventral (**D**) ?lateral (**E**), distal (**F**). Abreviaturas: **cl**, fosa colateral; **sap**, superficie de articulación proximal.

La falange es elongada en vista lateral con una porción proximal mucho más robusta y alta respecto a la porción distal. En vista lateral se observa que el margen proximal es casi el doble de tamaño que el margen distal (Figura 118; Tabla S4) aunque en vista dorsal se observa que la porción proximal es apenas más ancha que la distal.

La porción ventromedial no ha sido preservada, sin embargo, en vista proximal se puede observar que la superficie articular es circular, cóncava y carece de una cresta medial lo que recuerda a la FIII-1 de *Neuquenraptor* (Figura 118).

En la porción media del cuerpo de la falange se observa en vista lateral un notable adelgazamiento dorsoventral del cuerpo, acompañado de una fuerte curvatura ventral del eje (Figura 118). En la superficie dorsal no se aprecia una fosa extensora clara. Los cóndilos poseen forma subcuadrangular en vista lateral y portan amplias fosas colaterales. Ambos cóndilos delimitan una superficie articular apenas ginglimoide como se puede observar en vista distal.

Comparaciones de la falange III-1

Este elemento es asignado con dudas como una FIII-1 de *Overoraptor* por lo que las comparaciones deben ser tomadas con cautela. Sin embargo, Brissón Egli et al. (2017) notan que la FIII-1 de *Neuquenraptor* posee una característica particular que el cuerpo arqueado ventralmente y que también se halla presente en *Pamparaptor* y *Buitreraptor*. En este sentido, la falange descripta presenta esa característica, aunque más arqueada ventralmente que la de los unenlágidos. Cabe destacar que *Rahonavis* carece de este rasgo ya que la FIII-1 muestra un cuerpo recto como en otros paravianos no avianos (Forster et al., 2020).

Falange III-4 (ungueal)

Este elemento ha sido hallado recientemente durante la preparación de un bloque del sitio *Overoraptor*. Se trata de la porción proximodorsal de una falange ungueal (Figura 119). Probablemente se trate de la falange III-4 debido al tamaño comparado con la falange II-3.

Este elemento es ancho trasversalmente y deprimido dorsoventralmente lo que recuerda a la falange ungueal del dígito III. La superficie articular preservada muestra una suave cresta medial que separa concavidades articulares. En vista lateral, se observa un labio dorsoproximal con estrías suaves, que delimita dorsalmente la superficie articular y que se continúa con el margen dorsal de la falange. En vista lateral y medial se observa el inicio de surcos colaterales que no llegan al margen posterior. En vista lateral a su vez, se observan pequeñas protuberancias alrededor del surco colateral (Figura 119).

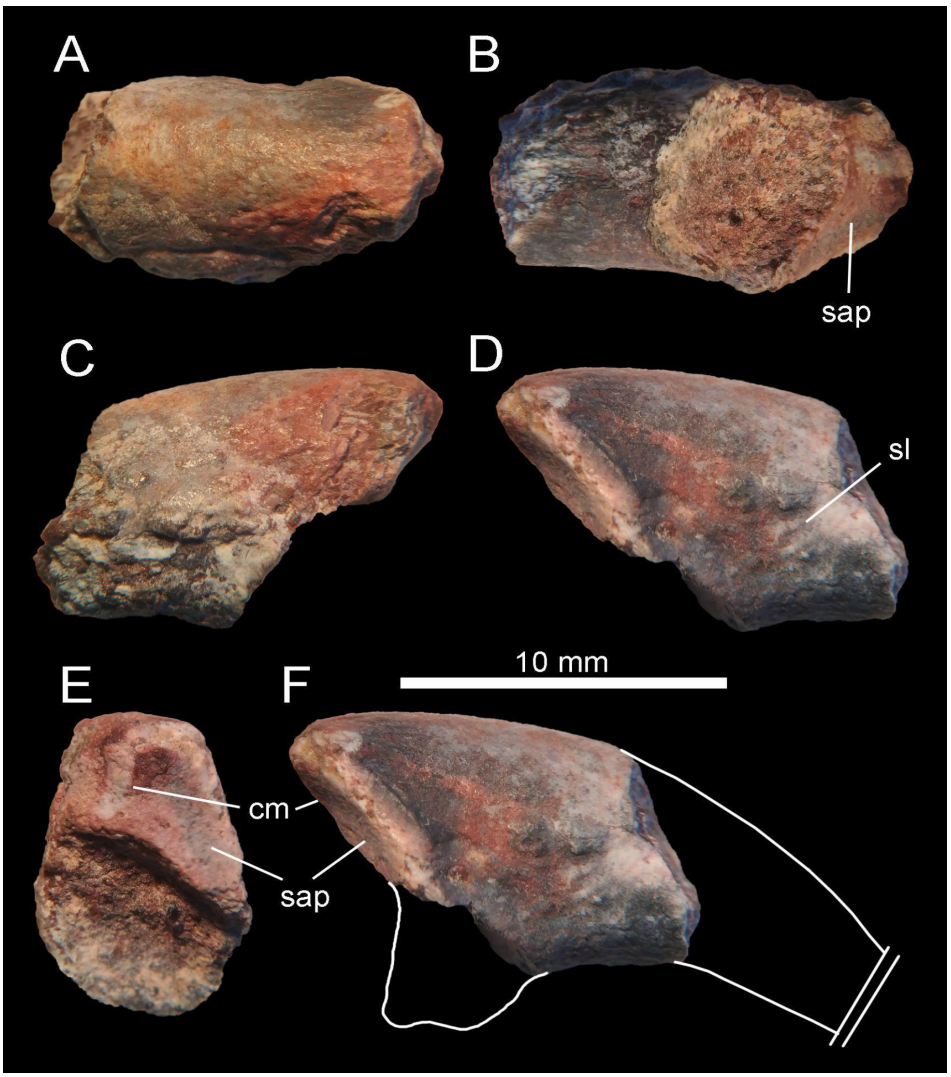

Figure 119. Falange pedal ungueal III-4 de *Overoraptor chimentoi* en vistas dorsal (**A**), ventral (**B**), ?lateral (**C**), ?medial (**D, F**), y proximal (**E**). Abreviaturas: **cm**, cresta medial; **sap**, superficie articular proximal; **sl**, surco lateral.

Falange indet

Este elemento está representado por un fragmento distal y ha sido descripto como la falange III-1 del ejemplar referido de *Overoraptor* debido al pequeño tamaño respecto a la falange II-2 (Figura 120; Tabla S4). Sin embargo, esta asignación aquí es tomada con precaución debido a nuevos materiales de la falange III-1 del ejemplar referido de *Overoraptor* con los cuales contrasta notablemente en el grado de curvatura ventral de la falange (ver arriba).

Figure 120. Falange pedal indet de *Overoraptor chimentoi* (MPCA- Pv 818) en vistas dorsal (**A**), ?medial (**B**), ventral (**C**), ?lateral (**D**) y distal (**E**). Abreviaturas: **cm**, cóndilo medial; **fc**, fosa colateral; **fe**, fosa extensora.

El cuerpo preservado de la falange es liso, y no muestra estructuras con excepción de una fosa extensora profunda en la superficie dorsal proximal adyacente al inicio de la superficie articular. La superficie articular es fuertemente ginglimoide, delimitada por cóndilos circulares en vista lateral (Figura 120). Las fosas colaterales son amplias y profundas. En

vista distal, se observa que el cóndilo medial es más alto dorosoventralmente que el cóndilo lateral. Estas características presentan similitudes con las falanges proximales de los dígitos III y IV de *Buitreraptor* y *Neuquenraptor*, que. sumado al tamaño de la falange, podrían indicar que se trata de una falange proximal del dígito III o IV. En este sentido, el elemento es delgado y apenas curvado ventralmente, como las falanges del dedo III de algunos paravianos, incluidos *Buitreraptor*, *Pamparaptor* y *Neuquenraptor* (Novas et al., 2018; Porfiri et al., 2011; Novas y Pol, 2005), y contrastando con otros paravianos como *Rahonavis* y *Deinonychus* (Ostrom, 1969; Forster et al., 1998) donde el cuerpo es recto. A su vez, contrasta con las falanges del dígito IV, ya que el cuerpo es delgado poco ancho transversalmente.

Conclusiones sobre *Overoraptor chimentoi*

Se realizó la descripción osteológica y presentación de figuras detalladas de *Overoraptor chimentoi* que ampliaron la descripción realizada por autores previos (Motta et al., 2016; 2018; 2020). A su vez, se presentaron y describieron nuevos materiales (falange pedal III-1 y falange pedal III-4).

Este taxón mostró particularidades en su esqueleto que recuerdan a características óseas presentes en *Rahonavis* y aves como una escápula corta y con un proceso acromial bajo y una ulna elongada con cótilos asimétricos. Por otra parte, el miembro posterior de *Overoraptor* muestra similitudes con otros unenlágidos como por ejemplo la presencia de un sistema complejo de crestas y surcos en la superficie lateral de las vértebras caudales, y la presencia de un proceso medioventral de la falange pedal II-2.

CAPÍTULO 8: Comentarios sobre restos de paravianos de Argentina y de especies de Brasil y Antártida

Descripción de restos de Unenlagiidae indet. de la Formación Chorrillo

Sistemática Paleontológica

DINOSAURIA Owen, 1842

SAURISCHIA Seeley, 1888

THEROPODA Marsh, 1881

MANIRAPTORA Gauthier, 1986

PARAVES Sereno, 1997

Unenlagiidae indet. Novas, et al. 2019

Materiales referidos. Falange pedal ungueal del dígito II derecho **(**MPM-PV-21548 (MPM-PV-21549); centro vertebral dorsal (MPM-PV-21546) (Novas et al., 2019).

Materiales referidos nuevos. Dos dientes aislados, fragmento aislado de falange pedal ungueal del dígito II izquierdo; falange pedal III-2 izquierda (MPM-PV-23106).

Localidad y Horizonte. Los restos aquí descriptos (MPM-PV-21548; MPM-PV-21549; MPM-PV-21546; MPM-PV-23106) fueron hallados en rocas de la Formación Chorrillo (Maastrichtiano) en la Estancia La Anita, en cercanías a la localidad de El Calafate, Santa Cruz, Argentina (Novas et al., 2019). La Formación Chorrillo suprayace a los depósitos fluviales de la Formación La Irene y a los depósitos marinos de la Formación Calafate (Moyano-Paz et al., 2022). La Formación Chorrillo consiste principalmente de sedimentos siliciclásticos de grano fino de color rojizo, verdoso y grisáceo que alternan con conglomerados verdosos y amarillentos, cuerpos de areniscas y conglomerados y depósitos heterolíticos subordinados (Nullo et al., 2006; Moyano-Paz et al., 2022). En la misma localidad ha sido documentada una notable diversidad de gasterópodos terrestres y dulceacuícolas, así como leños fósiles y asociaciones palinológicas. Respecto a los

vertebrados, se hallaron restos de peces Lamniformes, ranas pipoideos y *Calyptocephalla* sp., serpientes aniliodeas y matsoideas, tortugas hidromedusininas y meiolánidas, restos de plesiosaurios elasmosáuridos y dientes de posibles mosasaurios, y del mamífero gondwanterio *Magallanodon baikashkenke* (Novas et al., 2019; Chimento et al., 2021; Moyano-Paz et al., 2022). Respecto a la fauna de dinosaurios ornitisquios, se hallaron numerosos ejemplares del ornitópodo elasmariano *Isasicursor santacrucensis* y restos fragmentarios de ankylosaurios y hadrosaurios (Novas et al., 2019; Rozadilla et al., 2021; Moyano-Paz et al., 2022). La fauna de saurópodos se encuentra integrada por el titanosaurio *Nullotitan glaciaris* y restos de titanosaurios indeterminados (Novas et al., 2019; Moyano-Paz et al., 2022). Por último, la fauna de terópodos se encuentra integrada por el megaraptórido *Maip macrothorax* y por restos aislados de megaraptóridos de pequeño tamaño (Aranciaga Rolando et al., 2022b), como así también por el ave neognata *Kookne yeutensis* y restos aislados de enantiotnites indet. (Novas et al., 2019; Moyano-Paz et al., 2022).

Descripción

Novas et al. (2020) dieron a conocer restos de falanges pedales de unenlágidos representados por una falange pedal ungueal del dígito II (MPM-PV-21548) y una falange III-2 (MPM-PV-21549). A su vez describieron una vértebra dorsal que refirieron a Megaraptoridae indet. (MPM-PV-21546), la cual ha sido reciente reevaluada como perteneciente a Unenlagiidae indet. por Aranciaga Rolando et al. (2022b).

En una campaña realizada en marzo de 2022 en la misma localidad se hallaron nuevos restos de unenlágidos que son descriptos a continuación por primera vez. Los mismos consisten en dos dientes aislados, un fragmento de falange ungueal del dígito II del pie y la segunda falange del dígito III también del pie (MPM-PV-23106). Estos nuevos restos fueron hallados en rocas de la Formación Chorrillo (Maastrichtiano) y provienen del "Sitio del Monotrema", diferente de donde fueron hallados los restos dados a conocer por Novas et al. (2019) ("sitio 4").

Por último, Novas et al. (2020) describieron una falange III-2 de un posible unenlágiido (MPM-PV-21549). Esta falange es reevaluada aquí ya que en una nueva expedición a las capas de la Formación Chorrillo se halló una falange que es prácticamente indistinguible de la falange III-2 de *Neuquenraptor* (ver más abajo). Por este motivo, la falange III-2 dada a

conocer por Novas et al. (2020) es tratada aquí como una falange indeterminada de terópodo indeterminado ya que carece de rasgos distintivos que la asignen al grupo Unenlagiidae.

Debido a la gran cantidad de restos de megaraptóridos hallados en la Fm. Chorrillo (Novas et al., 2019; Moyano-Paz, 2022), se realizarán comentarios en cada caso para soportar la asignación de los restos a Unenlagiidae y no como Megaraptoridae.

Dientes

Los dos dientes aislados fueron hallados en la Formación Chorrillo en cercanías de la localidad donde fuere hallada la falange III-2 descripta más abajo ("Sitio del Monotrema"), pero diferente de la vértebra dorsal y la falange II-3 del pie descripta por Novas et al. (2019; "sitio 4").

Los dientes están representados por la corona y carecen de la raíz (Figura 121). Son pequeños, curvados apicalmente, carecen de carina y serración en la cara mesial, mientras que poseen una carina sin serración apenas marcada en la porción apical de la cara distal. Los dientes descriptos aquí, como así también los dientes de los unenlágidos conocidos (Makovicky et al., 2005; Novas et al., 2009; Gianechini et al., 2011a;b), se asemejan a los dientes de los megaraptores en la presencia de una depresión labial y lingual en la base, lo que da un contorno de "8" en sección (Hendrickx et al., 2020; Novas et al., 2019; Moyano-Paz, 2022; Aranciaga Rolando, 2022b) o subrectangulares como en los dientes aquí descriptos y los dientes del dentario de *Austroraptor*. Sin embargo, los dientes de la Fm. Chorrillo poseen diferencias claras con megaraptóridos que son expuestas a continuación. En primer lugar, se diferencian en que la curvatura apical es menos marcada. En segundo lugar, se diferencian en que los dientes aquí descriptos poseen carinas sin serración en ambas caras, mientras que los dientes de megaraptóridos hallados, como así también los conocidos hasta la actualidad en miembros de megaraptóridos, poseen carinas con serraciones al menos en la cara distal, esto también presente la serración en la carina de la cara mesial de megaraptores (Novas et al., 2008; 2019; Porfiri et al., 2014; Coria y Currie, 2016 Hendrickx et al., 2020; Moyano-Paz et al., 2022; Aranciaga Rolando et al., 2022b). Por último, los dientes aquí descriptos poseen sección subcircular en el punto medio, mientras que los dientes de megaraptóridos son comprimidos lateralmente (Hendrickx et al., 2020; Novas et al., 2019; Moyano-Paz et al., 2022; Aranciaga Rolando et al., 2022a,b). Debido a las diferencias listadas, se consideran a los dientes descriptos aquí como dientes de un posible unenlágido.

Sin embargo, la morfología de la serie dentaria completa de los megaraptóridos aún es desconocida (e.g. dientes premaxilares), por lo que la asignación debe ser tomada con cautela.

Los dientes de posible unenlágido de la Fm. Chorrillo son cónicos, por lo que recuerda a los dientes anteriores del dentario descritos previamente para *Austroraptor*, que son cónicos, mientras que los dientes maxilares de *Austroraptor* son comprimidos transversalmente. Por lo tanto, los dientes hallados en la Formación Chorrillo podrían corresponder a los dientes izquierdos anteriores del dentario, aunque su pobre preservación hace que esta determinación sea provisoria.

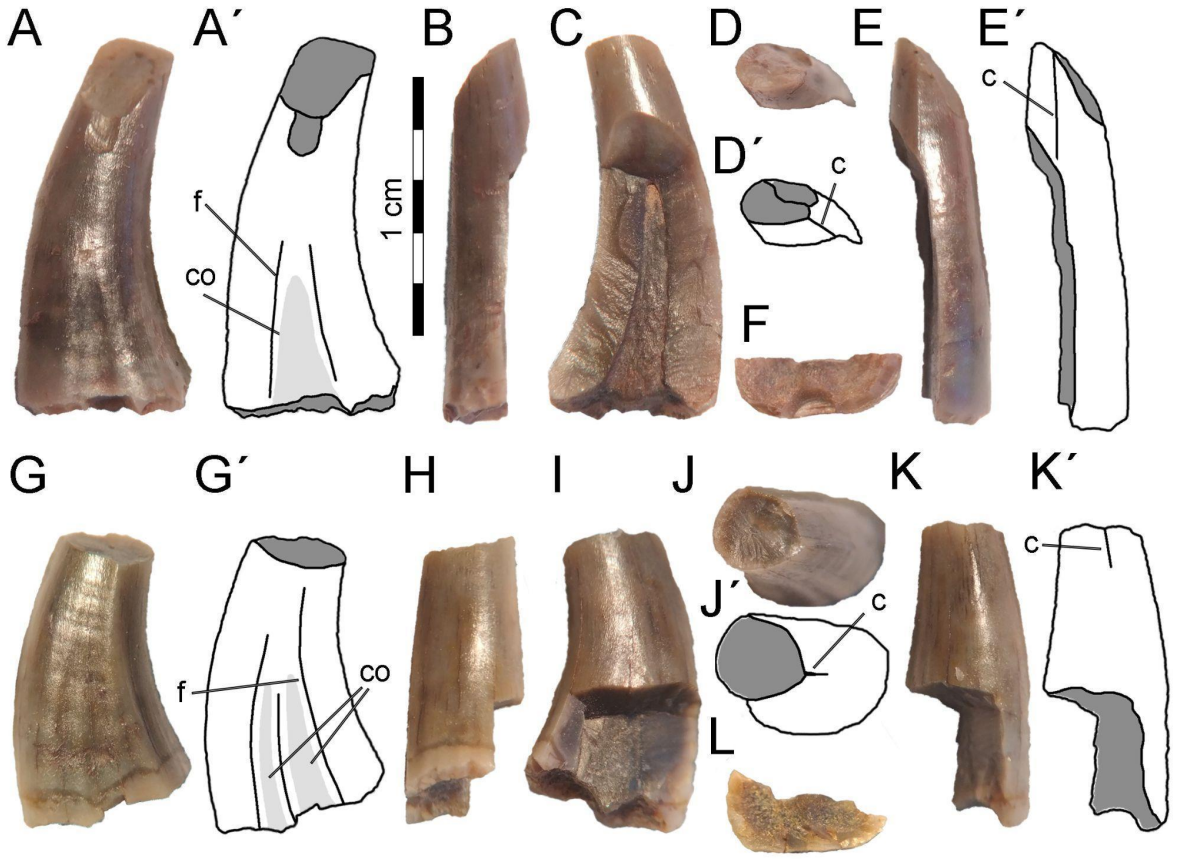

Figura 121. Dientes del dentario aislados de Unenlagiidae indet. (MPM-PV-23106). Diente "1" (**A-F**) y "2" (**G-L**) en vista labial (**A, G**), distal (**B, H**), lingual (**C, I**), apical (**D, J**), mesial (**E, K**) y basal (**F, L**) Abreviaturas: **c**, carina; **co**, concavidad; **f**, "flute" o cresta.

Posibles dientes del dentario "1" y "2"

La posición de los dientes es difícil de aseverar, por tal motivo se denominan a los dientes como "1" y "2" debido a que el diente aislado 1 es en apariencia más robusto que el diente aislado 2. La porción apical y basal del diente no están preservadas (Figura 121). Ambos dientes poseen una curvatura mesial de la corona, como así también por la condición cónica a lo largo de la mitad apical de la corona. No se puede observar una curvatura lingual. Tal como ocurre con el diente 2, el corte transversal de su extremo apical del diente 1 es de contorno circular, mientras que la sección transversal del extremo basal muestra un contorno subrectangular.

Un rasgo particular de ambos dientes es que la cara mesial carece de carina, mientras que la cara distal posee una carina sin serración en su extremo apical que no continúa en su porción más basal (Figura 121).

Otra característica distintiva de estos dientes es la presencia de una concavidad subtriangular en su cara lingual rodeada de dos crestas suaves. El diente 1, a su vez, posee una cresta medial suave que corre entre ambas crestas laterales, mientras que no se encuentra presente en el diente 2. Por último, el diente 1 presenta crestas laterales más marcadas y delimitadas y que se extienden más apicalmente que las crestas laterales del diente 2.

Comparaciones de los dientes

Los dientes de unenlágidos son distintivos debido a que presentan dientes pequeños, con ausencia de serraciones en sus caras mesiales y distales, y que presentan crestas y surcos en sus caras linguales y labiales (Makovicky et al., 2005; Novas et al., 2009; Gianechini et al., 2011a;b). Esta morfología dental presente en unelágiidos contrasta con la observada en otros terópodos hallados en el Cretácico de Patagonia en los cuales se puede observar carinas aserradas en ambas (e.g. Carcharodontosauridae, Abelisauridae) o en una de las caras (e.g. Megaraptoridae). En este sentido, los dientes 1 y 2 de la Formación Chorrillo aquí descriptos coinciden en morfología general con los dientes de unenlágidos conocidos.

Los únicos restos de dientes inequívocos de unenlágidos de Patagonia corresponden a los dientes asociados a los restos craneanos de *Buitreraptor* y *Austroraptor* (Makovicky et al., 2005; Novas et al., 2009; Gianechini et al., 2011; 2018). En este sentido, los dientes 1 y 2 de La Anita se asemejan a los dientes de *Buitreraptor* y *Austroraptor* en la curvatura distal del

ápice y en que carecen de carinas con serraciones. Sin embargo, se diferencia de ambos taxones en que los dientes de La Anita poseen una carina marcada en la porción apical de la cara mesial, mientras que en *Austroraptor* no hay carinas (Novas et al., 2009) y en *Buitreraptor* no hay carinas mesiales (Gianechini et al., 2017). Esta diferencia debe ser tomada con precaución, ya que si bien algunos estudios de los dientes de unenlágidos muestran la variabilidad de morfologías existentes en un mismo individuo (e.g. *Buitreraptor*; Gianechini et al., 2011a;b; 2017), aún desconocemos en detalle cómo cambian los patrones morfológicos a lo largo de la serie dentaria.

El estudio realizado previamente en esta contribución de la serie dentaria de *Austroraptor* (ver capítulo 5), permite sugerir una asignación tentativa de estos materiales de la Formación Chorrilo. Estas piezas se asemejan a los dientes del dentario de *Austroraptor* en que ambos son cónicos y se diferencian de los dientes maxilares de *Austroraptor* cómo así también los dientes maxilares y del dentario observados en *Buitreraptor* que son más anchos mesio-distalmente (Gianechini et al., 2011a;b). *Buitreraptor* posee dientes más comprimidos labiolingualmente, con la sección en "8" en su porción basal (Gianechini et al., 2011a;b). En contraste, *Austroraptor* y los dientes del dentario de Fm. Chorrillo poseen una sección subrectangular en la porción basal (Figura 121).

Por otra parte, cabe destacar que los dientes de La Anita muestran una curvatura distal, recordando a la condición de *Buitreraptor* y de los dientes del dentario de *Austroraptor*, que contrastan con los dientes del maxilar de *Austroraptor* que poseen una notable curvatura disto-lingual.

Tanto los dientes preservados de *Buitreraptor, Austroraptor* y los dientes de La Anita poseen crestas y concavidades en alguna de sus caras labial o lingual. En *Buitreraptor*, el número de concavidades y crestas, como así también la disposición de las mismas varían a lo largo de la serie dentaria (Gianechini et al., 2011). En algunos dientes de *Buitreraptor* existen crestas ("flutes") que rodean concavidades longitudinales. El número de crestas varía de 2 a 5 en diferentes dientes preservados de *Buitreraptor* (Gianechini et al., 2011) aunque se desconoce cómo varían a lo largo de la serie dentaria ya que muchos dientes de *Buitreraptor* se hallaron aislados, y en su mayoría los dientes implantados en el cráneo se encuentran expuestos únicamente en su cara labial. Para el caso de *Austroraptor*, se indicó en esta contribución que únicamente los dientes dentarios anteriores poseen hasta tres crestas, y que se ubican en la cara labial. Los dientes de la Fm. Chorrillo el número de crestas varía entre 2 el (diente 1) y 3

(diente 2) (Figura 121) por lo que se encuentra dentro del rango de diversidad conocido en otros unenlágidos.

Los dientes de La Anita poseen la particularidad de que las crestas y concavidades laterales no alcanzan el ápice del diente (Figura 121). Sin embargo, las crestas y concavidades de los dientes de *Buitreraptor* varían en largo apico-basal: algunos dientes poseen crestas linguales y labiales que se extienden a lo largo de toda la longitud de la corona llegyo hasta el ápice, mientras que otros se ubican en la base, y no llegan al extremo apical (Gianechini et al., 2011). Por ejemplo, en algunos dientes de la porción media del maxilar de *Buitreraptor* no se observan concavidades y crestas en vista labial lo que recuerda a los dientes de La Anita, mientras que otros dientes como el material aislado de *Buitreraptor* presenta crestas y concavidades longitudinales bien marcadas incluso hasta el ápice de la corona (Gianechini et al., 2011, fig 4). Para el caso de *Austroraptor*, los dientes están rotos y erosionados lo que dificulta el reconocimiento de crestas y surcos. Sin embargo, en algunos dientes anteriores del dentario se puede observar al menos 3 crestas similares a las que se observan en *Buitreraptor* y que llegan al ápice, pero que se diferencian de las crestas de los dientes de La Anita ya que no se encuentran juntas ni tampoco son fuertemente marcadas.

Por último, la superficie estriada presente en los dientes de *Austroraptor* no se observa en los dientes aislados de la Fm. Chorrillo.

En resumen, los dientes de La Anita poseen características coincidentes con otros unenlágidos como la presencia de crestas y concavidades laterales, y la falta de carinas serradas en la superficie mesial. A su vez, los dientes de La Anita se asemejan con los dientes del dentario de *Austroraptor* en ser cónicos mientras que los dientes de *Buitreraptor* son labiolingualmente comprimidos. Los dientes de La Anita muestran semejanzas con los dientes conocidos de *Austroraptor* y *Buitreraptor*, aunque presentan la particularidad de poseer el sistema de crestas y concavidades ubicado basalmente sin alcanzar el ápice por lo que aumenta la variabilidad de morfologías dentarias conocidas para los unenlágidos.

Vértebra dorsal

Una vértebra dorsal que ha sido publicada por Novas et al. (2019) como correspondiente a un Megaraptoridae indet. (MPM-PV-21546) y fue reconsiderada por Aranciaga Rolando et al. (2022b) como Unenlagiidae indet. debido a las similitudes con las vértebras dorsales de

Unenlagia. El tamaño estimado por Novas et al. (2019) es de 3 metros de largo, similar al largo estimado según la falange aislada ungueal (ver más abajo) de la Formación Chorrillo que fue hallada en el mismo sitio ("sitio 4") que la vértebra dorsal.

La vértebra preserva únicamente el centro vertebral. Se observa una sutura sin fusionar del cuerpo vertebral para el arco neural lo que indica probablemente que se trate de un espécimen juvenil (Novas et al., 2019) (Figura 122). La vértebra dorsal muestra una cara articular anterior subcircular apenas más pequeña que la superficie articular posterior (Figura 122) tal como ocurre en megaraptóridos y unenlágidos (e.g. *Unenlagia*).

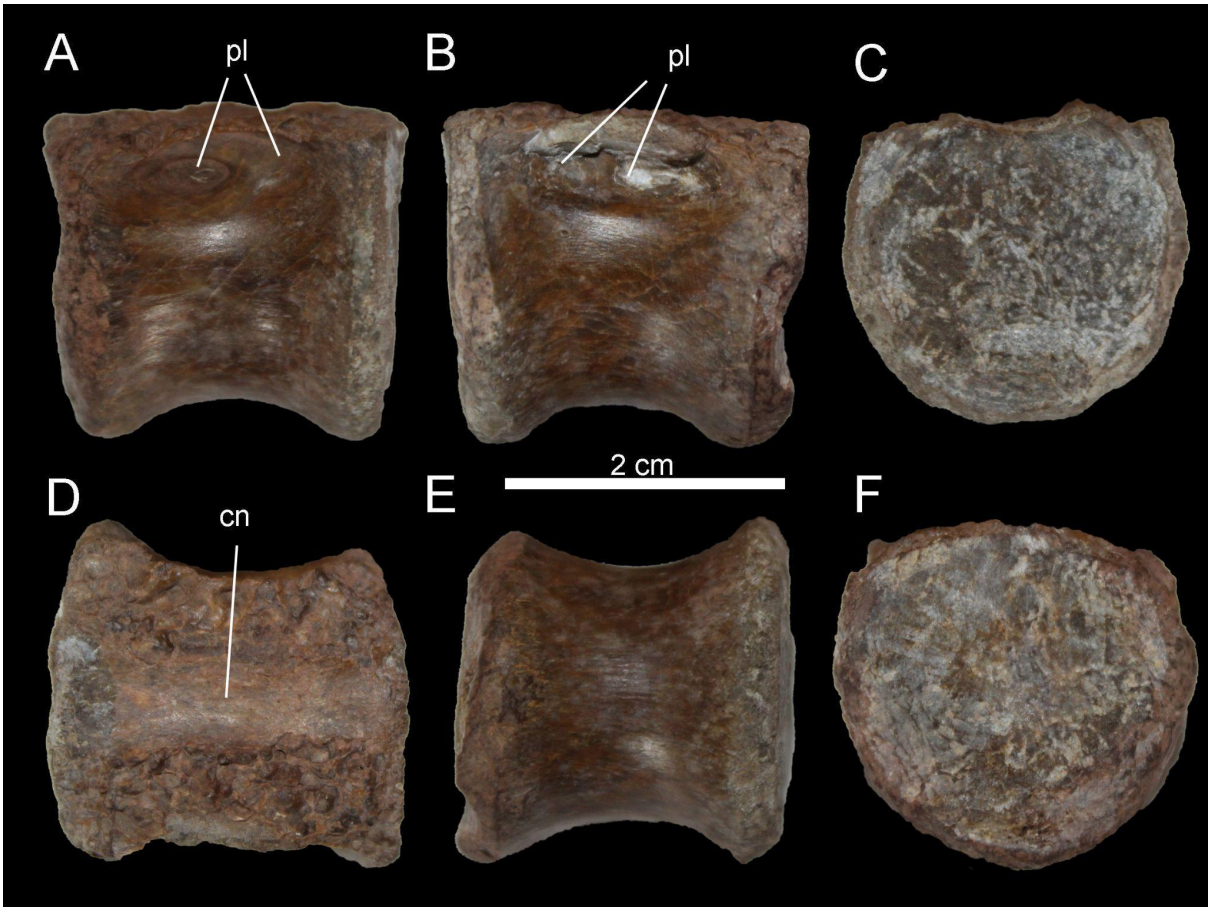

Figure 122. Vértebra aislada de Unenlagiidae indet. de la Formación Chorrillo (MPM-PV-21546) en vista lateral izquierda (**A**), lateral derecha (**B**), anterior (**C**), dorsal (**D**) ventral (**E**) y posterior (**F**). Abreviaturas: **cn**, canal neural; **pl**, pleurocelo.

El centro vertebral carece de procesos ventrales posteriores para la articulación de los arcos hemales, por lo que se consideran aquí como vértebras dorsales. El centro vertebral posee un cuerpo con forma de reloj de arena, muestra una fuerte constricción en el sector medio, tal como se observa en vista ventral y vista lateral como ocurre en las vértebras dorsales

posteriores de *Unenlagia* y *Deinonychus* (Ostrom, 1969; Novas y Puerta, 1997; Novas et al., 2021) y en megaraptóridos (Sereno et al., 2009; Aranciaga Rolando, 2022a,b). Sin embargo, se observan algunas diferencias entre las vértebras dorsales de MPM-PV-21546 con megaraptóridos y que se asemejan a unenlágidos. En la cara lateral, se observan dos pleurocelos. El pleurocelo anterior es más amplio y profundo que el posterior, y se encuentran separados por una lámina que rodea el pleurocelo anterior. Ambos pleurocelos están rodeados por una lámina que se encuentra muy marcada en su margen dorsal y posterior. Este reborde dorsal y posterior se encuentra presente en las dorsales de *Unenlagia comahuensis, U. paynemili* y en las vértebras dorsales anteriores de *Austroraptor* (Figura 123), pero no así en las vértebras dorsales de megaraptóridos como *Aerosteon* y *Maip* (Sereno et al., 2008; Aranciaga Rolando, 2022a,b) donde el reborde que rodea a los pleurocelos es marcado en su margen ventral (Figura 123). Por otra parte, las caras articulares de MPM-PV-21546 son del mismo alto cuando se observan en vista lateral, similar a lo que ocurre en las vértebras dorsales de *Unenlagia*, pero contrastando con las vértebras dorsales conocidas de megaraptores que poseen la cara anterior más alta que la cara posterior cuando se observa en vista lateral (Sereno et al., 2008; Aranciaga Rolando, 2022a,b). Estas diferencias anatómicas sugieren que la vértebra MPM-PV-21546 de Fm. Chorrillo podría tratarse de un unenlágido.

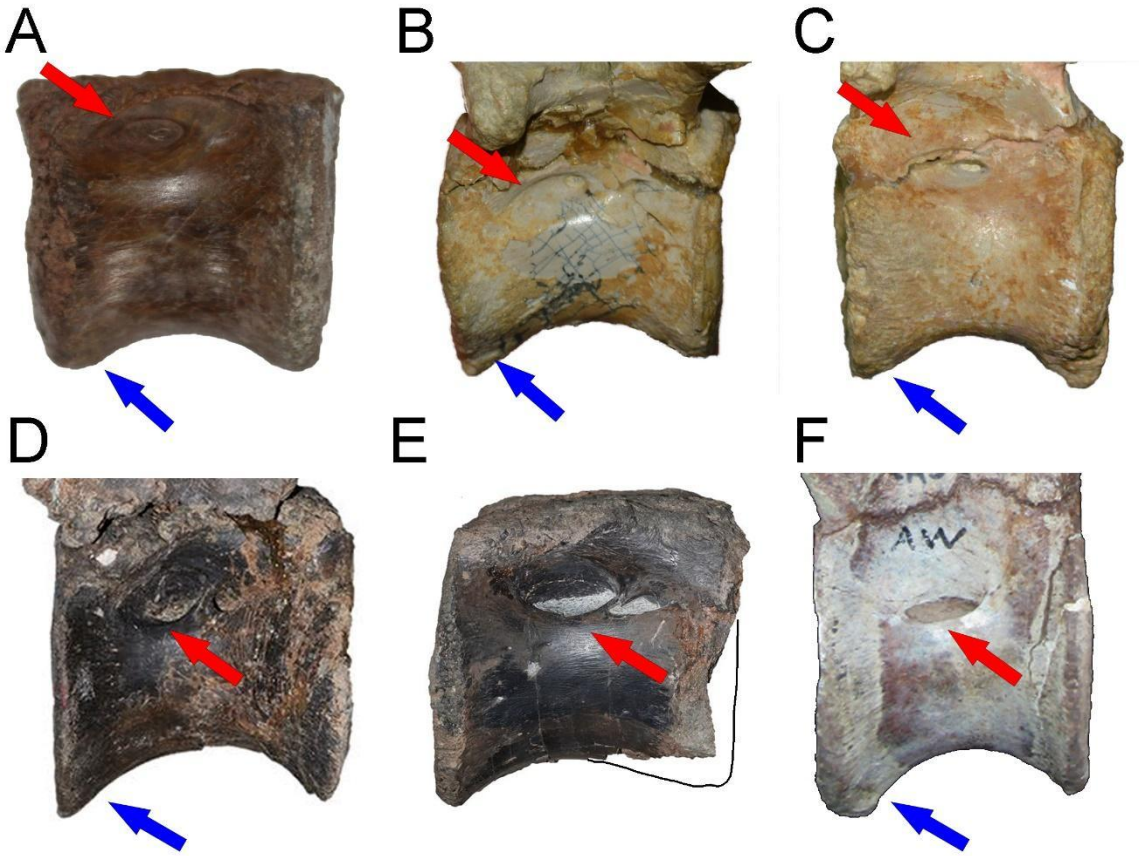

Figura 123. Comparación de vértebras dorsales de unenlágidos (**A?-C**) y megaraptóridos (**D-F**) selectos en vista lateral izquierda incluyendo MPM-PV-21546 (**A**), dorsal 8 y 10 de *Unenlagia* (**B, C**), dorsal 9 y 10?-11? de *Maip* (**D, E;** modificado de Aranciaga Rolando et al., 2022b) y dorsal 8 de *Aerosteon* (**F**; modificado de Aranciaga Rolando et al., 2022a). Referencias: las flechas rojas indican el borde marcado dorsal en unenlágidos y ventral en megaraptóridos; las flechas azules muestran la cara anterior articular la cual es de igual alto a la cara posterior en unenlágidos, mientras que es más alta en megaraptóridos. Imagen no escalada.

La posible vértebra de unenlágido de Formación Chorrillo no muestra una quilla en posición ventral y anterior como ocurre en las vértebras anteriores de *Austroraptor*, *Unenlagia* y *Deinonychus* (Ostrom, 1969; Novas et al., 2021). Estas características sugieren que la vértebra se trata de una dorsal posterior.

Falange II-3 (ungueal) del pie

El material MPM 21548 consiste una falange ungueal del dígito II derecho que se encuentra pobremente preservada (Figura 124) y fue descripta originalmente por Novas et al. (2019). Únicamente se representa la porción proximoventral.

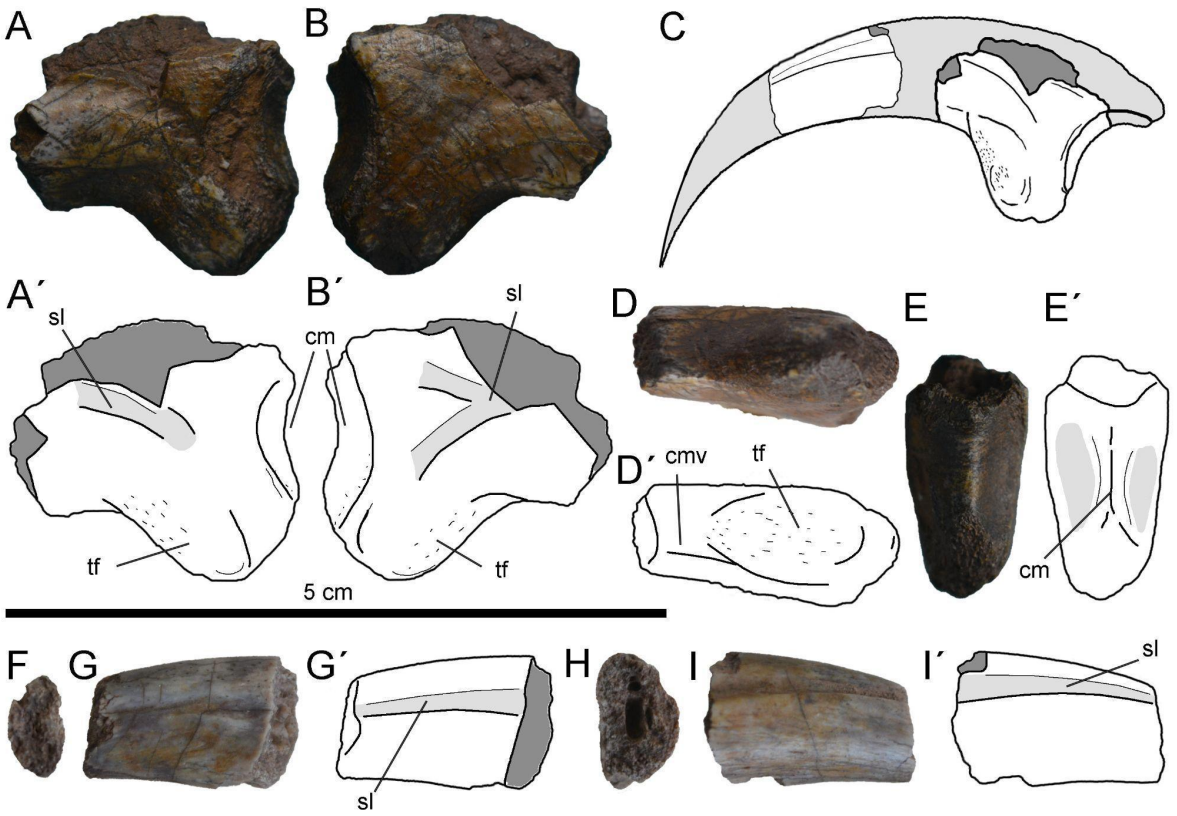

Figure 124. Fragmentos aislados de Unenlagiidae indet. de la Formación Chorrillo. Fragmento proximal izquierdo (**A-E**; MPM 21548), fragmento distal derecho (**F-I**; MPM-PV-23106) y reconstrucción interpretativa de los fragmentos hallados (fragmento MPM-PV-23106 espejado) mostrando el similar tamaño de ambas falanges recuperadas. Imágenes en vista lateral (**A, C, I**), medial (**B, G**), ventral (**D**), proximal (**E, H**) y distal (**F**). Abreviaturas: **cm**, cresta medial; **cmv**, cresta medioventral; **tf**, tubérculo flexor; **sl**, surco lateral.

Este elemento muestra una fuerte compresión transversal como ocurre en la falange ungueal del dígito II de los paravianos (Gauthier, 1986) y en la falange ungueal manual de los dígitos I, II y III de megaraptóridos (Novas, 1998; Calvo et al., 2004c). Sin embargo, existen diferencias apreciables entre las ungueales de megaraptóridos y paravianos no-avianos que permite asignar este material como paraviano. Las falanges ungueales conocidas de megaraptóridos poseen un par de concavidades ventrolaterales que se ubican sobre el tubérculo flexor en la cara ventral y se encuentran separados por una pequeña protuberancia (Novas, 1998; Calvo et al., 2004c; White et al., 2012). Contrariamente, y similar a lo que ocurre en falanges ungueales pedales del dígito II de paravianos, la falange de Fm. Chorrillo posee un tubérculo flexor desarrollado con la presencia de pequeñas rugosidades y forámenes pero sin la presencia de concavidades marcadas como las observadas en megaraptóridos (e.g.

Megaraptor, Australovenator) (Figura 125). Por otra parte, las falanges ungueales de los digitos II y III de megaraptóridos poseen una expansión ventral a la cara articular del cuerpo de la falange. Esta expansión a su vez se encuentra separada notablemente por el surco colateral como puede apreciarse en vista lateral (Figura 125). Esta genera que, en vista lateral, el tubérculo flexor de la ungueal se localice anteriormente respecto al eje dorsoventral de la articulación de la falange. Esta condición se observa en las falanges manuales de megaraptóridos (e.g. *Megaraptor, Australovenator*) incluso en falanges manuales de paravianos no avianos (e.g. *Buitreraptor*). Contrariamente, en las falanges pedales del dígito II de paravianos-no avianos (e.g. *Buitreraptor*, *Deinonychus*) como así también en MPM 21548, el tubérculo flexor se proyecta ventralmente, casi a la misma altura proximal del eje articular dorsoventral (Figura 125). Estas características sugieren que MPM 21548 corresponde probablemente a una falange pedal del dígito II de un paraviano no-aviano cuya interpretación es seguida en la siguiente tesis.

El ancho transversal es 9,9 mm y es comparable en tamaño y robustez con la ungueal preservada de *Neuquenraptor argentinus* (MCF PVPH 77; Novas y Pol, 2005; Brissón et al., 2017). La F II-3 muestra una forma elíptica en sección transversal, con surcos colaterales colocados asimétricamente, como ocurre en otros paravianos no-avianos (Rauhut y Werner, 1995). La superficie lateral es plana, mientras que la medial es dorsoventralmente convexa. El tubérculo flexor proximoventral se encuentra bien desarrollado y muestra rugosidades en su superficie ventral, como ocurre en terópodos paravianos (p. ej., Ostrom, 1969) y, como se mencionó anteriormente, se diferencia de las falanges manuales de megaraptores que poseen dos concavidades separadas por un proceso (Figura 125). La superficie articular proximal presenta una quilla dorsoventral bien definida que separa dos concavidades subiguales.

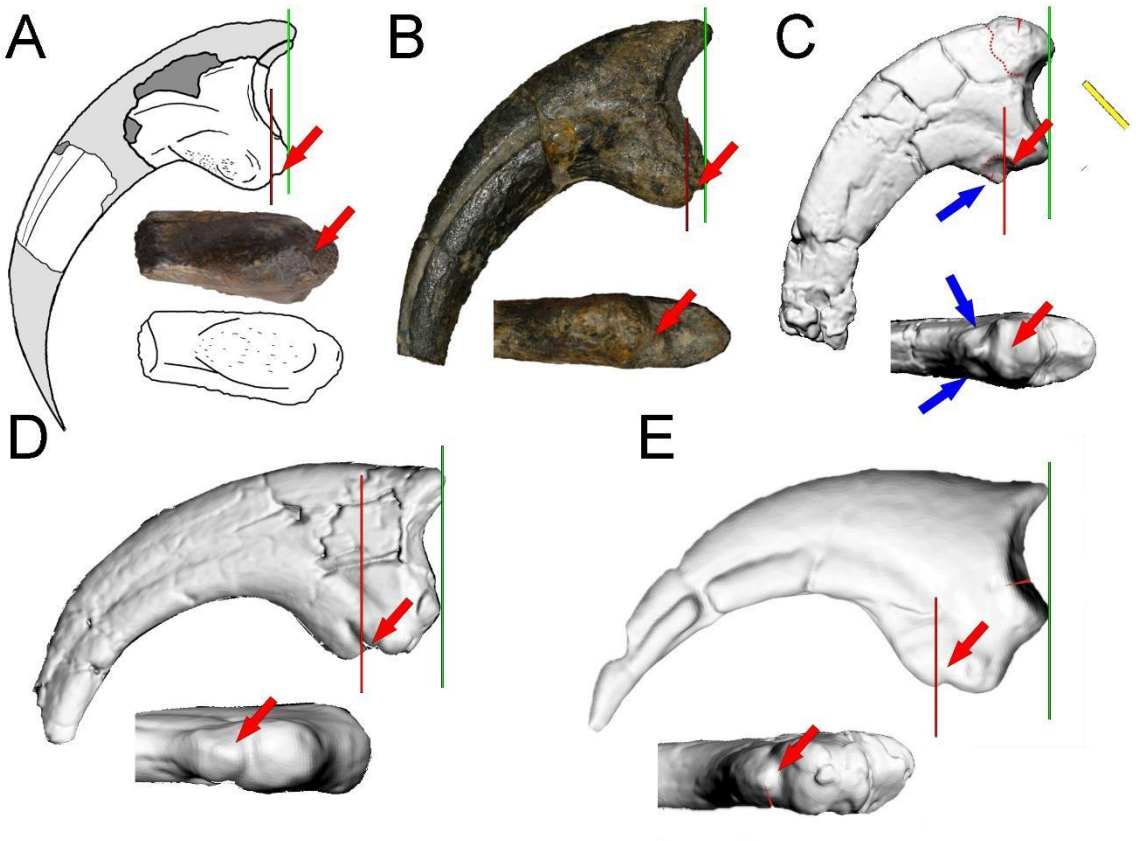

Figura 125. Comparación de falanges ungueales pedales de unenlágidos (**A-B**) y falanges ungueales manuales de megaraptóridos (**C-E**) selectos, en vista lateral izquierda (arriba) y ventral (abajo). Se incluye a un esquema de MPM-PV-21546 (**A**), F pedal II-3 de *Neuquenraptor* (**B**) y falanges manuales I-2, II-3 y III-4 de *Australovenator* (**C, D, E** respectivamente**;** modificado de White et al., 2012). Referencias: las flechas rojas indican el borde posterior del tubérculo flexor; las flechas azules indican las concavidades ventrales sobre el tubérculo flexor en la F I-2 de *Austrolavenator*; la línea verde muestra el eje dorsoventral de la articulación; la línea roja indica el eje dorsoventral del borde posterior del tubérculo flexor, el cual está desplazado anteriormente en megaraptóridos. Imagen no escalada.

El margen ventral de la ungueal forma un borde cortante que se continúa con la superficie lateral de la ungueal. El filo está desplazado medialmente, como también ocurre en otros paravianos (p. ej., *Neuquenraptor, Deinonychus, Velociraptor, Buitreraptor*; *Overoraptor*, Ostrom, 1969; Norell y Makovicky, 1999; Makovicky et al., 2005; Brissón Egli et al., 2017; Motta et al., 2020) y en las falanges de manuales de megaraptores (Novas, 1998; Calvo et al., 2004c). Los surcos colaterales longitudinales están bifurcados proximalmente, representando el característico surco en forma de "Y" orientado horizontalmente.

En el mismo sitio de donde provienen los materiales anteriormente descriptos una campaña realizada en el año 2022 por parte del tesista y el equipo del LACEV-MACN, se halló un fragmento de falange ungueal izquierda (MPM-PV-23106) que, debido a la fuerte asimetría de los surcos laterales y a la compresión transversal que presentan, se considera una falange ungueal del dígito II. El elemento se encuentra representado únicamente por la parte media-distal del cuerpo. Este material proviene del "sitio: cerca de Monotrema", distinto de la falange ungueal II-3 (MPM 21548) dada a conocer por Novas et al. (2019) que fue hallada en el "sitio 4". Si bien son sitios diferentes, se tratan del mismo estrato (Moyano-Paz et al., 2022) y a su vez coinciden en tamaño por lo que podría tratarse de la misma especie de paraviano.

La parte preservada de la falange II-3 muestra una fuerte compresión cuando se observa en vistas dorsal y ventral que recuerda a la observada en *Neuquenraptor* y en *Overoraptor*. La cara lateral de la falange es plana, mientras que la cara medial es cóncava, como puede observarse en el corte transversal (Figura 124). Ambas caras se unen ventralmente en una cresta longitudinal ventral que se encuentra lateralmente desplazada respecto al plano sagital.

La cara lateral muestra un surco longitudinal que su porción superior del cuerpo, que es más suave y ubicado más ventralmente respecto al surco medial, que está bien delimitado y se encuentra mucho más cerca del margen dorsal.

Comparaciones de la falange ungueal

Los fragmentos de falanges ungueal II-2 de Unenlagiidae hallados en la Formación Chorrillo si bien son escasos permiten hacer algunos comentarios anatómicos. Como se indicó anteriormente, y tal como ocurre en los paravianos gondwánicos, la falange muestra una cresta ventral desplazada medialmente. Esto se observa en el fragmento proximal (MPM 21548) en el que se ve la porción proximal de la cresta que se encuentra medialmente al tubérculo flexor (Figura 124) y también se puede observar en la porción media-distal de la falange MPM-PV-23106. A su vez, se observa en los cortes de sección de ambos fragmentos, la cara medial plana, diferente a la cara lateral curva. Ambas características fueron mencionadas anteriormente en esta contribución para *Neuquenraptor, Buitreraptor, Overoraptor* y, posiblemente, en *Rahonavis*. Esta característica fue también observada por Longrich y Currie (2009) en *Herperonychus* como así también en *Sinovenator*.

Contrariamente, estos taxones se diferencian de eudromaeosaurios y troodóntidos en los cuales la falange ungueal del dígito II muestra una cresta medial ventral con las caras lateral y medial planas en forma de cuchilla (Longrich y Currie, 2009).

Falange III-2 del pie

Se halló una falange izquierda que durante una nueva campaña a la Formación Chorrillo realizada en 2022, organizada por el LACEV – MACN donde participó el tesista. Esta falange no preserva la corteza externa de la porción media del cuerpo, hallándose únicamente la cavidad medular que contacto las porciones proximal y distal que se encuentran bien preservadas (Figura 126).

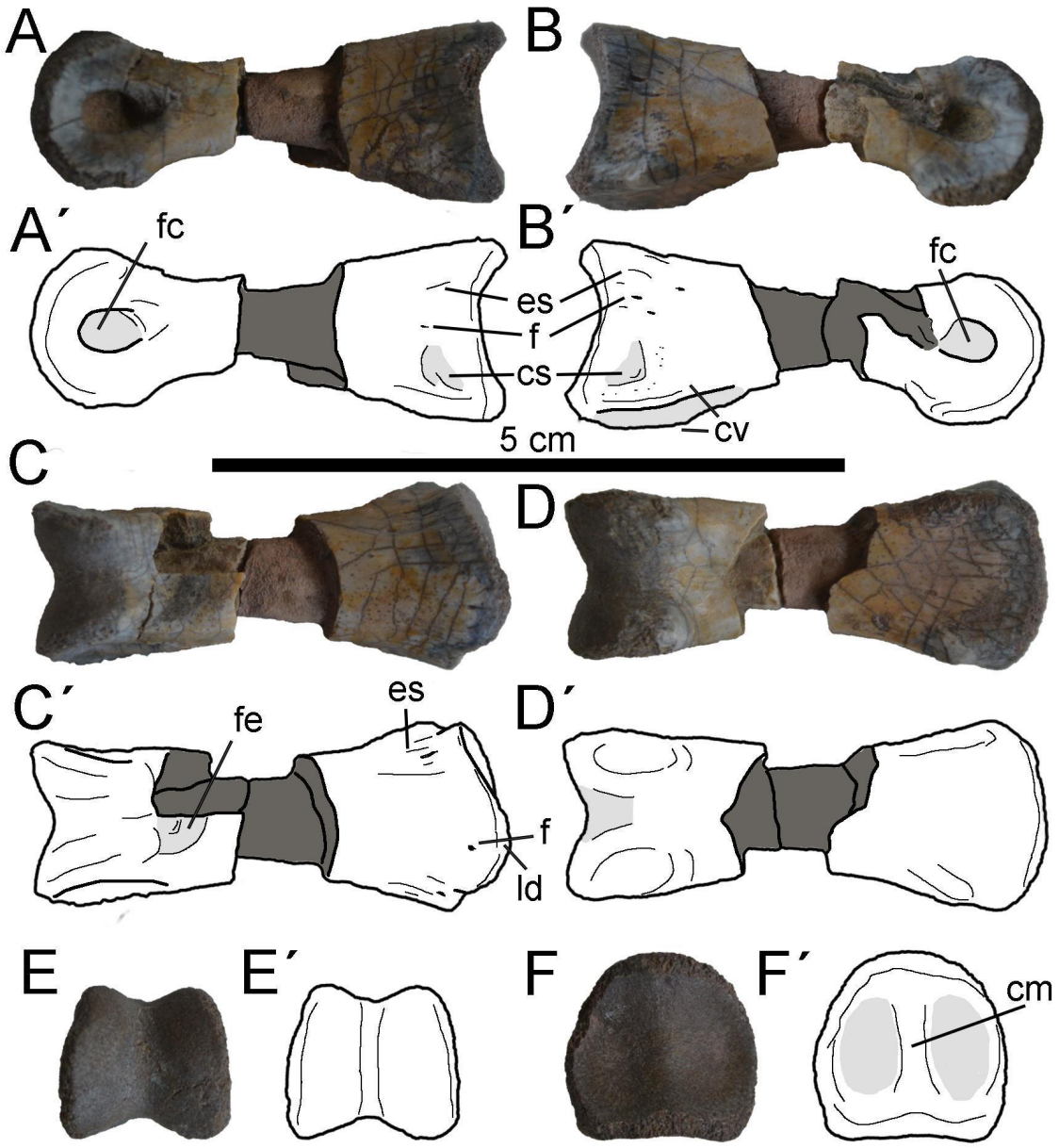

Figure 126. Falange III-2 de Unenlagiidae indet. (MPM-PV-23106) de la Formación Chorrillo en vistas lateral (**A**), medial (**B**), dorsal (**C**), ventral (**D**), distal (**E**) y proximal (**F**). Abreviaturas: **cm**, cresta medial; **cs**, concavidad subtriangular; **cv**, cresta ventral; **es**, estrías; **f**, foramen; **fe**, fosa extensora; **ld**, labio dorsal.

Esta falange recuerda a las falanges de paravianos no-avianos (e.g. *Neuquenraptor*, *Deinonychus*) en que posee un marcado surco intercondilar (observable en vista distal y dorsal), y que en vista distal el extremo dibuja un contorno subcuadrangular. En estos aspectos se diferencia de terópodos (e.g. *Australovenator*, *Meraxes*; *Carnotaurus*) y ornitópodos (e.g. *Isasicursor, Talenkauen*) australes en que el surco intercondilar está ausente o se encuentra pobremente desarrollado y en los cuales el extremo distal es deprimido (más

ancho que alto) cuando se observa en vista distal (White et al., 2012; Canale et al., 2022; Novas et al., 2019; Rozadilla et al., 2019; 2021). Si bien la designación de esta falange es provisoria como posible unenlágido, esta interpretación se ve reforzada debido a las notables semejanzas en la anatomía, el tamaño y volumen respecto a la F III-2 de *Neuquenraptor* (Figura 127).

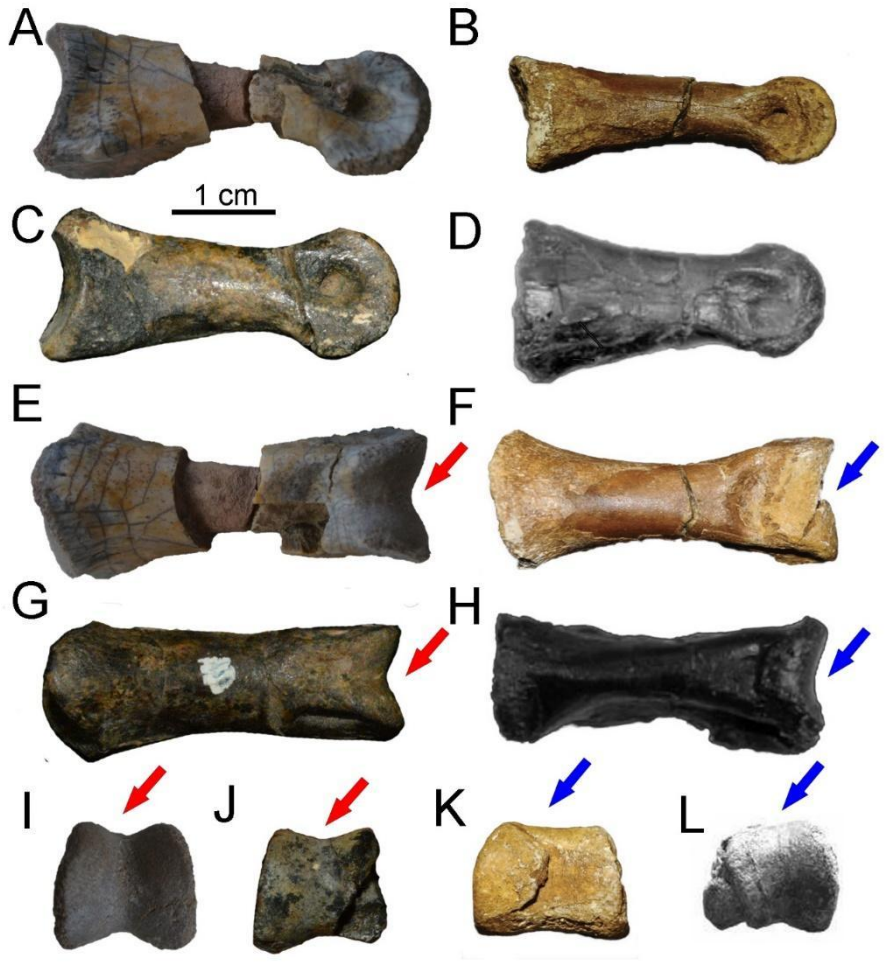

Figure 127. Falange MPM-PV-23106 (**A, E, I**) comparadas con las falanges III-2 de *Australovenator* (**B, F, K**), *Neuquenraptor* (**C, G, J**) y falange III-1 de *Talenkauen* (**D, H, L**), en vistas medial (**A-D**), dorsal (**E-H**) y distal (**G-L**). Referencias: las flechas rojas indican el surco intercondilar bien marcado mientras que las flechas rojas indican el surco intercondilar suave. La escala se aplica únicamente a A,C,E,G,I,J.

La falange es proximodistalmente alargada, y es más alta en su extremo proximal que el distal cuando es observada en vista lateral (Figura 126). La cara proximal es dorsoventralmente alta y de contorno subcuadrangular en vista proximal, con un el margen dorsal subcircular y el margen ventral recto. A su vez, la cara articular proximal muestra una cresta longitudinal medial que separa dos concavidades, siendo la medial apenas más alta y

ancha. En vista dorsal se observa que el margen próximo dorsal tiene forma de lengua extendida proximalmente (Figura 126).

En los márgenes proximoventrales lateral y medio existen sendas protuberancias que delimitan un canal ventral longitudinal, amplio y poco profundo. En vista lateral y justo por encima a las protuberancias proximoventrales, se observan pequeñas concavidades de contorno triangular (Figura 126). A su vez, y encima de estas concavidades triangulares, la cara lateral de la falange muestra estrías longitudinales y forámenes vasculares.

El extremo distal se encuentra representado por parte distal del cuerpo de la falange y ambos cóndilos bien preservados. El cuerpo de la falange muestra en su cara dorsal una fosa extensora profunda justo detrás del surco intercondilar. El surco es bien profundo y separa dos cóndilos circulares de igual tamaño cuando se los observa en vista lateral/medial. Los cóndilos poseen en su punto medio una fosa colateral bien profunda.

Comparaciones de las falanges

Las falanges II-3 y III-2 de un posible Unenlagiidae indet. colectadas en la Fm Chorrillo son comparables en tamaño a las falanges de *Neuquenraptor* (2-3 metros de largo), siendo más chico que paravianos del Maastrichtiano del hemisferio sur como *Imperobator* y *Austroraptor*, y contrastando con los paravianos pequeños hallados en unidades más antiguas del Cenomaniano-Turoniano como *Buitreraptor* y *Overoraptor*.

Si bien son muy fragmentarios, los restos permiten definirlo como un Paraves indet ya que presenta características típicas del grupo incluyendo: 1) Falange II-3 comprimida transversalmente y con un tubérculo flexor bien desarrollado sin concavidades ventrales; 2) tubérculo flexor ventralmente dirigido y localizado ventral respecto al eje mayor de articulación; 3) Falange II-3 con una cresta longitudinal medial bien marcado; y 2) Falange III-2 alargada con un surco ventral suave.

La falange ungueal del dedo II muestra una fuerte compresión transversal, con la superficie medial plana y la superficie lateral convexa. Esto genera un margen ventral agudo que se encuentra desplazado medialmente. Esta condición recuerda a la observada en *Buitreraptor, Neuquenraptor* y *Overoraptor*. A su vez, la cara articular muestra dos concavidades transversalmente angostas y separadas por una cresta dorsoventral bien delimitada tal como ocurre en otros paravianos como *Neuquenraptor* y *Deinonychus*.

La F III-2 de la Formación Chorrillo es notablemente similar a la F III-2 de *Neuquenraptor* tanto en tamaño como en morfología. Tiene un canal ventral flexor que recuerda al surco suave presente en otros paravianos como *Neuquenraptor*, *Buitreraptor,* y *Deinonychus*, aunque este surco no es tan evidente en otros paravianos como *Austroraptor*. Cuando se compara la falange III-2 de Fm. Chorrillo con la de *Neuquenraptor* se observa que poseen crestas y pequeñas concavidades en el margen posteroventral de la cara lateral y medial como así también pequeños forámenes vasculares.

Si bien los restos son fragmentarios, es interesante el registro de posibles paravianos no-avianos en latitudes altas, ya que expande la distribución de los paravianos en Sudamérica hacia los depósitos de la Cuenca Austral. La Formación Chorrillo aportó restos de otros carnívoros como los megaraptores (incluyendo al taxón gigante *Maip macrothorax* y restos de dientes aislados más pequeños; Novas et al., 2019; Aranciaga Rolando et al., 2022b) y restos de posibles noasaurios (Novas et al., 2019). En este sentido, estos restos aislados de la Formación Chorrillo incrementan el registro de dinosaurios carnívoros para esta unidad.

Conclusiones de los restos de Unenlagiidae indet. de la Fm. Chorrillo

Los materiales de unenlágidos presentados aumentan el registro de la Cuenca Austral-Magallanes previamente descripto por autores previos (Novas et al., 2019). La comparación entre elementos de unenlágidos y megaraptóridos permitieron reconocer rasgos únicos de cada grupo que ayudarán a futuro para diferenciar elementos como por ejemplo los dientes y las falanges pedales/manuales que a grandes rasgos presentan similitudes y pueden llevar a determinaciones erróneas.

Los dientes hallados muestran una morfología que recuerda a los dientes del dentario de *Austroraptor,* pero no así a los dientes de *Buitreraptor* por lo que permitió ampliar la variabilidad morfológica de los dientes de unenlágidos.

Las falanges pedales muestran un tamaño y características morfológicas similares a las de *Neuquenraptor* lo que demuestra la presencia de unenlágidos de tamaño corporal medio para el Maastrichtiano de la Cuenca Austral-Magallanes (Novas et al., 2019).

Comentarios anatómicos sobre *Imperobator antarcticus* Ely y Case, 2019

Sistemática Paleontológica

DINOSAURIA Owen, 1842

SAURISCHIA Seeley, 1888

THEROPODA Marsh, 1881

MANIRAPTORA Gauthier, 1986

PARAVES Sereno, 1997

***Imperobator antarcticus* Ely y Case, 2019**

Holotipo. UCMP 276000. Pie izquierdo fragmentado y otros fragmentos más pequeños del pie derecho. El material conservado incluye: la porción distal de la tibia; un astrágalo incompleto; calcáneo-fíbula (fusión de calcáneo y fíbula); fragmentos de metatarsianos II-IV; posible metatarsiano I y metatarsiano V; falanges del pie izquierdo y derecho, incluida las falanges II-2, II-3 y IV-1. (Ely y Case, 2019).

Localidad y Horizonte. El espécimen holotipo (UCMP 276000) fue recolectado del flanco occidental de Comb Ridge en la Península Naze de la Isla James Ross, Península Antártica y dado a conocer en primera instancia por Case et al. (2007). Los restos fueron hallados en rocas de la Formación Isla Snow Hill (Miembro Cabo Lamb, Maastrichtiano inferior; di Pasquo y Martin, 2013; Martin et al., 2009) en la Península Naze de la isla James Ross, Península Antártica. (Case et al., 2007). Recientemente se mencionan nuevos restos craneales y otros elementos hallados en el mismo sitio donde fue hallado el holotipo aunque aún no fueron publicados (Lamanna et al., 2019). Cercano al sitio donde fueron hallados los restos del holotipo de *Imperobator* se halló al ornitópodo elasmaria *Morrosaurus antarcticus* (Rozadilla et al., 2016; Lamanna et al., 2019).

Comentarios anatómicos

Imperobator antarcticus es un terópodo paraviano publicado por primera vez por Case et al. (2007) y descrito posteriormente por Ely y Case (2019), quienes lo interpretaron como un paraviano basal. *Imperobator* está representado por restos de los pies izquierdo y derecho, y muestra características típicas que permiten referirlo al clado Paraves, como la presencia de una garra tipo raptor comprimida lateralmente del dedo II, la presencia de la articulación ginglimoides en el metatarsiano III distal y la presencia de una cresta posterolateral (= ventrolateral) en el metatarsiano IV (Ely y Case, 2019)

Respecto a las afinidades de *Imperobator* Case et al. (2007) indicaron que podría ser un miembro de Dromaeosauridae debido a las modificaciones del dedo rapaz. Sin embargo, Case y colaboradores (2007) indicaron que *Imperobator* muestra diferencias con los eudromaeosaurios en que la falange II-2 no tiene una proyección ventral bien desarrollada, y que la falange ungueal II-3 no tiene un tubérculo flexor bien desarrollado como ocurre en eudromaeosaurios típicos como *Deinonychus* y *Velociraptor* (Case et al., 2007). Case et al. (2007) atribuyeron estas diferencias al gran tamaño corporal de *Imperobator*, en el cual están atenuadas las características típicas de la uña rapaz del dedo II de los dromaeosáuridos. Por su parte, Turner et al. (2012) indicaron que *Imperobator* podría incluirse dentro del clado Deinonychosauria (=Troodontidae + Dromaeosauridae) debido a la presencia de una garra curva, aunque descartan la posibilidad de que se trate de un eudromaeosaurio debido a la ausencia de la condición ginglimoides del metatarsiano II. Más recientemente, Ely y Case (2019) realizaron un análisis filogenético incluyendo a *Imperobator* concluyendo que se trata de un miembro de Paraves, pero por fuera de los Dromaeosauridae. A su vez, estos autores indicaron que *Imperobator* tiene características plesiomorficas tales como la ausencia de ginglimoides en MT II, ausencia de proyección ventral de F II-2, y reducción del tubérculo flexor de F II-3. Estas particularidades de *Imperobator* fueron explicadas como relacionadas con el gran tamaño de este animal, estimado en unos 5 metros de largo.

A continuación, se realizan algunos comentarios anatómicos sobre los materiales preservados de *Imperobator* y se los compara con otros paravianos en especial con unenlágidos a fin de reconocer características distintivas del taxón o rasgos compartidos con otros paravianos (Figura 128). Por último, con el propósito de revisar las interpretaciones vigentes acerca de las relaciones de parentesco de *Imperobator*, se procederá a analizar los principales rasgos

anatómicos de este paraviano, incluyendo comentarios sobre los caracteres reconocidos por autores previos que sustentan sus respectivas interpretaciones filogenéticas.

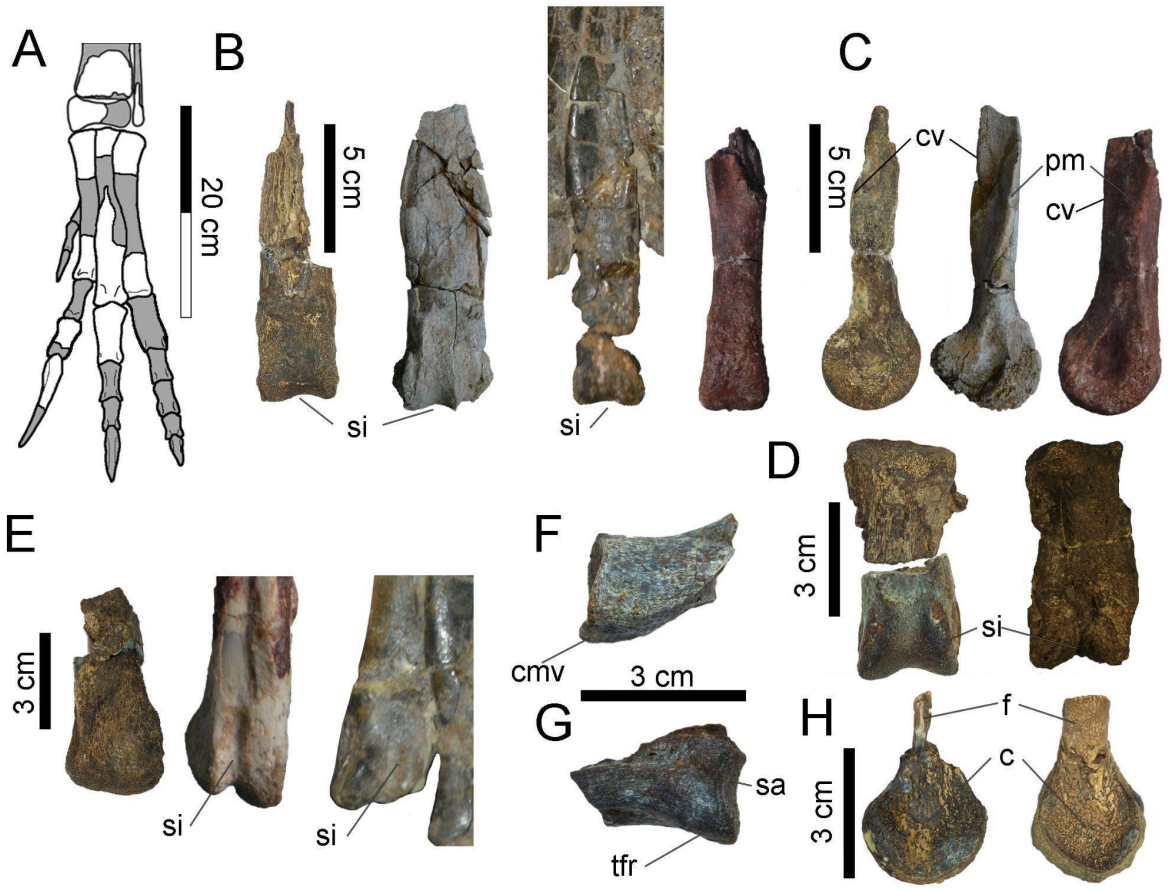

Figura 128. Restos seleccionados de *Imperobator antarcticus* Ely y Case, 2019. Reconstrucción del pie izquierdo muestra los elementos hallados en blanco (**A**). Metatarsianos III en vista dorsal (**B**) de *Imperobator*, *Austroraptor*, *Neuquenraptor* y *Overoraptor* (de izquierda a derecha respectivamente). Metatarsianos III en vista medial (**C**) de *Imperobator*, *Austroraptor* y *Overoraptor* (de izquierda a derecha respectivamente). Falanges III-1 de *Imperobator* en vista dorsal (**D**). Metatarsiano II en vista dorsal (**E**) de *Imperobator, Overoraptor* y *Neuquenraptor*. Falange II-2 en vista medial (**F**) de *Imperobator*. Falange II-3 en vista lateral (**G**) de *Imperobator*. Fíbula y calcáneo (**H**) izquierdo en vista lateral (izquierda) y derecho en vista medial (derecha) de *Imperobator*. Abreviaturas: **c**, calcáneo; **cmv**, cresta medioventral; **cv**, cresta ventral; **f**, fíbula; **pm**, proceso medial; **si**, surco intercondilar.

Tibia

La tibia izquierda de *Imperobator* está pobremente preservada. En vista dorsal tiene aspecto subtriangular ensanchándose distalmente (Ely y Case, 2019). El margen medial es más

oblicuo que el margen lateral en vista anterior, tal como ocurre en otros paravianos como *Austroraptor,* en el cual el maléolo interno se encuentra más desarrollado que el maléolo lateral.

Astrágalo

Se dispone de la mitad medial del astrágalo izquierdo, faltando la mitad lateral y el proceso ascendente. La superficie dorsal es plana, mientras que la superficie posterior es cóncava para la articulación con la tibia (Ely y Case, 2019).

Calcáneo

Se preservan ambos calcáneos izquierdo y derecho de *Imperobator* y en ambos casos este elemento se halla fusionado con la fíbula (Ely y Case, 2019), contrastando con otros paravianos como *Austroraptor, Neuquenraptor y Deinonychus*, en los cuales estos elementos son libres. En vista medial, la superficie interna del calcáneo forma una fosa para la articulación con el astrágalo (Ely y Case, 2019). En cambio, la superficie externa es convexa (Ely y Case, 2019) y contrasta con la superficie cóncava presente en el calcáneo de *Austroraptor* y *Neuquenraptor*. La condición de la superficie externa convexa mencionada por Ely y Case (2019) junto con la fusión entre el calcáneo y fíbula es desconocida en miembros de Paraves por lo que la determinación de estos materiales debería ser revisados ya que podría corresponder a otro elemento.

Metatarsianos

El metatarsiano II muestra, en vista medial, que el margen proximal del metatarsiano II es expandido dorsoventralmente mediante dos aristas, una dorsal y otra ventral (llamadas "horns" por Ely y Case, 2019).

En la vista anterior, la porción distal preservada del MT II muestra una superficie distal inclinada lateralmente (Figura 128). La característica más distintiva del MII de *Imperobator* mencionada por Ely y Case (2019) es la ausencia de la condición ginglimoide. Si bien en vista distal y dorsal no se observa un surco intercondilar marcado, en vista ventral se observa que los cóndilos se encuentran separados por un surco intercondilar el cual se restringiría únicamente a la porción ventral. A su vez, las características mencionadas coinciden con el

metatarsiano IV, el cual carece de surco intercondilar en la mayoría de los paravianos (e.g. *Buitreraptor, Deinonychus*, *Latenivenatrix*). Por este motivo la determinación como un metatarsiano debe ser tomada con cautela ya que podría corresponder a otro elemento.

Falange II-2 del pie

La característica más distintiva mencionada por Ely y Case (2019) de la falange II-2 de *Imperobator* es el escaso desarrollo de la proyección ventral (Figura 128). A su vez la superficie ventral es plana y no muestra un canal longitudinal (Ely y Case, 2019) como ocurre con la F II.2 de muchos paravianos como *Buitreraptor* y *Rahonavis*. Ambas condiciones mencionadas contrastan a su vez con la mayoría de los paravianos, que poseen dicha falange altamente modificada (Gauthier, 1986; Ostrom, 1969) En este sentido, es necesario una revisión y comparación exhaustiva de este material para realizar una asignación más precisa.

Falange II-3 (ungueal) del pie

Se preservó únicamente la porción proximoventral y la punta distal de la falange ungueal del dedo II de *Imperobator* (Figura 128). La superficie articular muestra una compresión transversal como ocurre en otros paravianos, con una cresta longitudinal medial que separa en dos la cara articular proximal. A su vez, en vista lateral se observa que el margen proximal muestra un contorno subcircular tal como ocurre en otros paravianos. En contraste, el tubérculo flexor es reducido, y apenas sobresale ventralmente respecto al margen ventral (Ely y Case 2019). En este sentido se diferencia de *Neuquenraptor, Buitreraptor, Deinonychus*, por ejemplo, en los cuales el tubérculo flexor está bien desarrollado y expandido ventralmente. Por este motivo, es necesario una revisión de este material, a fin de que no se trate de una falange pedal de los dígitos III o IV, o incluso ungueales manuales las cuales en la mayoría de paravianos es comprimida transversalemente y muestra un tubérculo flexor poco desarrollado (comparado con el la F pedal II-2).

Falange III-1 del pie

Ely y Case (2019) reportaron la falange III-1 preservada en dos fragmentos que presumiblemente contactan entre sí, tal como se muestra en Case et al. (2007). Por otro lado,

estos autores reportan la presencia de la falange IV-1, bien preservada y en asociación con el metatarsiano IV (Ely y Case, 2019). Cabe destacar en primera instancia que ambas falanges poseen el mismo tamaño y morfología general, en especial en el ancho transversal del margen distal (Figura 128). Más aún, los cóndilos distales poseen un tamaño muy similar y están separados por un surco intercondilar de profundidad también similar. Por otro lado, en la mayoría de los paravianos se aprecia una clara diferencia de tamaño entre las falanges III-1 y IV-1 siendo la F III-1 más prominente y anteroposteriormente más larga que la F IV-1, tal como ocurre en *Austroraptor, Buitreraptor, Neuquenraptor* y *Deinonychus*: Por tales razones, y teniendo en cuenta que se hallaron restos de ambos miembros posteriores, y consideramos que las falanges antes descriptas corresponden a la F III-1, una del pie derecho y otra al izquierdo. De este modo se remedia el error cometido por Ely y Case (2019) en cuanto a la construcción del dedo III del pie.

La III-1 es robusta y relativamente ancha en relación al largo proximodistal (largo/ancho: 2). La F III-1 de *Imperobator* es más alta en su porción posterior respecto a la porción anterior tal como ocurre en *Austroraptor*. A su vez, muestra una constricción poco marcada en la porción media del eje. Posee cóndilos distales asimétricos, siendo el medial más prominente que el lateral. Ambos cóndilos están separados por un surco intercondilar profundo.

Comparación de *Imperobator* con otros paravianos gondwánicos

Ely y Case (2019) realizaron algunas comparaciones anatómicas con paravianos, aunque sus comparaciones con unenlágidos son escasas. Es por ello que a continuación se realizan comparaciones exhaustivas del taxón antártico con otros paravianos pero dando énfasis en los unenlágidos.

Una particularidad de *Imperobator* es la fusión de la fíbula y el calcáneo (Ely y Case, 2019). Esta condición se observa también en los paravianos *Balaur* y *Graciliraptor* (Xu y Wang, 2004; Brusatte et al., 2013). En cambio, los paravianos gondwánicos *Buitreraptor, Austroraptor, Neuquenraptor,* y *Rahonavis* presentan la fíbula separada del calcáneo (Brissón Egli et al., 2017; Gianechini et al., 2018; Forster et al., 2020). La fusión de la fíbula y el calcáneo podría representar una condición ligada con el desarrollo ontogenético, de modo que no es tomada aquí como un rasgo de significativa trascendencia filogenética.

Los metatarsianos de *Imperobator* muestran algunas particularidades que merecen ser analizadas. En primer lugar, los fragmentos proximales de metatarsianos preservados de *Imperobator* muestran una expansión dorso-ventral en su margen proximal mientras que se comprime dorsoventralmente hacia su extremo distal. Esto es concordante con lo observado en *Buitreraptor, Neuquenraptor* y *Rahonavis* (Gianechini et al., 2018; Forster et al., 2020) y otros paravianos (e.g. *Velociraptor*, *Deinonychus*; Ostrom, 1969; Norell y Makovicky, 1997). A su vez, el metatarsiano III preservado de *Austroraptor* (MML 195) muestra también una expansión anteroposterior en su extremo proximal y una compresión dorsoventral de la diáfisis.

Ely y Case (2019) indican que la condición subarctometatarsal presente en unenlágidos y troodóntidos no se cumple en *Imperobator*. Si bien el ancho transversal de la porción proximal del metatarsiano III de *Imperobator* es de tamaño similar al metatarsiano II y IV (como se puede observar en la figura 6 de Ely y Case (2019) y en la figura 2 de Case et al. (2007)), es claro que el metatarsiano III en la porción distal preservada presenta una compresión transversal bien marcada, la cual genera la típica condición de contorno en forma de "T" presente en los unenlágidos y troodóntidos (Figura 128). Un ejemplo es *Austroraptor*, que preserva el metatarsiano III con una expansión transversal en su porción proximal, pero que muestra a su vez un eje comprimido lateromedialmente y con sección transversal en forma de "T". Por estas razones, queda claro que *Imperobator* comparte con unenlágidos y troodóntidos la condición subarctometatarsal del metatarsiano III tal como indicaron autores previos (Agnolín et al., 2010).

Otra particularidad de *Imperobator* es la falta de la condición ginglimoidal del extremo distal del metatarsiano II (Figura 128). Tal como muestra el fragmento preservado del MT II, no se diferencian los cóndilos divididos por un surco intercondilar. La condición ginglimoide está presente en la mayoría de los paravianos, incluyendo a los unenlágidos *Buitreraptor, Neuquenraptor, Pamparaptor, Overoraptor* y *Rahonavis*. Sin embargo, la falta de articulación ginglimoidal en el metatarsiano II de *Imperobator* es compartida con algunos troodóntidos como *Troodon* y *Talos* (Zanno et al., 2011). En este sentido, Turner et al. (2012) indicaron que *Imperobator* no se trataría de un miembro de Dromaeosauridae sino que debería asignarse como un Deinonychosauria *incertae sedis* ya que carece de una de las sinapomorfías características de los dromaeosáuridos (ver discusión más abajo).

El fragmento distal del metatarsiano III de *Imperobator* muestra una importante información anatómica que, a diferencia de lo expresado por Turner et al. (2012), permite precisar mejor la posición filogenética de este terópodo dentro de Paraves. En primer lugar, se observa que la díáfisis en la porción media del hueso posee forma de "T" en corte transversal. Esto ocurre en numerosos paravianos como *Sinornithosaurus*, troodóntidos (e.g. *Latenivenatrix, Troodon*) y en los paravianos gondwánicos *Buitreraptor, Austroraptor, Rahonavis,* y *Overoraptor*. A su vez, esta condición contrasta con lo observado en la mayoría de los eudromaeosaurios y microraptores en los cuales el vástago del metatarsiano III posee un contorno subcuadrangular en corte transversal. *Imperobator* se asemeja a la condición presente en unenlágidos, troodóntidos y algunos eudromaeosaurios en los cuales el vástago del metatarsiano III posee dos proyecciones (lateral y medial) que solapan dorsalmente sobre los márgenes externo e interno de los metatarsianos II y IV, respectivamente. Sin embargo, *Imperobator* muestra diferencias en cuanto al desarrollo de las proyecciones lateral y medial. En *Imperobator* las proyecciones mediales que solapan al MT II y MT IV son aparentemente de similar desarrollo, mientras que en otros paravianos como *Neuquenraptor* y *Latenivenatrix* la proyección medial es notablemente más desarrollada que la proyección lateral que cubre al MT IV (Zanno et al., 2011; Brissón Egli, 2017).

Finalmente, la cara articular distal del metatarsiano III de *Imperobator* muestra dos cóndilos bien desarrollados separados por un surco intercondilar, conformando la condición ginglimoidal. Esta condición se encuentra presente en la mayoría de los paravianos (e.g. *Austroraptor, Buitreraptor, Rahonavis, Deinonychus*), siendo unos pocos taxones los que carecen de esta condición (e.g. *Pamparaptor, Overoraptor*).

Ely y Case (2019) indican la presencia de una cresta longitudinal posterior presente en el fragmento de la porción media del metatarsiano IV. Si bien este fragmento se encuentra pobremente preservado, podría corresponder a la cresta plantar presente en algunos paravianos como *Neuquenraptor* y *Pamparaptor*. Respecto a la porción distal del metatarsiano IV, muestra similitudes con la morfología típica de otros paravianos ya que el extremo articular distal no es ginglimoidal, y es oblicuo con respecto al eje transversal ya que el margen lateral es más distalmente expandido que el margen medial. Esta condición se encuentra presente en la mayoría de los paravianos como es el caso de *Neuquenraptor, Buitreraptor, Rahonavis* y *Deinonychus*.

En *Imperobator* la falange 2 del dedo II posee la cara proximal de contorno subcircular y carece de la cresta dorsoventral presente en la F II-2 de otros paravianos. A su vez, Ely y Case (2019) indicaron que la proyección ventral proximal de la F II-2 de *Imperobator* se encuentra reducida y acompaña una superficie ventral plana y expandida transversalmente (Figura 128). Esto contrasta con la mayoría de los paravianos en los cuales la falange II-2 posee una característica carilla articular dorso-ventralmente expandida, y que a su vez posee una proyección ventral marcada. Esto ocurre en los paravianos como *Buitreraptor, Neuquenraptor,* y *Deinonychus*. Es notable que en *Austroraptor*, un unenlágido de gran tamaño, también posea una proyección reducida y con la superficie ventral plana, similar a *Imperobator,* pero claramente contrastando con otros paravianos australes (e.g. *Buitreraptor, Rahonavis*) los que muestran la cara de articulación con una quilla presente y una superficie ventral surcada por un canal que se encuentra delimitado medialmente por la proyección ventral. En este sentido, *Imperobator* recuerda a *Austroraptor* en la falta de ese canal ventral delimitado por la proyección ventral.

La porción proximal de la falange ungueal del dígito II de *Imperobator* muestra las características típicas del dígito especializado de los paravianos basales (Ely y Case, 2019) en cuanto a que es comprimida transversalmente y con una superficie articular subcircular cuando se la observa en vista lateral. Sin embargo, *Imperobator* se diferencia de otros paravianos en que el tubérculo flexor se encuentra pobremente desarrollado (Ely y Case, 2019). Por otro lado, la curvatura ventral es suavemente curva, contrastando con la curvatura ventral que ocurre en otros paravianos.

La III-1 es robusta y relativamente ancha en proporción al largo anteroposterior (Largo/Ancho: 2), recordando a la condición de *Austroraptor,* contrastando a su vez con las falanges alargadas de *Buitreraptor* y *Neuquenraptor* (L/A 3). La F III-1 de *Imperobator* muestra una expansión dorsal en su margen proximal (Ely y Case, 2019) recordando a la expansión presente en *Austroraptor*.

Comentarios sobre el tamaño de *Imperobator*

Case et al (2009) y Ely y Case (2019) consideraron a *Imperobator* como un ejemplo de gigantismo en paravianos. Sin embargo, no realizaron una estimación del tamaño de este paraviano antártico. Si bien los restos de *Imperobator* son fragmentarios, algunos elementos

como el metatarsiano III y la falange completa III-1 permiten realizar una estimación de tamaño en base a la comparación con otros paravianos.

Cuando se compara el tamaño de la falange III-1, el único elemento completo de *Imperobator*, se puede observar que es de largo anteroposterior es similar al tamaño de la falange III-1 de *Neuquenraptor* y *Deinonychus*. Sin embargo, es notable la robustez de la F III-1 de *Imperobator*, ya que la relación entre largo y ancho es aproximadamente 2, mientras que *Neuquenraptor* y *Deinonychus* poseen una relación de 3. En concordancia con la robustez de la F III-1, cuando se compara el fragmento distal del metatarsiano III de *Imperobator* con *Deinonychus* y *Neuquenraptor*, se observa que el primero es notablemente más robusto, reflejado en el ancho del margen articular distal y en el tamaño de los cóndilos.

Imperobator es estimado aquí de tamaño similar al de *Neuquenraptor* y *Deinonychus* de unos 2-3 metros de largo. En este sentido, es más grande respecto a los paravianos Cenomaniano-Turonianos de Patagonia, *Buitreraptor* y *Overoraptor,* los cuales alcanzan los 1,2 metros de largo. *Imperobator* en cambio se asemeja en tamaño a los paravianos del Turoniano-Coniaciano de la Formación Portezuelo como *Neuquenraptor* y *Unenlagia.* Cuando se compara con los paravianos Gondwánicos contemporáneos (Maastrichtiano), *Imperobator* representa aproximadamente la mitad de tamaño que *Austroraptor,* aunque se destaca que ambos paravianos son notablemente robustos cuando se compara con otros unenlágidos de tamaño medio (e.g. *Neuquenraptor*). Por último, los restos del pie de paravianos de la Formación Chorrillo (Maastrichtiano; Novas et al., 2019) muestran un tamaño similar a *Imperobator*.

Conclusiones sobre *Imperobator antarcticus*

Los comentarios realizaron sobre *Imperobator* permitieron reconocer similitudes de este taxón con otros paravianos gondwánicos como *Austroraptor* y *Neuquenraptor* lo que sustenta la hipótesis de que se trata de un miembro de la familia Unenlagiidae tal como indicaron autores previos (Agnolín et al., 2010). Sin embargo, este taxón muestra particularidades como la falta de ginglimoides del metatarsiano II, o la reducción del proceso flexor de la falange pedal ungueal II-3 lo cual indicaría caracteres únicos en este taxon dentro de la familia, y que podrán ser revisados con la publicación de los materiales hallados los cuales incluyen restos del cráneo y más elementos de la pata (Lamanna et al., 2019).

.

Comentarios sobre *Ypupiara lopai* Brum, Pêgas, Bandeira, Souza, Campos y Kellner 2021

Sistemática Paleontológica

THEROPODA Marsh, 1881

MANIRAPTORA Gauthier, 1986

PARAVES Sereno, 1997

***Ypupiara lopai* Brum, Pegas, Bandeira, Souza, Campos, Kellner 2021**

Holotipo. DGM 921-R, que consta de una porción preantoorbital parcial de un maxilar derecho, con tres dientes y una porción posterior parcial de un dentario derecho.

Localidad y Horizonte. El único espécimen de *Ypupiara* (DGM 921-R) fue recuperado en Peirópolis, Mina Gerais, en la Formación Marilia (Maastrichtiano) cuyas rocas sedimentarias consisten en areniscas de grano fino a medio intercaladas con niveles conglomerádicos (Martinelli et al. 2019). En la Formación Marilla se hallaron numerosos vertebrados entre los que se incluyen restos de peces (Brum et al., 2021), el cocodrilo *Titanochampsa iori* (Fachini et al., 2022) y el abelisaurio *Kurupi itaata* (Iori et al., 2021). Lamentablemente, el material holotipo se perdió durante el incendio del Museo Nacional de Brasil, Río de Janeiro, en 2018. La asignación como miembro de Unenlagiidae es discutida más abajo.

Comentarios sobre la asignación taxonómica de *Ypupiara*

Brum y colaboradores (2021) describieron a *Ypupiara lopai*, la primera especie de paraviano de Brasil, proveniente de la Formación Marília (posiblemente Maastrichtiano) del Grupo Bauru. El espécimen se restringe a un maxilar derecho incompleto y con 3 dientes in situ y un dentario derecho incompleto. Los materiales de *Ypupiara* fueron destruidos en el incendio que devastó el Museo de Río de Janeiro en 2018 y solo quedaron registros fotográficos (Brum et al., 2021). Si bien los autores consideraron que se trata de una nueva especie de Unenlagiidae, los caracteres en los que se basan para sustentar tales afinidades son discutibles, tal como se presenta a continuación.

Brum et al (2020) caracterizaron a *Ypupiara* sobre la base de un número restringido de forámenes neurovasculares en la superficie lateral del maxilar, una placa interdental rectangular y anteroposteriormente expandida, y una compresión labiolingual de los dientes (diámetro labiolingual mayor a 3/5 del diámetro rostrocaudal). Brum y colaboradores (2021) erigieron el nuevo grupo Unenlaginia para incluir a las subfamilias Unenlagiinae y Halszkaraptorinae. *Ypupiara* es anidado dentro de ese grupo Unenlaginia en base a los dientes muy espaciados y la falta de carinas mesiales y distales en los dientes maxilares.

La porción preservada del maxilar y dentario de *Ypupiara* es alargado, deprimido dorsoventralmente y comprimido transversalmente. Esto lo asemeja a los unenlágidos. La porción preservada del maxilar de *Ypupiara* representa a la porción rostral del maxilar, justo por delante del límite anterior de la fenestra anteorbital. Esta porción del maxilar es alargada y presenta una repisa medial (palatal) cerca del margen dorsal, tal como ocurre en *Austroraptor*. Por otro lado, la porción preservada del dentario es alargada, y lo preservado del canal Meckeliano en una posición dorsal, indica que se trata de la porción posterior del dentario, por lo que se puede comparar con el dentario de *Austroraptor* (Brum et al., 2021).

Quizás los rasgos de *Ypupiara* que más lo asemejan a los unelágiidos sean aquellos de sus dientes. Los dientes preservados son alargados, apenas curvos lingualmente y mesialmente, y carecen de diferenciación entre raíz y corona recordando a los dientes de *Buitreraptor, Austroraptor* y *Halzskaraptor*. A su vez carecen de carinas mesiales y distales con dentículos, lo cual constituiría una sinapomorfía del clado Unenlagina propuesto por Brum et al. (2021). Por último, la característica única de los Unenlagiidae observada en *Buitreraptor* y *Austroraptor* es la presencia de estrías longitudinales o "flutes" (Makovicky et al., 2005; Novas et al., 2009), también es observada en *Ypupiara* (Brum et al., 2021).

A continuación, se realizan algunas observaciones referidas a *Ypupiara,* acompañadas por una lámina comparativa del maxilar y dentición de *Ypupiara* y *Austroraptor* (Figura 129).

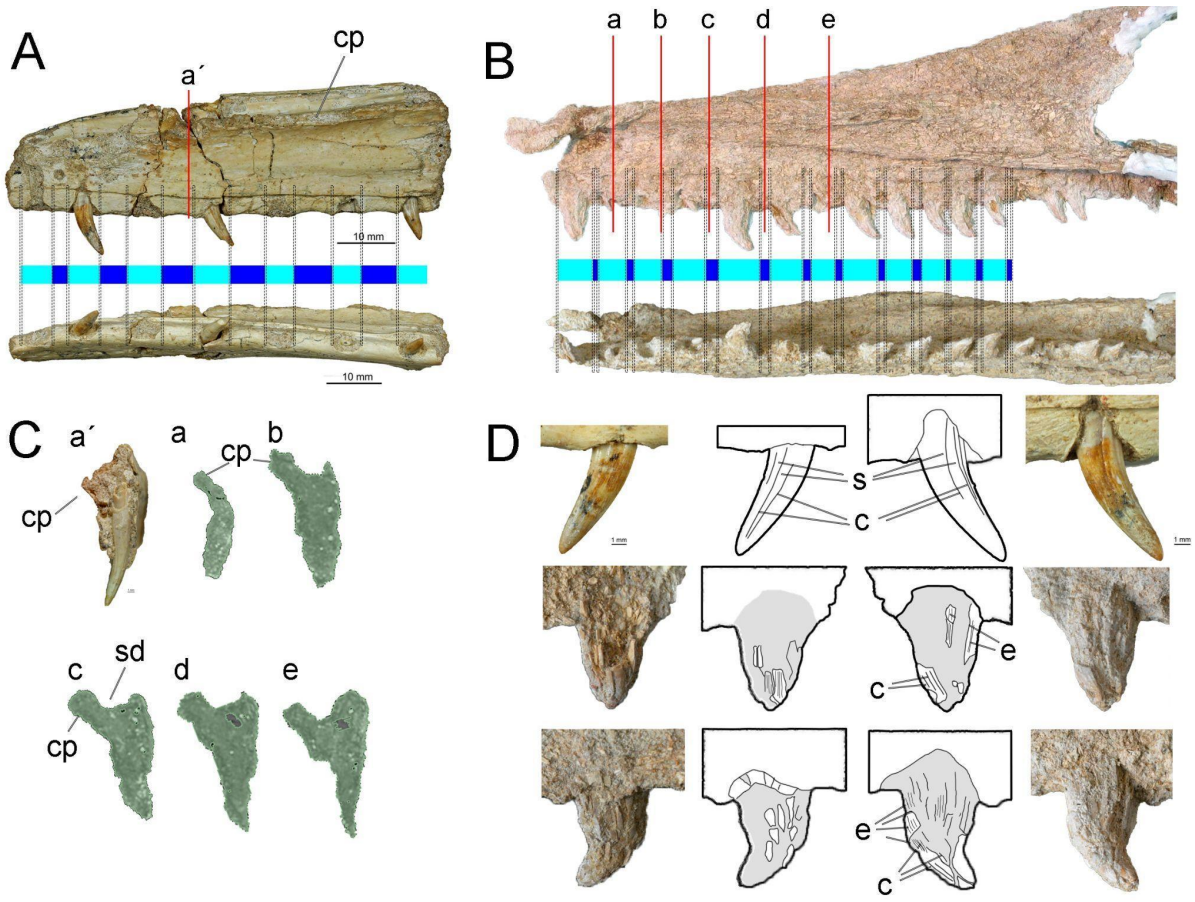

Figura 129. Imagen comparativa del maxilar y dentición de *Ypupiara lopai* (Basado en Brum et al., 2021) y *Austroraptor cabazai*. Las imágenes **A** y **B** muestran los maxilares en vista medial (para el caso de *Austroraptor* está espejado) y ventral. La imagen **C** muestra el corte transversal en la porción medial del maxilar de *Ypupiara* (**a´**) y los cortes de distintas partes del maxilar de *Austroraptor* (**a-e**). La imagen **D** muestra el diente más anterior de *Ypupiara* (arriba) y más anteriores preservados de *Austroraptor* (centro y abajo; imágenes espejadas) en vistas labial (izquierda) y lingual (derecha). Las barras de color azul muestran el espacio interalveolar del maxilar, mientras que las barras de color celeste muestran el espacio alveolar. Abreviaturas: **c**, crestas; **cp**, cresta palatal; **e**, estrías; **s**, surco; **sd**, surco dorsal.

Brum y colaboradores refirieron *Ypupiara* al clado Theropoda en base a dos características:

1) *Presencia de dientes zifodontes, tecodontes y aserrados* – En primera instancia cabe destacar que Brum et al. (2021) mencionaron a lo largo del texto como dientes "zifodontes" y en otros casos dientes "intermedios entre zifodonte y cónicos". En este sentido aquí se consideran cónicos ya que no muestran una compresión labiolingual como sí ocurre en los dientes zifodontes (Hendrickx et al., 2015; 2020). En este sentido aquí se consideran a los dientes de *Ypupiara* como cónicos.

Los autores indicaron que la presencia de dientes "zifodontes (aquí considerados cónicos), tecodontes y aserrados" se trata de una característica presente únicamente "en algunos terópodos chicos (e.g. unenlagiinos, compsognátidos)" (Brum et al., 2021). Sin embargo, esta característica existe también en algunos pterosaurios como *Ludodactylus* (Witton, 2013) y algunos cocodrilos como por ejemplo *Gavialis* (Martin et al., 2012). A su vez, muestran algunas diferencias con los dientes de *Buitreraptor* y *Austroraptor* y son listados a continuación:

En primer lugar, cabe destacar que no se conoce la porción rostral del maxilar de *Buitreraptor*, por lo que la comparación con los dientes hallados en articulación y aislados del holotipo de *Buitreraptor* deben ser tomados con cautela ya que podría haber variación entre los dientes anteriores y posteriores de *Buitreraptor*. A pesar de esta aclaración, los dientes conocidos de *Buitreraptor* incluyendo aquellos aislados muestran una condición zifodonte (Makovicky et al., 2005; Gianechini et al., 2011a,b), muy diferente a los dientes cónicos observados en *Ypupiara*.

En segundo lugar, los dientes de *Ypupiara* se diferencian de los dientes maxilares anteriores de *Austroraptor* los cuales muestran una forma particular descrita anteriormente donde muestran una condición zifodonte con una inclinación distolingual (Figura 129, para mayor detalle ver Capítulo 5).

2) *La presencia de una cresta palatal longitudinal ubicada dorsalmente en la cara medial del maxilar* en *Ypupiara*. Esta estructura indica un amplio receso palatal dorsal a al plano de horizontal de la base los dientes (Figura 129) lo cual no ocurre en otros reptiles como cocodrilos y pterosaurios en los que el receso palatal se encuentra en la misma línea que los dientes (*sensu* Brum et al., 2021). Sin embargo, la cresta palatal es variable a lo largo de Theropoda. Por ejemplo, en los troodóntidos la cresta palatal varía en la altura horizontal. En el troodontido *Gobivenator* la cresta palatal se encuentra ubicada casi sobre el margen dorsal del maxilar, por lo que el receso palatal es amplio (Tsuihiji et al., 2014). Sin embargo, en el troodontido *Byronnosaurus* (Norell et al., 2000; Makovicky et al., 2004), la cresta palatal es amplia, y se encuentra desplazada ventralmente, limitando el espacio del receso palatal.

Cómo se mencionó arriba, las características de Theropoda observadas en *Ypupiara* por Brum et al. (2021) son variables a lo largo de reptiles ya que se hallan en grupos como cocodrilos y pterosaurios. Esto indica que debe tomarse con cautela la asignación a Theropoda de este material. Por otro lado, Brum et al. (2021) indicaron varias similitudes entre *Ypupiara* y

unenlágidos (*Buitreraptor* y *Austroraptor*) lo que soportaría la inclusión de este taxón un Unenlagiidae. Estas similitudes son comentadas a continuación:

1) *Maxilar con porción rostral alargada y deprimida dorsoventralmente*. El maxilar alargado de *Ypupiara* mostraría la presencia de una porción anterior del maxilar bien alargado, tal como ocurre en *Austroraptor*. En este sentido, la porción de maxilar de *Ypupiara* recuerda a la parte anterior de los unenlágidos, y que contrasta el maxilar más alto presente en otros paravianos como eudromaeosaurios, microraptores y troodóntidos. Sin embargo, la cresta medial de la porción rostral es simple en *Ypupiara* y contrasta con la cresta medial compleja y neumatizada hallada en *Austroraptor*. En el unenlágiido *Austroraptor,* la cresta palatal es amplia dorsoventralmente ya que se encuentra en la cara lateral del receso maxilar. En este sentido, la cresta se ubica dorsalmente a una proyección lateral que posee forma subtriangular en vista lingual (Figura 129). La cresta palatal a su vez limita dorsalmente un surco longitudinal que se ubica en la cara medial del receso maxilar. A su vez, dorsalmente, la cresta presenta un profundo surco probablemente para la articulación con el nasal. Esta morfología de la cresta palatal es observada en los maxilares izquierdo y derecho del holotipo de *Austroraptor* y contrasta con la cresta de *Ypupiara* que es simple y no posee recesos proyectados medialmente ni un surco longitudinal en su cara dorsal.
2) *Dientes pequeños (respecto al alto del maxilar), no aserrados y sin carenas*. Esta condición se halla presente algunos paravianos como *Halzkaraptor* (Cau et al., 2017). A su vez, Brum et al. (2021) indicaron que esta condición se halla en unenlágidos tal como fue propuesto por autores previos (Makovicky et al., 2005; Novas et al., 2009; Gianechini et al., 2011a,b). Sin embargo, en la presente tesis se observaron carenas en la cara mesial de los dientes maxilares de *Austroraptor* y en los dientes distales de *Buitreraptor* (tal cómo indica Gianechini et al., 2017 para *Buitreraptor*.
3) Otra característica llamativa es la presencia de “flutes” o crestas longitudinales que se encuentran presentes y bien distintivas en las caras lingual y labial de *Ypupiara*. Esta condición se halla presente en los dientes medios y posteriores de *Buitreraptor* y en los dientes anteriores maxilares y dentarios de *Austroraptor*. Cabe destacar que los dientes maxilares anteriores de *Austroraptor* poseen crestas o “flutes” únicamente en la cara lingual, lo que contrasta con *Ypupiara* que posee crestas en ambas caras (labial y lingual). En este sentido, *Ypupiara* presenta ciertas diferencias con la distribución de

los “flutes” aunque se concuerda con Brum et al. (2021) en que las crestas longitudinales sería un carácter compartido entre unenlágidos e *Ypupiara*.

Hasta aquí se discutieron las características listadas por Brum et al. (2021) que anidan a *Ypupiara* dentro del clado Unenlagiidae. A continuación, se discuten características observadas que contrastan a *Ypupiara* con la morfología conocida para los miembros de unenlágidae:

1) En primer lugar, llama la atención en la porción maxilar la presencia de un amplio espacio óseo interalveolar. Este espacio se encuentra cubierto por placas interdentarias cuadrangulares que, en el caso de las más posteriores, exceden en largo al diámetro anteroposterior de los alvéolos (Figura 129). Cuando observamos al maxilar de *Austroraptor,* los alvéolos se hallan casi en contacto, ya que si bien existen pequeñas placas dentarias subtriangulares, la separación entre alveolos no supera un tercio del diámetro de los alvéolos (Figura 129). En *Buitreraptor*, la porción anterior del maxilar no se preservó, aunque en la porción media y posterior no existen placas interdentarias maxilares, y los alvéolos se encuentran separados apenas por una pared ósea. Más aún, en otros paravianos como eudromaeosaurios y microraptores, los alvéolos también se encuentran separados apenas por una porción ósea interdentaria, o, en el caso extremo de los troodóntidos, los alvéolos están apresados y unidos compartiendo una misma perforación y sin separación entre dientes (Ostrom, 1969; Currie, 1997).

   Esta característica de poseer placas interdentales anteroposteriormente alargadas fue propuesta como una autapomorfía de *Ypupiara* por Brum et al. (2021). Sin embargo, aquí se toma como un carácter distintivo que lo aleja del grupo de los paravianos e incluso es un carácter desconocido en otros grupos de terópodos como carcarodontosáuridos, abelisaurios, megaraptores, spinosaurios y tiranosaurios (e.g. *Meraxes*, *Carnotaurus*, *Megaraptor*, *Spinosaurus*, *Tyrannosaurus*; Stromer 1915; Sues et al., 2002; Brochu, 2003; Porfiri et al., 2014; Cerroni et al., 2021, Canale et al., 2022).

2) Un carácter distintivo de *Ypupiara* es la ausencia de forámenes vasculares asociados a los dientes en la cara lateral. Esto contrasta fuertemente con los múltiples forámenes que se ubican entre dientes en múltiples paravianos como, por ejemplo, *Deinonychus*, *Microraptor* y *Sinornithosaurus*. En unenlágidos esta característica del maxilar no

puede ser corroborada ya que los restos de maxilar de *Austroraptor* por hallarse erosionados en su capa externa. En el caso de *Buitreraptor* la porción anterior del maxilar no se encuentra preservada.

3) Otra diferencia entre *Ypupiara* y los paravianos es la condición cónica de sus dientes que, según Brum et al. (2021), se asemejan a los de *Austroraptor*. Sin embargo, el estudio realizado de la dentición de *Austroraptor* en la presente tesis muestra que los dientes maxilares anteriores de *Austroraptor* son de tipo zifodonte, es decir comprimidos labio-lingualmente de manera similar, aunque en menor medida, a la compresión que se observa en los dientes de *Buitreraptor*. Los restos aislados de dientes de *Austroraptor* (MML-195) muestran una clara compresión transversal e incluso una torsión de su eje mayor respecto al plano sagital (ver Capitulo 5), tal como puede observarse en las imágenes por tomografía tomadas del maxilar y dentario en donde se aprecia la condición zifodonte de los dientes maxilares. A su vez, los dientes de *Buitreraptor* son muy comprimidos transversalmente, como lo indican estudios llevados a cabo por Gianechini et al. (2011a,b; 2017).

Conclusiones sobre *Ypupiara lopai*

La evidencia analizada anteriormente deja dudas sobre la asignación de *Ypupiara* como un miembro de Unenlagiidae e incluso del miembro del clado Paraves. Entre las características que soportan la exclusión de *Ypupiara* de Unenlagiidae, a la par de considerarlo como un Theropoda indet., incluye la ausencia de forámenes dentarios en la superficie lateral, presencia de placas interdentales subcuadrangulares y del doble de largo anteroposterior de los alvéolos anteriores, dientes alargados y cónicos, con crestas linguales y labiales. Por lo tanto, se considera a *Ypupiara lopai* Brum, Pegas, Bandeira, Souza, Campos, Kellner 2021 como un Theropoda con afinidades inciertas.

<u>CAPÍTULO 9:</u> Relaciones filogenéticas de los Unenlagiidae

Antecedentes

Las interpretaciones sobre las relaciones filogenéticas de los miembros del clado Paraves sufrieron grandes cambios a lo largo de la historia. El primer paraviano descubierto fue *Archaeopteryx lithographica* que inició en 1861 el estudio de este grupo particular de terópodos. Luego de transcurridos 60 años del descubrimiento de *Archaeopteryx*, fueron dados a conocer los dinosaurios carnívoros *Dromaeosaurus albertensis, Velociraptor mongoliensis*, y "*Troodon formosus"* los cuales fueron anidados en el clado Deinonychosauria, que fue erigido en 1969 por Colbert y Russell. Más tarde, en su trabajo inclusivo sobre la filogenia de los terópodos, Gauthier (1986) empleó el nombre Deinonychosauria para unir a dos clados diferentes, los Dromaeosauridae y los Troodontidae. Los Deinonychosauria de Gauthier (1986) compartían la presencia de una garra "raptorial" en el dedo II pedal como la característica diagnóstica más distintiva.

Posteriormente, Sereno (1997, 1999) utilizó el término Deinonychosauria como definición filogenética (basado en el nodo) para circunscribir al clado que incluye a "*Troodon*, *Velociraptor*, su ancestro más común y todos sus descendientes", interpretando este clado como el grupo hermano de Avialae (es decir, el grupo de terópodos que incluye *Archaeopteryx lithographica* y *Passer domesticus*, su ancestro más común y todos sus descendientes; Gauthier, 1986). Es así como Sereno (1997) consideró a Paraves como el clado que contiene a *Passer domesticus* Linnaeus, 1758, y todos los celurosaurios más cercanos a él que a *Oviraptor philoceratops* Osborn et al., 1924.

La monofilia de Deinonychosauria fue ampliamente aceptada por la mayoría de los autores durante las décadas de 1990 y 2000 (p. ej., Sereno 1999; Norell et al., 2001, 2004; Xu et al., 2002, 2011; Makovicky et al., 2003, 2005; Xu y Norell, 2004; Senter, 2007; Turner et al., 2007a,b, 2012; Brusatte et al., 2014; Gianechini et al., 2017; Lefèvre et al., 2017; Pei et al., 2020). Se destaca el trabajo llevado por Norell y colaboradores ("The Theropod Working Group" o "TWiG"; ver Norell et al., 2001, 2006; Makovicky et al., 2003, 2005; Turner et al., 2012; Brusatte et al., 2014) quienes defendieron la hipótesis de Deinonychosauria como grupo monofilético y que incluye a Troodontidae y Dromaeosauridae incluso en trabajos que

hacen énfasis en el clado Unenlagiidae (Gianechini et al., 2011b; 2017; 2018; Gianechini, 2014) (Figura 130, B). Pei y colaboradores (2020) llevaron a cabo una actualización de la matriz de datos de Coelurosauria con mayor número de taxones y caracteres hasta hoy disponible, en la que reconocen la monofilia del clado Deinonychosauria, y de su posición como grupo hermano de Avialae (Figura 130, G).

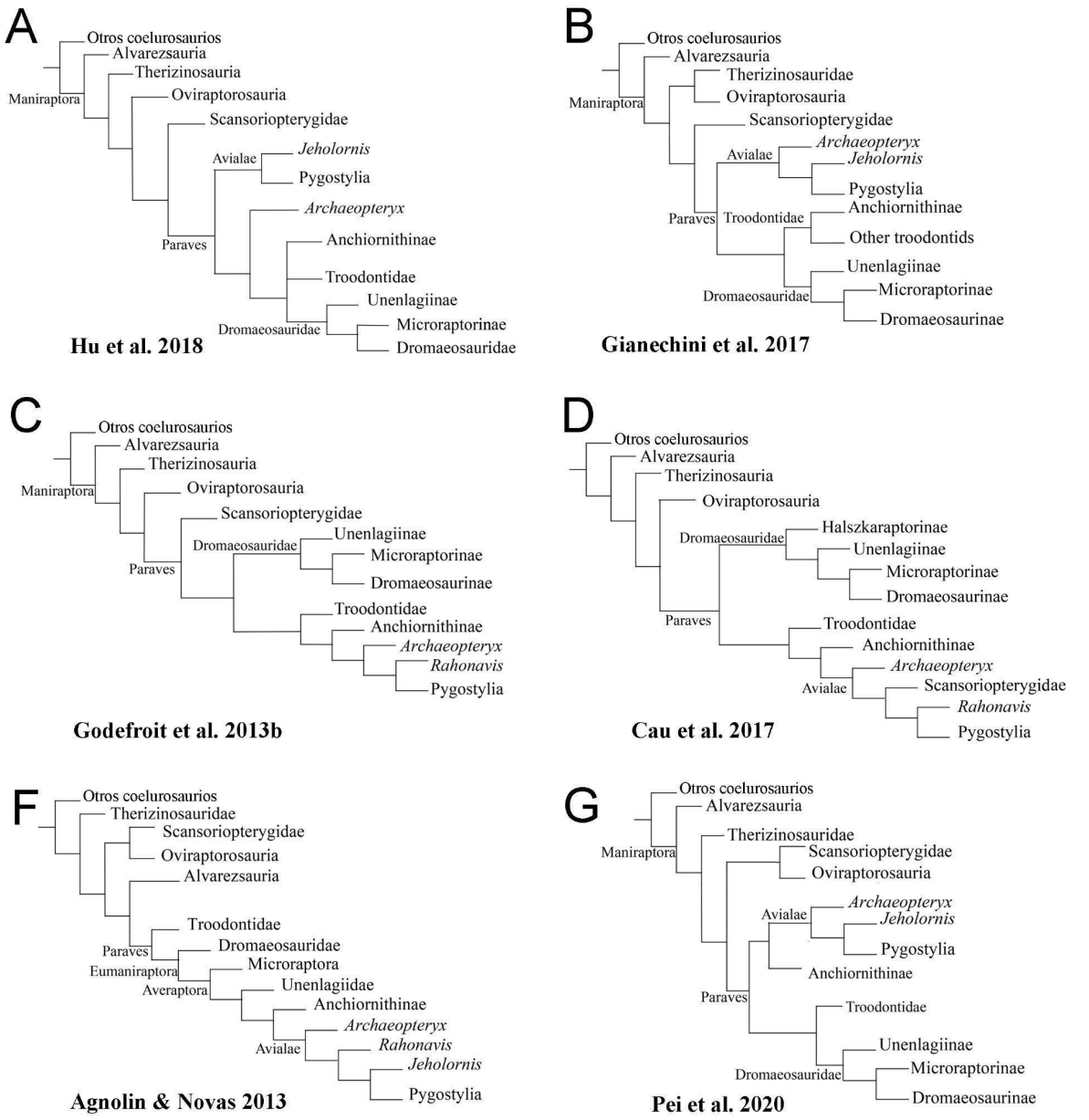

Figura 130. Árboles resumidos de la filogenia de Paraves obtenido por diversos autores. Modificado de Agnolín et al. (2019).

Por otra parte, a finales del siglo XX y a principios del siglo XXI fue notable el incremento de hallazgos de paravianos en distintas partes del mundo, en rocas de distintas edades, y con

morfologías corporales dispares, lo que complejizó el estudio y comprensión de las relaciones filogenéticas de los miembros del clado Paraves. En este sentido, se destacan el trabajo impulsado por Xu y el equipo del Instituto de Paleontología de Vertebrados y Paleoantropología (IVPP; Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology) de Beijing con los descubrimientos de fósiles excepcionalmente preservados en las diferentes unidades sedimentarias de Liaoning, China, que brindaron un panorama completamente innovador sobre la evolución de los paravianos no avianos y su relación cercana con las aves. Es así que descubrimientos de paravianos emblemáticos como *Sinornithosaurus*, *Microraptor* y *Anchiornis*, ampliaron la diversidad de clados de paravianos (e.g. Microraptoria, Anchiornithinae) y principalmente brindaron evidencia sobre temáticas sumamente novedosas como el origen de las plumas y la adquisición del vuelo batido (Xu et al., 1999; 2000; 2001; 2009). En este contexto de descubrimientos de paravianos emplumados en China, Xu et al. (2011) planteó la hipótesis de que *Archaeopteryx* estaba más relacionado con los Deinonychosauria que con las aves, por lo que los Deinonychosauria fueron hipotetizados como secundariamente no voladores, una hipótesis previamente prevista por Paul (2002). Esta hipótesis fue apoyada por varios análisis posteriores (Godefroit et al., 2013a; Xu et al., 2015b; Hu et al., 2018) (Figura 130, A).

A finales del siglo XX en los continentes del hemisferio sur se realizaron descubrimientos que desafiaron el esquema filogenético tradicional destacándose aquellos realizados en Argentina y Madagascar, y que pusieron en escena a Gondwana como territorio de la radiación de los paravianos. Novas y Puerta describieron en 1997 al paraviano patagónico *Unenlagia comahuensis* y lo recuperaron como el taxón hermano de Avialae mostrando que la radiación de paravianos era más compleja de lo que se pensaba. Un año más tarde, en 1998, Forster y colaboradores describen a *Rahonavis ostromi* un singular paraviano proveniente de rocas del Cretácico de Madagascar, y cuya afinidad filogenética con las aves fue notada por sus autores. En este contexto, Bonaparte (1998) erigió al clado Unenlagiidae para incluir a *Unenlagia, Rahonavis* y *Timimus* en base a similitudes anatómicas de la escápula y pelvis. La inclusión de *Rahonavis* dentro del clado Unenlagiidae es motivo de controversia ya que la mayoría de los autores concuerdan en que se trata de un miembro de este clado (Turner et al., 2007a; 2012; Brusatte et al., 2014; Hartman et al., 2019; Pei et al., 2020), mientras que otros autores (Agnolín y Novas, 2011; 2013; O´Connor y Forster, 2010; Brissón Egli et al., 2017; Novas et al., 2018; 2021; Agnolín et al., 2019; Forster et al., 2020; Motta et al., 2020) destacan las diferencias entre los Unenlagiidae y *Rahonavis*, a la par de

que este último taxón comparte con Aves una serie de caracteres ausentes en Unenlagiidae (Figura 130, F).

Más recientemente, Cau et al. (2017) (Figura 130, D) reconocieron el nuevo clado basal de dromeosáuridos Halszkaraptorinae, representado por las especies *Halszkaraptor escuilliei*, *Mahakala omnogovae* y *Hulsanpes perlei* (Osmólska, 1982; Turner et al., 2007b; Cau et al., 2017; Cau y Madzia, 2018). *Halszkaraptor* posee un mosaico único de características, lo que indica un modo de vida probablemente anfibio mostrando la disparidad de morfotipos que se pueden hallar dentro de los miembros de paravianos no avianos (Cau et al., 2017).

Por último, cabe destacar algunas propuestas filogenéticas como la de Godefroit et al. (2013b) (Figura 130, C) quienes propusieron que Paraves constaba de Deinonychosauria parafilético, con Troodontidae (incluido *Anchiornis*) como el grupo hermano de Avialae. Esta hipótesis fue también propuesta por otros autores (Foth et al. 2014; Lefèvre et al., 2017; Cau et al., 2017; Foth y Rauhut, 2017; Cau, 2018; Gianechini et al., 2018).

Las diversas hipótesis difieren principalmente con respecto a la monofilia o parafilia de Deinonychosauria. Sin embargo, existe cierto consenso entre las últimas filogenias propuestas en la existencia de 7 grupos de paravianos que, con alguna diferencia entre los autores, forman clados internos sustentados: Troodontidae, Dromaeosauridae, Microraptoria, Unenlagiidae (=Unenlagiinae), Anchiornithinae, Halszkaraptorinae y Avialae.

En la siguiente sección se analiza una de las filogenias de celurosaurios más utilizada por la mayoría de los autores especialistas en paravianos que posee años de trabajo de construcción por parte de distintos especialistas (Norell et al., 2001; 2004; Turner et al., 2007a,b; 2012; Brusatte et al., 2014; Pei et al., 2020). En base a la última actualización de esta matriz (Pei et al., 2020) se llevó a cabo una revisión exhaustiva de la codificación de los paravianos gondwánicos.

Las revisiones osteológicas de primera mano de *Austroraptor, Buitreraptor, Pamparaptor, U. comahuensis, U. paynemili* y *Neuquenraptor,* junto con las descripciones disponibles en la literatura (e.g. Brissón Egli, 2017; Novas et al., 2018; 2021; Pei et al., 2017a,b; Gianechini et al., 2017; 2018; Forster et al., 2020), permitieron recodificar numerosos estados de caracteres de los taxones gondwánicos (ver sección de Materiales y Métodos). A su vez, se sumó al paraviano rionegrino *Overoraptor* (Motta et al., 2020), al paraviano antártico *Imperobator* (Ely y Case, 2019), así como también diversos dromaeosáuridos y troodóntidos descritos por autores extranjeros (Cau et al., 2017; Turner et al., 2021; Pei et al., 2021; Napoli et al., 2021).

Esta adición de taxones permitió incrementar el muestreo de 164 a 175 taxones (ver sección de Materiales y Métodos).

Por otra parte, se realizó un trabajo de revisión de caracteres, que involucró cambios y adiciones de estados de caracteres, como así también cambios en la implicancia del peso de cada estado de los caracteres (e.g. ordenados o no ordenados) (ver sección Materiales y Métodos y Apéndice 1). Por último, se añadieron 23 nuevos caracteres que se desprendieron del estudio comparativo realizado en el presente trabajo, los cuales se añaden a los 853 caracteres ya existentes en la matriz de Pei et al., 2020, dando un total de 876 caracteres en total en la matriz aquí empleada.

Matrices de datos utilizadas y análisis de datos realizados

Se realizaron dos análisis filogenéticos utilizando matrices de datos que se desprenden de la matriz de Pei et al. (2020).

1) La primera corresponde a la matriz modificada (**"Matriz modificada"** cambios en las codificaciones y estados de caracteres, adiciones de taxones). La matriz completa se presenta en el Apéndice 2.
2) La segunda corresponde a la "Matriz modificada" a la cual se le sumaron los 23 caracteres nuevos la cual es la matriz confeccionada durante la presente tesis (**"Matriz con caracteres nuevos"**; ver sección Materiales y Métodos). La matriz completa se presenta en el Apéndice 2.

Para obtener el árbol filogenético más parsimonioso, se siguió el procedimiento utilizado por Pei et al. (2020) bajo el nombre de "*STAR Method*" (ver Materiales y Métodos). Pei et al. (2020) proponen una serie de "scripts" automatizados que buscan los árboles más parsimoniosos ("MPT", *Most Parsimonious Tree*, por sus siglas en inglés) en primera instancia, para luego realizar árboles de consenso que son mejorados mediante un proceso de "poda" ("*pruning*") de taxones y nodos problemáticos. Los mismos siguen el método propuesto por Pol y Goloboff (2020) con el cual se buscan aquellos taxones que generan una disminución en los soportes de los clados *a posteriori* del análisis. Este método no elimina los taxones para la búsqueda de los MPT ya que son quitados temporalmente para la conformación y generación de un árbol con mayor soporte, para luego ser reintroducidos en la posición que menor cantidad de "ruido" genere en la matriz. Por este motivo, no se ignora

la información brindada por aquellos taxones con entradas en la matriz faltantes, como es el caso de la matriz presentada aquí.

El "master script" desarrollado por Pei et al. (2020) realiza dos análisis en paralelo, uno utilizando caracteres con pesos iguales ("EW", por sus siglas en inglés de Equal Weight y que será utilizado a lo largo del texto) y otro utilizando caracteres de peso implicado extendido ("XIW" por sus siglas en inglés de Extended Implied Weighting y que será utilizado a lo largo del texto). Por lo tanto, se brindan los resultados de diversos árboles de consenso estricto (ver Materiales y Métodos), de los cuales serán discutidos aquí los dos árboles de consenso estricto (EW y XIW), el árbol combinado entre EW y XIW tomando como base el árbol de consenso EW (consenso estricto combinado con base en EW), y un árbol combinado entre EW y XIW tomando como base el árbol de consenso XIW (consenso estricto combinado con base en XIW).

El "master script" fue corrido utilizando la "Matriz Modificada" y la "Matriz con Caracteres Nuevos" antes citadas. Los árboles obtenidos son discutidos a continuación dando énfasis a los clados paravianos.

Análisis 1: Matriz Modificada

El análisis de consenso estricto EW (Figura 131) con la "Matriz Modificada" muestra un árbol de consenso con las siguientes caracteristicas:

1. Se diferencia de los resultados obtenidos por Pei et al. (2020) en que el clado Paraves resulta conformado por Troodontidae como grupo hermano de Eumaniraptora (Padian et al., 1999), en lugar de la conformación del clado Deinonychosauria soportado por Pei et al. (2020).

2. El clado Eumaniraptora no se encuentra resuelto, aunque se pueden observar algunos clados bien conformados como lo son Unenlagiidae, Dromaeosauridae (= *Shanag* + Microraptoria + Eudromaeosauria), Anchiornithinae, *Archaeopteryx* y Avialae (Figura 131). A su vez, Unenlagiidae no se anida dentro del clado Dromaeosauridae (Figura 131), resultado que concuerda con las hipótesis postuladas por (Agnolín y Novas 2011; 2013; Motta et al., 2020) a la par que contrasta con lo propuesto por Pei et al. (2020).

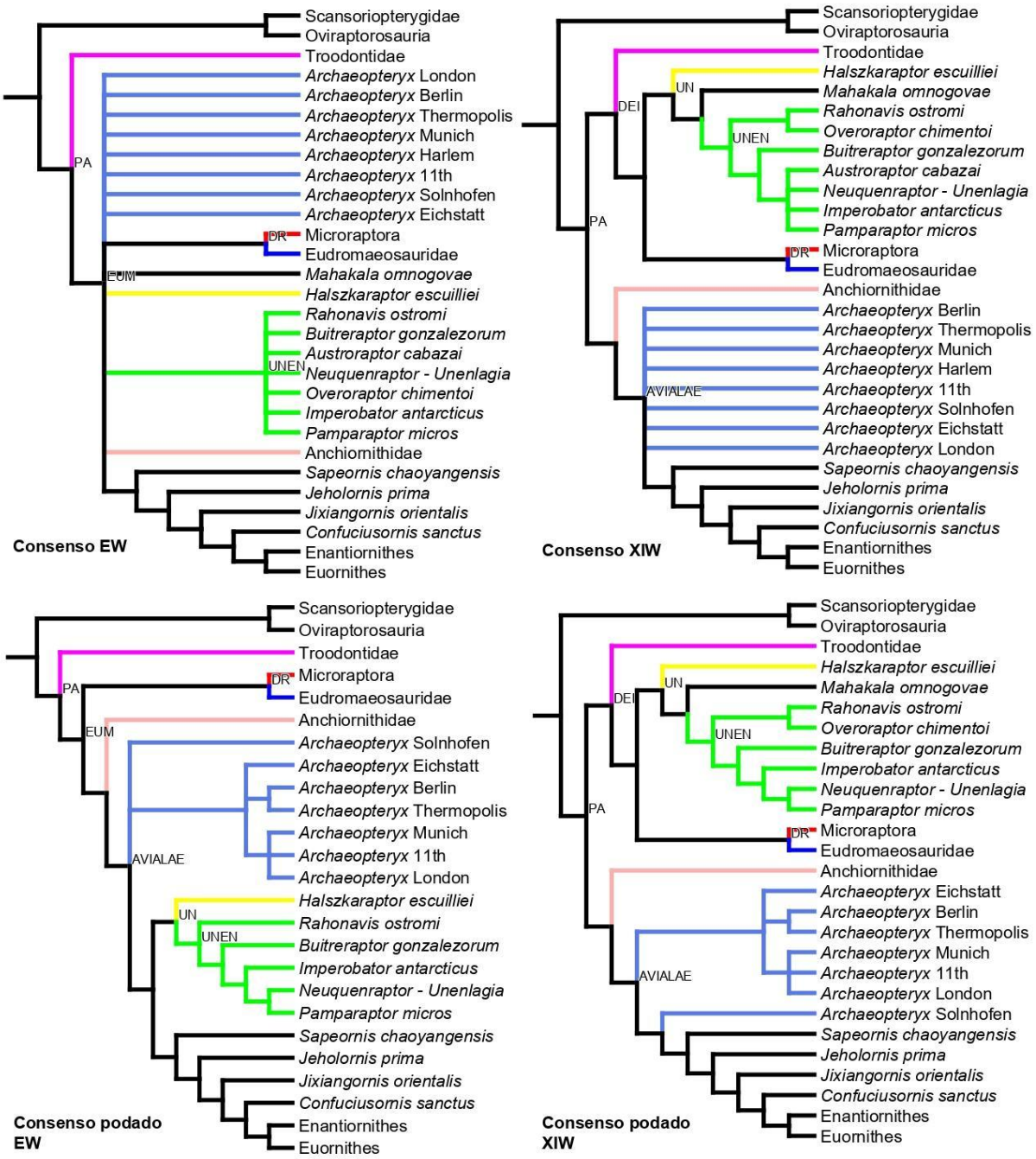

Figura 131. Árboles de consenso estricto obtenidos con la "Matriz Modificada". Nótese la diferencia de resolución entre los árboles obtenidos con caracteres EW y XIW. Para el caso de los árboles de consenso estricto EW se observa que no se recupera Deinonychosauria, se recupera Eumaniraptora y Unenlagiidae se anida por fuera de Dromaeosauridae. Para el caso de los árboles de consenso estricto XIW se observa que se recupera un esquema similar al propuesto por Pei et al. 2020. Abreviaturas: **DEI**, Deinonychosauria; **DR**, Dromaeosauridae; **EUM**, Eumaniraptora; **PA**, Paraves; **UN**, Unenlagiinia; **UNEN**, Unenlagiidae. Árboles completos en Apéndice 1.

Los resultados del consenso podado (Figura 131) y del combinado EW-XIW con base en EW, producen un árbol diferente al obtenido por Pei et al. (2020), y que recuerda al árbol obtenido por Agnolín y Novas (2011; 2013) y por Motta et al. (2020), en los que se recuperan los clados stem Troodontidae, Dromaeosauridae (= Microraptoria + Eudromaeosauria), Anchiornithinae, *Archaeopteryx*, Unenlagiidae y Avialae (*sensu stricto*). Este análisis recupera al clado Eumaniraptora (que incluye a todos los paravianos con excepción de Troodontidae) previamente propuesto por Padian et al. (1999), Agnolín y Novas (2011; 2013) y Motta et al. (2020).

Por su parte, se recupera el clado Unenlagiidae anidado dentro de Avialae, incluso siendo más derivado que *Archaeopteryx* y *Anchiornis*. Este resultado es obtenido también utilizando la "Matriz con Caracteres Nuevos" (ver más abajo). Sin embargo, cabe destacar aquí que utilizando como base una matriz del TWiG se obtiene por primera vez un árbol filogenético de consenso donde Unenlagiidae se encuentra separado de Dromaeosauridae y se anida cercanamente emparentado con Avialae, tal como propusieron autores previos (Agnolín y Novas, 2011; 2013; Motta et al., 2020).

Por otra parte, los árboles de consenso estricto XIW, como así también el árbol de consenso podado XIW (Figura 131) y el árbol combinado EW-XIW con base en XIW muestran un arreglo similar al obtenido por Pei et al. (2020), mostrando un clado Paraves conformado por Deinonychosauria (Troodontidae, Dromaeosauridae (incluyendo Unenlagiidae, Microraptoria y Eudromaeosauria)) y Avialae.

Respecto a los resultados obtenidos con la Matriz Modificada, es notable que con los cambios de caracteres y recodificaciones realizados en la matriz original de Pei et al. (2020) se obtengan cambios significativos en algunos de sus árboles (consenso EW, árbol podado mejorado EW, combinación EW+XIW y XIW+EW). En este sentido es notable que se generen cambios a gran escala (dependiendo la matriz que se utilice) aun cuando los análisis sean los mismos. Este ejercicio fue también realizado por Agnolín et al. (2019) y Hartman et al. (2019) quienes advirtieron los diferentes arreglos filogenéticos que resultan al modificar, actualizar y corregir errores arrastrados por la matriz del TWiG original. Por otra parte, urge destacar la variación de resultados notable que existe entre el uso de caracteres EW y XIW para los análisis, como así también la "poda" de taxones terminales lo cual altera significativamente la conformación de un árbol de consenso.

Análisis 2: Matriz con Caracteres Agregados

Se acaban de exponer los dispares resultados que se obtienen con el uso de la "Matriz Modificada", solamente recodificando los estados de ciertos caracteres de los unenlágidos y otros taxones (e.g. *Rahonavis*). Sin embargo, las diferencias son aún mayores (con respecto a los resultados del TWiG publicados por Pei et al. 2020) cuando se busca el árbol más parsimonioso utilizando la "Matriz con Caracteres Agregados". Para la expansión de la matriz de Pei et al. (2020) se sumaron caracteres que se tomaron de Motta et al. (2020). Otros son propuestos por primera vez en esta tesis y se desprenden de las observaciones y comparaciones realizadas a lo largo de este trabajo (Figuras 132 y 133).

Caracteres agregados:

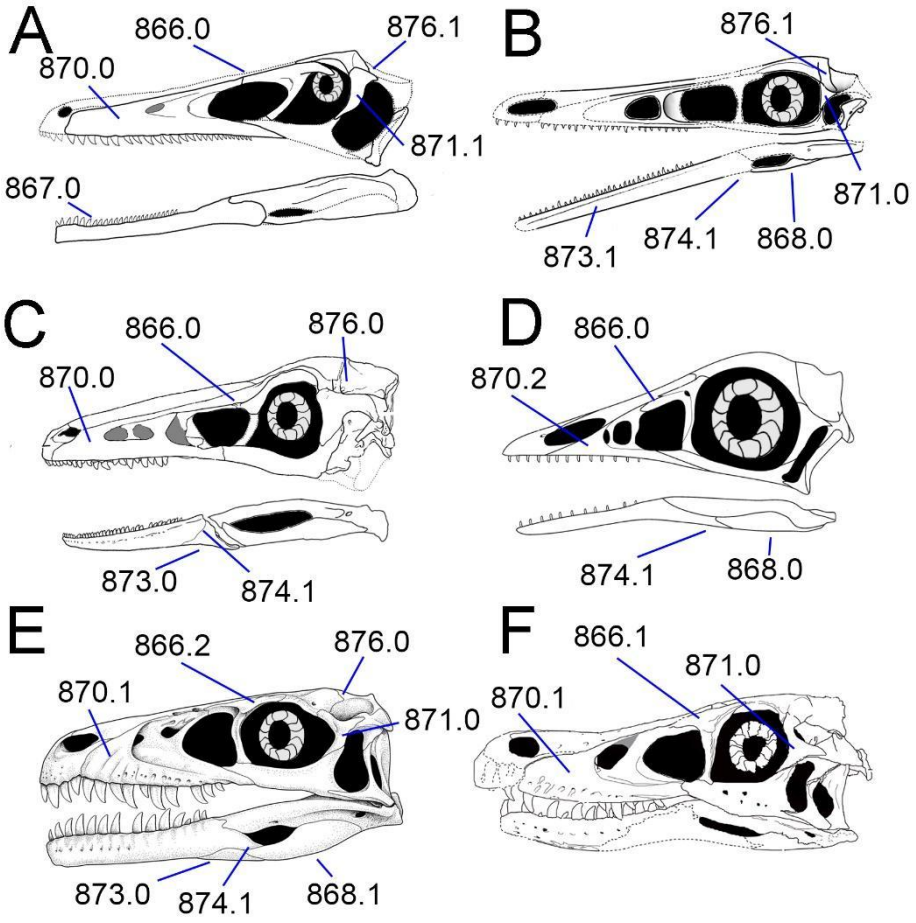

Figura 132. Caracteres de elementos craneales adicionados en la presente tesis indicados en dibujos interpretativos de cráneos en vista lateral izquierda de *Austroraptor* (**A**), *Buitreraptor* (**B**), *Zanabazar* (**C**), *Archaeopteryx* (**D**), *Saurornitholestes* (**E**) y *Linheraptor* (**F**). Imagen no escalada.

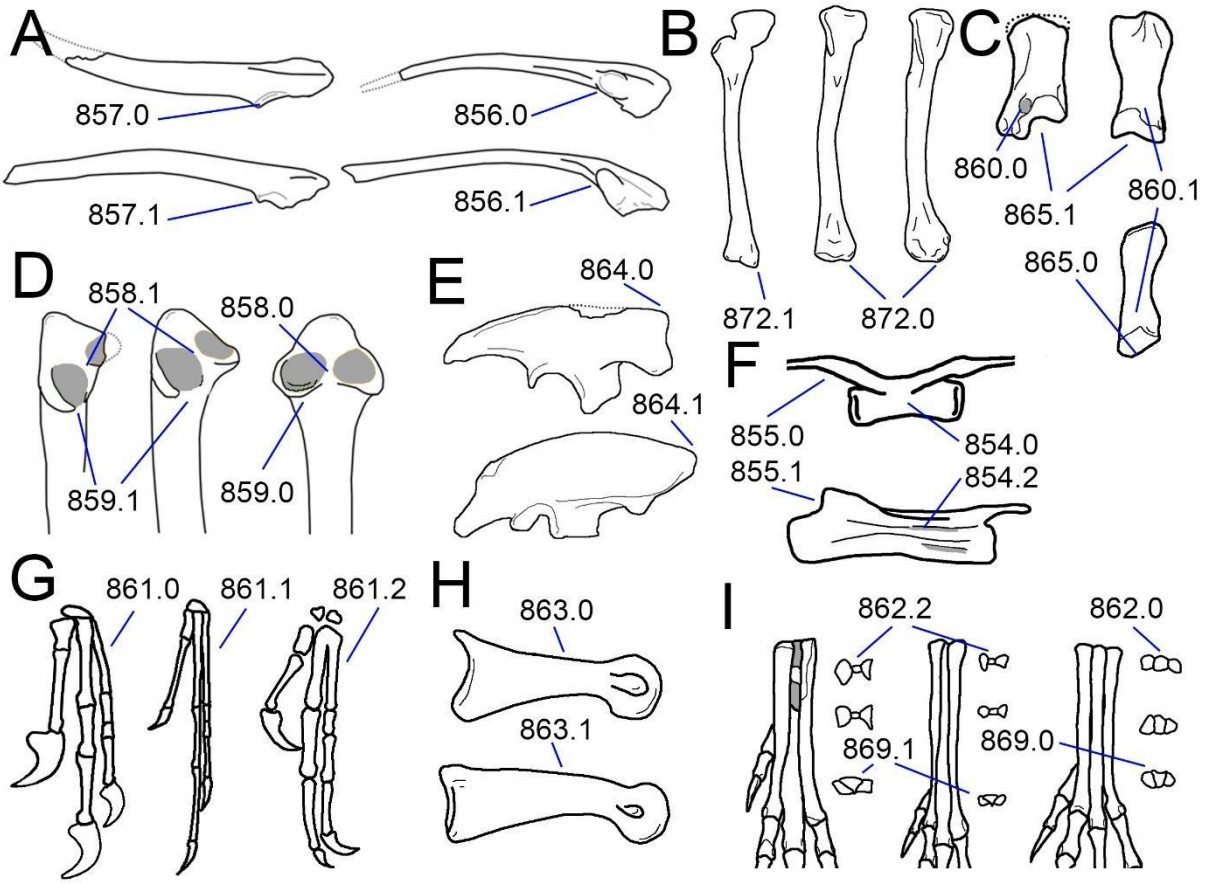

Figura 133. Caracteres de elementos postcraneales adicionados en la presente tesis indicados en dibujos interpretativos de distintos elementos de paravianos. **A**, escápula derecha de *Overoraptor* (dorsal) y *Unenlagia* en vistas dorsal (izquierda) y lateral (derecha). **B**, húmero derecho en vista anterior de *Buitreraptor* (izquierda), *Deinonychus* (centro) y *Austroraptor* (derecha). **C**, metacapiano I derecho en vista dorsal de *Overoraptor* (izquierda), *Deinonychus* (derecha arriba) y trodóntido indeterminado (basado en MPC-D 100/140; Tsuihiji et al., 2015; derecha abajo). **D**, ulna derecha en vista anterior de *Overoraptor* (izquierda), *Rahonavis* (centro) y *Deinonychus* (derecha). **E**, ilion derecho en vista lateral de *Anchiornis* (arriba) y *Unenlagia* (abajo). **F**, vértebra caudal media en vista lateral izquierda de *Deinonychus* (arriba) y *Rahonavis* (abajo). **G**, mano izquierda en vista anterior (dorsal) de *Deinonychus* (izquierda), *Buitreraptor* (centro) y *Confuciusornis* (derecha). **H**, falange pedal III-1 en vista medial de *Deinonychus* (arriba) y *Neuquenraptor* (abajo). **I**, metatarsianos izquierdos en vista anterior de *Neuquenraptor* (izquierda), *Pamparaptor* (centro) y *Deinonychus* (derecha). Imagen no escalada.

<u>Carácter 854</u>. Vértebras caudales. Superficie lateral del centro medio caudal:

0: suave (e.g. *Deinonychus*);

1: con crestas y concavidades suaves (e.g. *Anchiornis*);

2: sistema bien desarrollado de crestas y concavidades longitudinales (e.g. *Rahonavis, Overoraptor*). (carácter 431 en Motta et al., 2020).

Carácter 855. Vértebras caudales. Prezigapófisis de las vértebras caudales de transición:

0: localizadas anteriormente y dirigidas anterodorsalmente (e.g. *Deinonychus*);

1: localizadas posteriormente y dirigidas dorsalmente (e.g. *Rahonavis*). (carácter 432 en Motta et al., 2020).

Carácter 856. Escápula. Fosa glenoidea de la escápula:

0: no delimitada por labios (e.g. *Unenlagia*);

1: delimitada por labios bien definidos que rodean la fosa y dan lugar a una glenoide en forma de copa (e.g. *Overoraptor*). (carácter 433 en Motta et al., 2020).

Carácter 857. Escápula. Fosa glenoide escapular:

0: continua con el cuerpo escapular (e.g. *Unenlagia*);

1: separado del cuerpo escapular por un surco circundante (e.g. *Overoraptor*). (carácter 434 en Motta et al., 2020).

Carácter 858. Ulna. Cóndilos medial (radial) y lateral de la ulna en vista proximal:

0: situado al mismo nivel (conformación subtriangular en vista proximal) (e.g. *Deinonychus*);

1: el cótilo radial desplazado anteriormente con respecto al dorsal (conformación asimétrica subtriangular en vista proximal) (e.g. *Rahonavis*). (carácter 435 en Motta et al., 2020)

Carácter 859. Ulna. Proceso anteromedial (radial) de la ulna:

0: cóncavo (e.g. *Deinonychus*);

1: convexo (e.g. *Bambiraptor, Overoraptor*). (carácter 436 en Motta et al., 2020).

Carácter 860. Metacapiano I. Porción dorsal de la superficie articular distal del Metacapiano I:

0: casi liso o sólo ligeramente cóncavo (e.g. *Deinonychus*);

1: una fosa profunda y bien definida (e.g. *Overoraptor*). (modificado a partir del carácter 437 de Motta et al., 2020).

Carácter 861. Falanges manuales. Anchura transversal de las falanges manuales no ungueales:

0: III<II<I (e.g. *Deinonychus*);

1: de anchura subigual (e.g. *Buitreraptor*);

2: falanges del dígito III más robustas (e.g. *Confuciusornis*). (modificado a partir del carácter 438 en Motta et al 2020).

Carácter 862. Metatarsiano III. Porción proximal del eje del metatarsiano III:

0: subcuadrado, altura similar con respecto a la anchura (e.g. *Deinonychus, Rahonavis*);

1: más alto que ancho (e.g. *Troodon*);

2: sublaminar o dorsoventralmente deprimido, más ancho que alto (e.g. *Neuquenraptor, Buitreraptor*). (modificado a partir del carácter 439 de Motta et al., 2020).

Carácter 863. Falange III-1. Superficie dorsal de la falange pedal III-1 en vista lateral:

0: recto (e.g. *Deinonychus*);

1: curvado ventralmente (e.g. *Neuquenraptor*). (reescrito a partir del carácter 441 de Motta et al., 2020).

Carácter 864: Ilión, margen anterodorsal del proceso preacetabular, en vista lateral:

0: situado posteriormente o en la misma posición respecto al margen anteroventral (e.g. *Anchiornis*);

1: situado anteriormente respecto al margen anteroventral (e.g. *Unenlagia*).

Carácter 865: Superficie articular distal del metacarpiano I:

0: sin surco intercondilar (liso). (e.g. *Sinornithoides*);

1: con surco intercondilar profundo. (mayoría de los paravianos por ejemplo *Deinonychus*).

Carácter 866: Lacrimal. Longitud de la rama anterior (=rama maxilar, =rama ascendente):

0: más largo que la rama posterior (=dorsoposterior, =rama postorbital). (e.g. *Austroraptor*, troodóntidos);

1: subigual que la rama posterior. (e.g. *Sinovenator*, *Anchiornis*, algunos eudromaeosáuridos y microraptores);

2: más corto que la rama posterior. (e.g. *Bambiraptor*, *Deinoychus*);

3: rama anterior y posterior reducidas (e.g. Avialae derivados).

Carácter 867: Dentario. Longitud anteroposterior del hueso intraalveolar:

0: más corto que la longitud anteroposterior de los alvéolos. (e.g. *Austroraptor*, troodóntidos, eudromaeosáuridos, microraptores);

1: más largo que la longitud anteroposterior de los alvéolos. (e.g. *Rahonavis*).

Carácter 868: Angular. Forma del margen ventral, en vista lateral:

0: convexo. (e.g. *Sinovenator*, *Saurornitholestes*, *Deinonychus*, *Dromaeosaurus*);

1: recto. (e.g. *Buitreraptor*).

Carácter 869: Metatarsiano III. Porción media del hueso, contorno en sección transversal:

0: subcuadrangular o ligeramente comprimido transversalmente (e.g. *Deinonychus*);

1: Contorno subtriangular o en forma de "T" con extrema compresión lateral por parte de los metatarsianos II y IV (e.g. *Latenivenatrix, Buitreraptor, Neuquenraptor*).

Carácter 870: Maxilar. Forma general en vista lateral:

0: maxilar alargado y dorsoventralmente bajo, la longitud total del maxilar es casi 3 veces la altura máxima (e.g. *Austroraptor, Byronosaurus*);

1: de contorno subtriangular, siendo más corto y más alto, la longitud total del maxilar es inferior a 3 veces la altura máxima (e.g. *Deinonychus, Bambiraptor*);

2: maxilar sin proceso ascendente desarrollado dando el aspecto de un hueso en forma de correa en vista lateral (e.g. *Archaeopteryx*);

3: maxilar alto (e.g. *Oviraptor*).

Carácter 871: Postorbital. Forma general en vista lateral:

0: subtriangular en vista lateral, ramas ventral, anterior y posterior subiguales en longitud (e.g. *Deinonychus, Buitreraptor*);

1: con una extensión dorsoventral principal del cuerpo, rama ventral significativamente más larga que las ramas anterior y posterior (e.g. *Austroraptor, Gobivenator*).

Carácter 872: Húmero. Desarrollo del proceso flexor:

0: poco desarrollado, no sobrepasa el margen distal del cóndilo ventral (e.g. *Deinonychus*);

1: bien desarrollado, sobrepasa el margen distal del cóndilo ventral (e.g. *Buitreraptor, Rahonavis*). (Modificado de Chiappe, 1996)

Carácter 873: Esplenial. Longitud anteroposterior, en vista medial:

0: anteroposteriormente más corto que la mitad de la longitud de la dentaria (e.g. *Dromaeosaurus*);

1: anteroposteriormente más largo que la mitad de la longitud de la dentaria (e.g. *Buitreraptor,* Avialae).

Carácter 874: Dentario. Longitud anteroposterior:

0: anteroposteriormente más corto que la mitad de la longitud total de la mandíbula inferior (e.g. *Dromaeosaurus*);

1: anteroposteriormente más largo que dos tercios de la longitud total de la mandíbula inferior (e.g. *Buitreraptor*).

Carácter 875: Esplenial. Apertura del foramen milohioideo:

0: cerrado (e.g. *Dromaeosaurus*);

1: abierto ventralmente (e.g. *Buitreraptor*).

Carácter 876: Frontal. Sutura de contacto con el parietal, en vista lateral:

0: ubicada posterior o apenas por debajo del margen dorsal del frontal (e.g. *Deinonychus*);

1: ubicada muy por debajo del margen dorsal del frontal (e.g. *Austroraptor*, *Buitreraptor*).

El análisis de la Matriz con Caracteres Nuevos muestra un árbol de consenso estricto EW (Figura 134) con una politomía en la base de Paraves, únicamente con algunos clados conformados (Eudromaeosauria, Anchiornithinae, Avialae *sensu stricto*), mientras que el resto de los clados como Troodontidae, Unenlagiidae, Microraptoria y Archaeopterygidae no muestran una monofilia resuelta.

Por otra parte, los resultados del consenso combinado EW-XIW con base en XIW, consistente en un árbol que recuerda al descrito arriba, aunque con los nodos cambiados de posición ya que los grupos stem corresponden a Dromaeosauridae (Microraptoria+Eudromaeosauria), Troodontidae, Unenlagiinia, Anchiornithinae, Archaeopterygidae y Avialae *sensu stricto* (árbol completo en Apéndice 1). Cabe destacar que este árbol es similar al árbol de consenso combinado EW-XIW con base en EW el cual muestra una serie de clados stem Avialae similar al XIW+EW con la única diferencia que Troodontidae es basal respecto a Dromaeosauridae (árbol completo en Apéndice 1).

Por último, el árbol de consenso estricto combinado EW+XIW muestra una politomía en la base de Paraves tal como ocurre con el árbol combinado utilizando la "Matriz Modificada"

(sin caracteres nuevos). En este caso se conforman los clados Troodontidae, Dromaeosauridae y Avialae (incluyendo a Anchiornithinae, Archaeopterygidae, y Unenlagiinia).

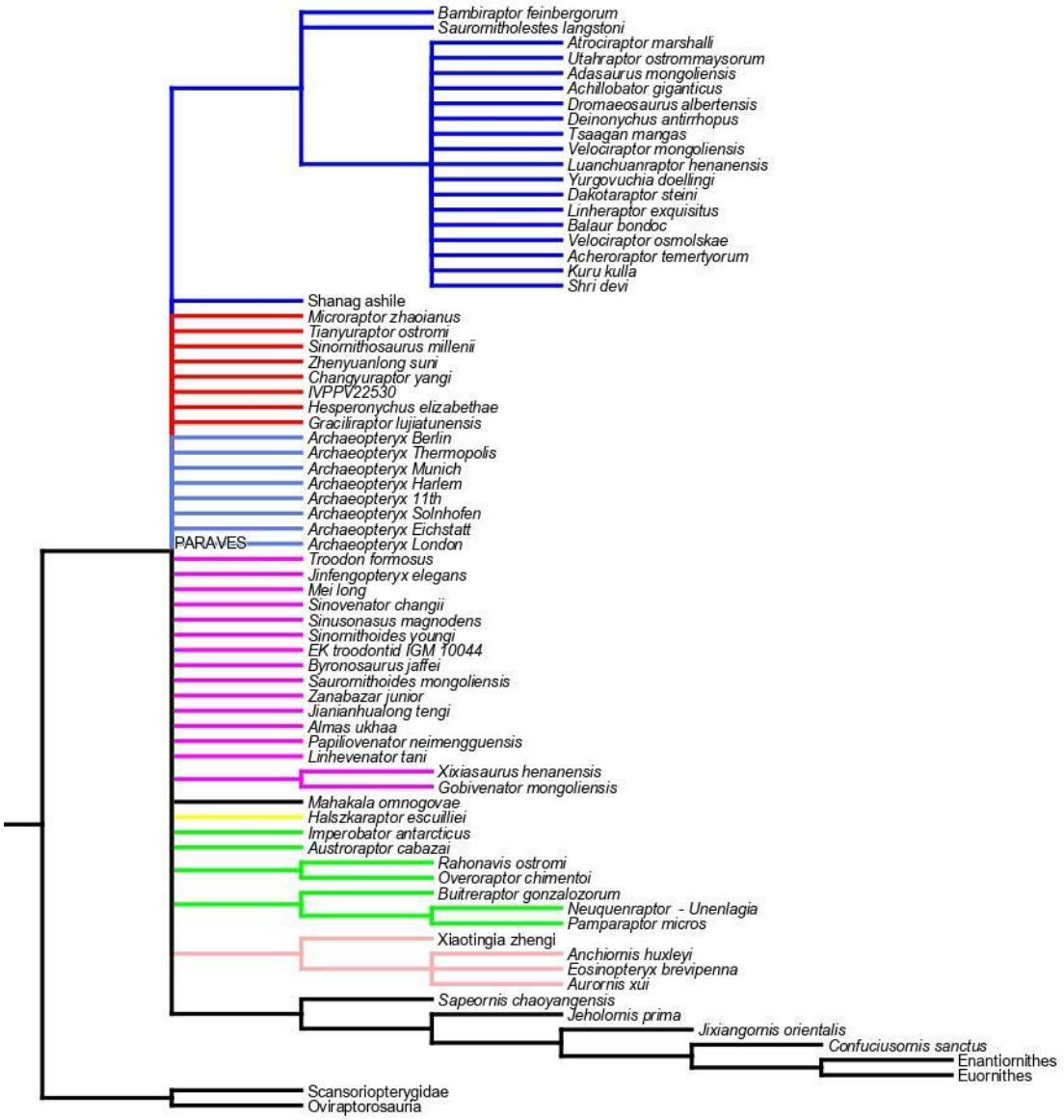

Figura 134. Árbol reducido de consenso estricto con caracteres EW. Se observa una politomía en la base de Paraves con sólo pocos clados rescatados. Árbol completo en Apéndice 1.

Por otro lado, el consenso estricto XIW (Figura 135), muestra una serie de clados stem Avialae incluyendo a Dromaeosauridae, Troodontidae, Unenlagiinia (Unenlagiidae + *Halszkaraptor*), Anchiornithinae y Avialae.

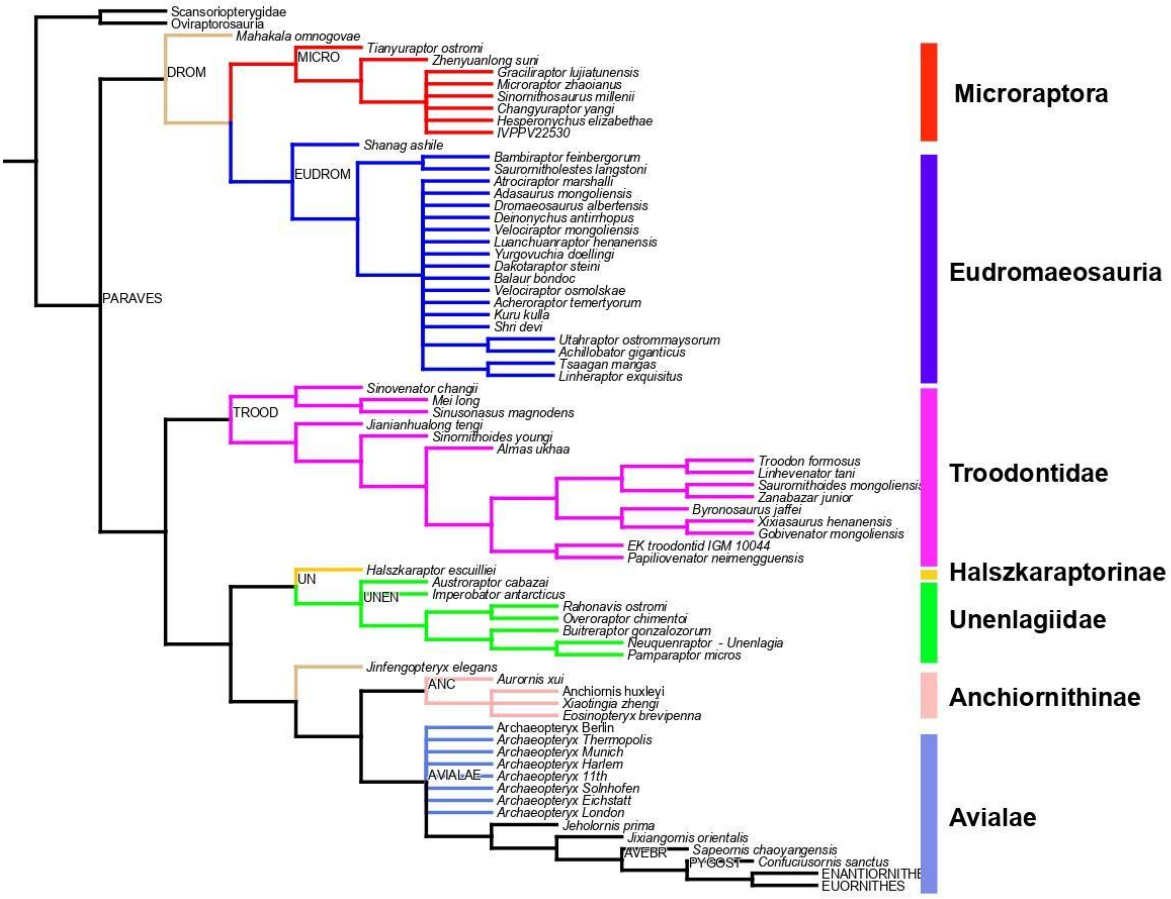

Figura 135. Árbol reducido de consenso estricto con caracteres XIW. Se observa al clado Unenlagiinia como grupo hermano de Achiornithidae+Avialae y por fuera del clado Dromaeosauridae. Abreviaturas: **ANC**, Anchiornithinae; **AVEBR**, Avebrevicauda; **DROM**, Dromaeosauridae; **EUDROM**, Eudromaeosauria; **MICRO**, Microraptoria; **UN**, Unenlagiinia; **PYGOST**, Pygostylia; **UNEN**, Unenlagiidae. Árbol completo en Apéndice 1.

Soporte de ramas y nodos de los clados resultantes

Para el soporte de clados se utilizó la metodología seguida por Pei et al. (2020) que fue propuesta por Goloboff et al. (2003) y Anisimova y Gascuel (2006). Se realizó un remuestreo (pseudoréplicas) el cual evaluó si existe información contradictoria con respecto a la monofilia de un clado determinado, es decir, si se recuperan los mismos clados si se modifican los pesos de los caracteres (como en bootstrapping o jackknifing) pero sin eliminar

ningún carácter (ver Materiales y Métodos). Los resultados (para 100 pseudoréplicas) se resumieron mediante diferencias de frecuencia (GC; Goloboff et al., 2003) para los grupos en el consenso estricto (podado) EW y XIW por separado. El soporte de grupo ("group support", según Pei et al., 2020) mide el soporte en una escala entre 0 a 100%. En virtud de la aplicación de este método, los grupos que se contradicen con casi tantos caracteres como los que admiten, recibirán valores cercanos a 0 (Pei et al., 2020).

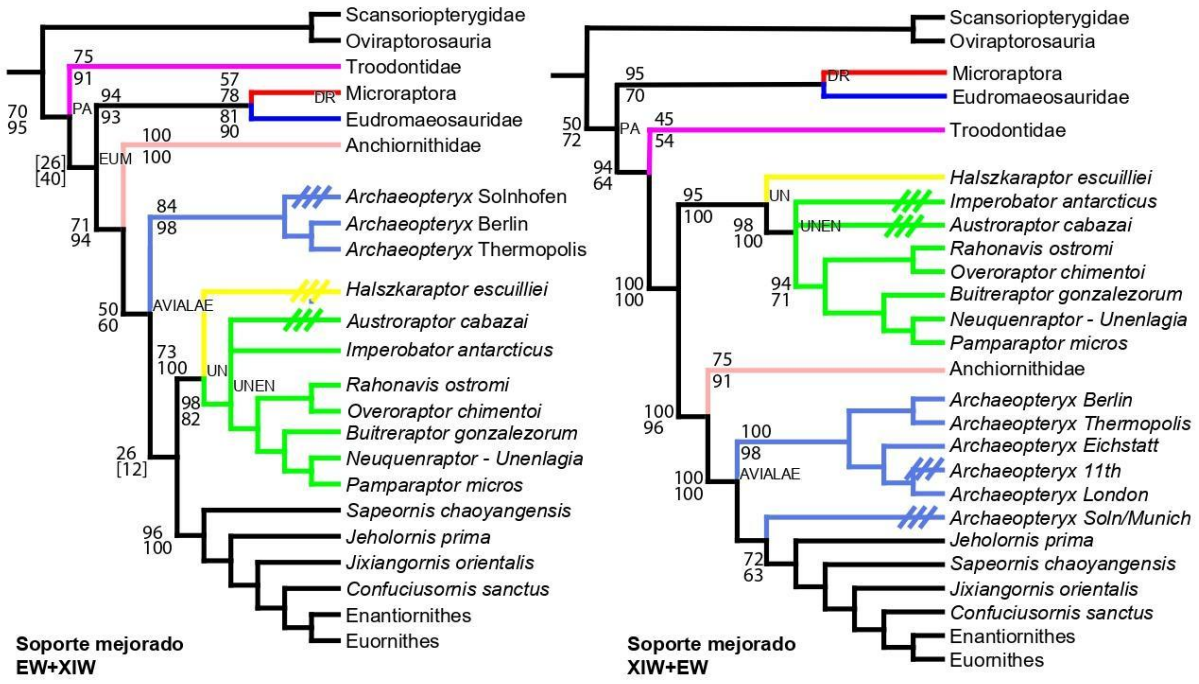

Figura 136. Soporte de grupo para árboles de consenso (podados) mejorados y combinados EW+XIW (izquierda) y XIW+EW (derecha) incluyendo a los taxones podados (marcados con "///" en la rama). Los valores por encima de las ramas son soportes con la ponderación correspondiente del árbol de base (EW en izquierda y XIW en derecha). El valor indicado es con los taxones básicos podados. Los valores entre corchetes indica valores negativos (es decir, el remuestreo indica que el grupo parece estar en contradicción). Abreviatura: **DR**, Dromaeosauridae; **EUM**, Eumaniraptora; **UN**, Unenlagiinia; **UNEN**, Unenlagiidae. Los árboles presentados son reducidos, árboles completos en Apéndice 1.

En primer lugar, cabe destacar que los soportes de grupo de clados en el árbol de consenso (podado) mejorado EW+XIW (CMEW a partir de aquí; Figura 136) son de valores menores, en general, que los valores del soporte de grupo del árbol de consenso (podado) mejorado XIW+EW (CMXIW a partir de aquí; Figura 136). Para el caso de Paraves, el CMEW muestra un mejor soporte (70) respecto al CMXIW (50). Por otra parte, es notable que el soporte de

grupo del clado Eumaniraptora en CMEW sea negativo ([26]) lo que indica un muy bajo sustento de este clado y que se condice con la politomía obtenida en el árbol de consenso sin podar, descrito previamente. Contrariamente, en el clado Troodontidae + (Unenlagiinia + Avialae) en el CMXIW muestra un alto valor de soporte de grupo (94).

En el caso del clado más inclusivo (que reúne a Unenlagiinia, Archaeopterygidae, Anchiornithinae y Avialae), el soporte de grupo es bajo (aunque aceptable en CMEW, 50) mientras que es muy alto en CMXIW (100), indicando un buen soporte del clado Unenlagiinia como un clado cercanamente emparentado con Avialae Figura 136.

Relaciones filogenéticas del clado Unenlagiidae

Para las discusiones que se presentan a continuación, se han tomado en cuenta los árboles de consenso estricto EW y XIW, debido a que existen diferencias significativas en los arreglos del clado Paraves en los distintos árboles que se confeccionan a partir de los mismos (árboles podados mejorados, árboles combinados). Se discuten las relaciones filogenéticas de los taxones gondwánicos, aclarando en cada caso bajo qué metodología se utilizó para la obtención del árbol filogenético.

Los árboles filogenéticos obtenidos en los análisis muestran en general buen soporte de los clados conformado por los taxones gondwanicos. La monofilia de un grupo conformado por *Austroraptor, Buitreraptor, Pamparaptor, Neuquenraptor/Unenlagia, Overoraptor, Rahonavis* e *Imperobator* se mantiene en todos los árboles recuperados utilizando la matriz actualizada con caracteres XIW (Figura 135). En el caso de los análisis con EW, únicamente el consenso estricto no soporta el clado Unenlagidae, mientras que el soporte mejorado EW (con taxones podados) y la combinación EW+XIW con base en EW si recuperan un clado Unenlagiidae monofilético. En primera instancia, es notable la inclusión de *Imperobator* dentro del clado Unenlagiidae por primera vez en un análisis filogenético especializado en Paraves. En segunda instancia, se recupera a *Rahonavis* y *Overoraptor* dentro del clado Unenlagiidae concordando con análisis previos del TWiG y otras propuestas filogenéticas (Turner et al., 2012; Brusatte et al., 2014; Cau et al., 2017; 2018; Hartman et al., 2019; Pei et al., 2020) y en contraste con propuestas previas de Agnolín y Novas (2011; 2013) y Motta et al. (2020).

Por otra parte, es interesante notar que, en la gran mayoría de los árboles analizados (salvo en los árboles de consenso XIW de la matriz con modificaciones (consenso XIW y soporte

mejorado con base en XIW), se recupera al clado Unenlagiinia anidado o cercanamente emparentado al clado Avialae (Figura 135, 136, árboles de Apéndice 1). Es la primera vez que se recupera a los unenlágidos como cercanamente emparentados a las aves utilizando como base la matriz del TWiG. Esto a su vez es novedoso ya que sustenta propuestas de autores previos que resaltaron las afinidades filogenéticas de los unenlágidos y las aves tal como es el caso de Novas y Puerta (1997), Forster et al. (1998), Agnolín y Novas (2011; 2013), Agnolín et al. (2019), y Motta et al. (2020). Si bien la relación de los unenlágidos con las aves varía según el árbol de consenso que se tome, es preciso destacar que, en la mayoría de los árboles obtenidos, el clado conformado por los taxones gondwánicos y *Halskaraptor* se encuentra distante respecto a los Dromaeosauridae. Esto sustenta a su vez el uso del término "Unenlagiidae" en vez de "Unenlagiinae" ya que corresponderían a un clado no emparentado con los eudromaeosaurios, tal como propusieron Agnolín y Novas (2011; 2013).

Si bien las relaciones internas varían, en la mayoría de los árboles se puede observar el siguiente arreglo dentro de Unenalgiidae: *Austroraptor* (en algunos casos cercanamente emparentado con *Imperobator*), como grupo hermano de un clado conformado por *Rahonavis* + *Overoraptor* (que de aquí en más será denominado informalmente "Clado 2"), y otro clado conformado por *Buitreraptor* + (*Pamparaptor* + *Unenlagia* / *Neuquenraptor*) (el que será denominado "Clado 3" (Figura 137). Los clados 2 y 3 conforman a su vez un grupo monofilético al que nos referiremos como "Clado 1", el cual se recupera en numerosos árboles obtenidos (consenso XIW, árboles mejorados podados EW y XIW, combinados). A su vez, únicamente los clados *Buitreraptor* + (*Pamparaptor* + *Unenlagia*) y *Rahonavis* + *Overoraptor* muestran gran soporte y se rescatan como monofiléticos en todos los árboles recuperados (incluso en el análisis de consenso EW).

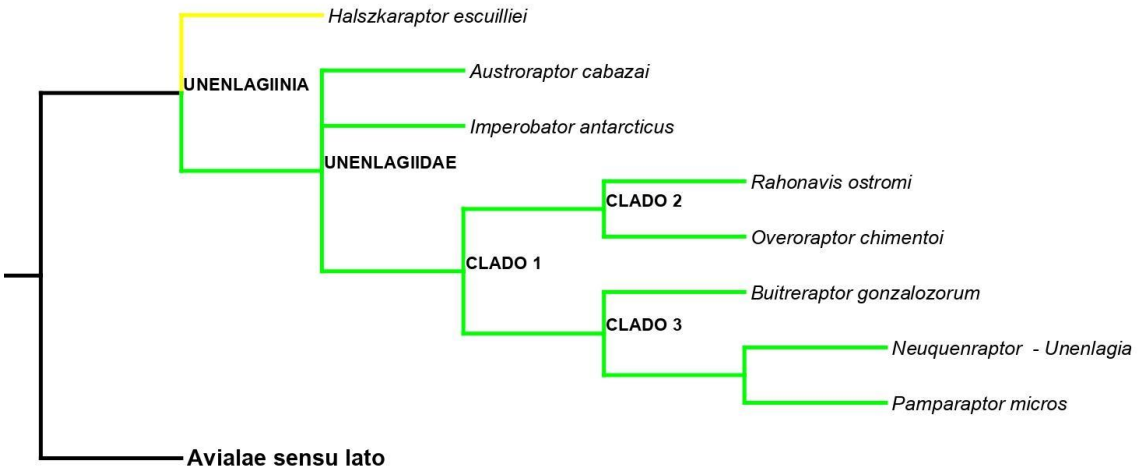

Figura 137. Árbol reducido de consenso estricto con caracteres XIW. Se observa al clado Unenlagiinia como grupo hermano de Avialae *sensu lato* (*Jinfengopteryx* + (Achiornithidae + Avialae)). Se señalan los clados 1, 2 y 3 recuperados dentro de Unenlagiidae. Árbol completo en Apéndice 1.

Austroraptor se recupera como un taxon estable, a diferencia de los análisis utilizando la Matriz Modificada. En los árboles mejorados (soporte EW, XIW; combinados EW+XIW y XIW+EW) y el árbol de consenso XIW, se recupera como grupo hermano, o un clado sin resolver respecto a los clados *Rahonavis* + *Overoraptor* y *Buitreraptor* + (*Pamparaptor* + *Unenlagia*). Es notable que en análisis recientes se haya recuperado a *Austroraptor* como grupo hermano de un clado más inclusivo de unenlágidos (e.g. Cau et al., 2017; Hartman et al., 2019), mientras que en otros análisis fue recuperado como cercanamente emparentado con *Unenlagia* (Novas et al., 2009; Agnolín y Novas, 2011; 2013; Gianechini et al., 2017; 2018; Pei et al., 2020).

Respecto a *Imperobator,* se trata de un taxón de posición filogenética inestable, ya que pivota entre la base de Unenlagiidae (junto con *Austroraptor*) y fue recuperado como un taxón inestable. Sin embargo, se anida por primera vez como un unenlágido en la mayoría de los árboles obtenidos por lo que sus afinidades son discutidas más debajo de manera particular.

Con respecto al clado *Rahonavis* + *Overoraptor*, fue recuperado en todos los análisis como un grupo monofilético, sustentando lo propuesto por Motta et al. (2020) quienes propusieron la cercanía filogenética de ambos taxones. Sin embargo, a diferencia de lo propuesto por Motta et al. (2020), *Rahonavis* y *Overoraptor* se encuentra anidado o cercanamente emparentado con los miembros de Unenlagiidae. Específicamente, se encuentra emparentado con el clado *Buitreraptor* + (*Pamparaptor* + *Unenlagia*).

A continuación, se discuten las sinapomorfías de los clados conformados por los paravianos documentados hasta ahora en Gondwana.

Sinapomofías de Unenlagiidae

Utilizando la nueva matriz expandida (propuesta en la presente tesis), el árbol de consenso estricto EW no recupera a Unenlagiidae como clado monofilético. Sin embargo, el consenso estricto XIX si recupera a Unenlagiidae, diagnosticado por 8 sinapomorfías que son discutidas a continuación:

Carácter 72.0*: surangular, ausencia de foramen en superficie lateral de surangular anterior a la articulación mandibular.* Este carácter fue recuperado por primera vez como sinapomorfía de Unenlagiidae ya que como se discutió a lo largo de la tesis, el hueso surangular de los unenlágidos *Austroraptor*, *Buitreraptor* y *Pamparaptor* no presenta un foramen en su superficie lateral, anteriormente a la articulación mandibular. Esto diferencia claramente a los Unenlagiidae de los troodóntidos, eudromaeosaurios y otros paravianos basales, en los cuales existente uno o dos forámenes en la cara lateral del surangular.

Carácter 184.2*: fémur, cuarto trocánter reducido, consistente en un surco poco profundo con una cresta desarrollada.* Esta condición fue observada por Brissón Egli et al. (2017) y mencionada por Novas et al., 2018; 2021 como posible sinapomorfía de Unenlagiidae. Este nuevo estado de carácter (2) ha sido agregado para diferenciar la condición presente en los unenlágidos *Austroraptor, Buitreraptor, Neuquenraptor, Rahonavis* y *Unenlagia* en los que el cuarto trocánter del fémur se encuentra representado por una suave cresta, en algunos casos rodeada por un surco o rugosidades.

Carácter 261.2*: Vértebras dorsales con forámenes neumáticos en cuerpo vertebral.* Este carácter ha sido recuperado como una sinapomorfía de Unenlagiidae. Sin embargo, para el taxón *Buitreraptor* ocurre una reversión al estado “0” ya que carece de forámenes neumáticos en las vértebras dorsales posteriores. Este carácter ha sido previamente recuperado como sinapomorfía de Eudromaeosauria por Pei et al. (2020), la cual en el presente análisis no ha sido recuperada. Este carácter con el estado “2” se encuentra ampliamente presente en Paraves, ya que se encuentra en la mayoría de eudromaeosaurios (e.g. *Deinonychus*) y aves basales (e.g. *Jeholornis*, *Confuciusornis*).

Carácter 458.0*: Sutura fronto-parietal ubicada posteriormente con respecto a los procesos postorbitales del frontal (ORDENADO).* Este carácter se recupera por primera vez como sinapomorfía de Unenlagiidae. Sin embargo, esta misma condición es compartida con numerosos Dromaeosauridae (e.g. *Microraptor*, *Velociraptor*), y no así con troodóntidos, dromaeosauridos basales (e.g. *Mahakala*) y aves basales, por lo que se interpreta que fue adquirido convergentemente en diferentes clados de Paraves.

Carácter 650.2*: Más de 20 dientes maxilares.* Se añadió el estado "2" para diferenciar a los unenlágidos y algunos troodóntidos derivados (e.g. *Byronosaurus*) de los demás paravianos. Esta modificación dio como resultado una nueva sinapomorfía de Unenlagiidae, no propuesta previamente. A su vez, es la única sinapomorfía no ambigua recuperada para el clado. En este

sentido, los unenlágidos se diferencian de los dromaeosáuridos y trooodóntidos basales los cuales poseen menor cantidad de dientes en el maxilar (<20, con excepción del troodóntido *Byronosaurus*).

Carácter 723.1*: Metatarsiano III con expansión convexa medial a lo largo de la parte distal de la superficie dorsal del eje en forma de "lengua"*. Este carácter fue previamente observado por Brissón Egli et al. (2017) y Novas et al. (2018; 2021) y se recupera aquí como sinapomórfico de Unenlagiidae, diferenciándose de los Dromaeosauridae los cuales carecen de esta expansión convexa que cubre dorsalmente al MTII.

Carácter 787.1*: vértebras cervicales con superficie ventral del centro con marcada depresión anterior (al nivel de las parapófisis)*. Este carácter ha sido recuperado por primera vez como sinapomorfía de Unenlagiidae y se presenta en *Austroraptor* y *Buitreraptor*. Ambos taxones muestran una depresión clara en la superficie ventral del centro vertebral que no se encuentra presente en otros paravianos como dromaeosáuridos o troodóntidos.

Carácter 870.0*: maxilar alargado y dorsoventralmente bajo, con una longitud total de casi 3 veces la altura máxima del hueso.* Este carácter se sumó en la matriz expandida y fue recuperado como una sinapomorfía de Unenlagiidae, adquirida homoplásicamente por troodóntidos derivados (e.g. *Byronosaurus, Saurornithoides*). Dichos clados se diferencian de los maxilares subtriangulares característicos de eudromaeosaurios y microraptores.

Es notable que las sinapomorfías listadas previamente no fueron propuestas previamente como caracteres diagnósticos de los Unenlagiidae por lo que se rescatan nuevos rasgos únicos de los paravianos gondwánicos. Es llamativo a su vez, que las sinapomorfías de Unenlagiidae mencionadas por autores previos (e.g. c.154.1; c.174.1; c.223.1; Pei et al., 2020) fueron recuperadas como sinapomorfías de un clado menos inclusivo que reúne a *Buitreraptor* + (*Pamparaptor* + *Unenlagia*/*Neuquenraptor*) (ver más abajo).

Comentarios sobre las relaciones filogenéticas de *Imperobator*

Imperobator ha sido inicialmente propuesto como un Dromaeosauridae de gran tamaño por Case et al. (2007) debido a la presencia de la falange ungueal del dígito II del pie especializada, y por la fuerte condición ginglimoidal del extremo articular distal del metatarsiano III. En este sentido, Case y colaboradores (2007) también indicaron que la falta de la condición ginglimoide en el metatarsiano II es una condición única de *Imperobator* pero

que podría estar relacionado con la reducción del tamaño de la falange ungueal del dígito II. Años más tarde, Ely y Case (2019), realizaron un análisis exhaustivo del taxón antártico a fin de echar luz sobre sus relaciones de parentesco. Utilizaron dos matrices especializadas en Coelurosaurios y con énfasis en los taxones de la familia Unenlagiidae/Unenlagiinae (Agnolín y Novas, 2011; Gianechini et al., 2018) y realizaron análisis heurísticos y bayesianos (Ely y Case, 2019). En ambos análisis, *Imperobator* quedó anidado dentro del clado Paraves, presentó al menos 3 sinapomorfías de este clado: metatarsiano III distalmente ginglimoidal, cresta posteroventral en el metatarsiano IV, y falange ungueal del dedo II del pie comprimida lateralmente y curvada (garra raptorial). A su vez, los análisis realizados por Ely y Case (2019) muestran que *Imperobator* no pertenece ni a la familia Dromaeosauridae ni a Unenlagiidae. Esto resultado podría deberse, según los autores, a la falta de la condición ginglimoidal del extremo distal del metatarsiano II.

En los análisis filogenéticos presentado se trata de un taxón de posición filogenética inestable, ya que pivota entre la base de Unenlagiidae (junto con *Austroraptor*) y como taxón hermano del clado conformado por *Buitreraptor* + (*Pamparaptor* + *Unenlagia*). Sin embargo, *Imperobator* posee la sinapomorfia recuperada de Unenlagiidae correspondiente a la presencia de una expansión convexa medial a lo largo de la parte distal del eje del metatarsiano III en forma de "lengua" (c.723.1). Este carácter fue previamente observado por Brissón Egli et al. (2017) y Novas et al. (2018; 2021) y se encuentra presente en el metatarsiano III de *Imperobator*.

A pesar de contar con la sinapomorfía de Unenlagiidae en el metatarsiano III, *Imperobator* presenta algunas particularidades que merecen comentarios:

1- *Fíbula y calcáneo fusionados*. Esta condición se encuentra en *Balaur* y *Graciliraptor*, aunque falta en la mayoría de los paravianos conocidos (Brusatte et al., 2013). Más aún, los unenlágidos *Buitreraptor, Neuquenraptor* y *Austroraptor* poseen la fíbula separada del calcáneo. Por este motivo, la fusión de la fíbula y el calcáneo podría tratarse de una característica única de *Imperobator* y obtenida homoplásicamente por *Balaur* y *Graciliraptor*. Sin embargo, y como se mencionó anteriormente, la asignación de este material como una fíbula y calcáneo fisionados debería revisarse debido a las características únicas no presentes en otros calcáneos de paravianos como lo es la convexidad lateral (ver Capítulo 8).

2- *Ausencia de ginglimoides en el metatarsiano II* (Turner et al., 2012; Ely y Case, 2019). Esta condición de *Imperobator* contrasta con la mayoría de los paravianos (e.g. unenlágidos como *Buitreraptor, Neuquenraptor*) en los cuales existen ginglimoides bien definidos en los elementos que componen el dígito II, relacionado con la condición raptorial de dicho dígito. *Imperobator,* en cambio, carece de esta condición y se asemeja a los troodóntidos (e.g. *Latenivenatrix*) en los cuales el metatarsiano II carece de surco intercondilar entre los cóndilos distales. Teniendo en cuenta esta característica, *Imperobator* muestra una diferencia clara respecto a los unenlágidos y se asemeja a los troodóntidos.

3- *Compresión transversal en la porción media del eje del MT III*. El metatarsiano III de *Imperobator* posee una fuerte compresión en la porción media de la diáfisis. Esto puede verse en el fragmento distal preservado, el cual recuerda a los restos de MT III recuperados de los dos especímenes de *Austroraptor* (MML 195, MML 220) los cuales presentan dicha compresión conforma un contorno en forma de "T" en corte transversal. Esta condición también se puede observar en otros unenlágidos como *Buitreraptor, Pamparaptor* y *Neuquenraptor* (Agnolín et al., 2010) y en troodóntidos como *Troodon* y *Talos* (Zanno et al., 2011). A su vez, la condición observada en *Imperobator* contrasta con aquella de *Deinonychus* y otros eudromaeosaurios (e.g., *Bambiraptor*) en los cuales la diáfisis del metatarsiano III mantiene un ancho uniforme a lo largo de toda su extensión proximodistal. En suma, *Imperobator* se asemeja más a los unenlágidos y a los troodóntidos que a los dromaeosáuridos en lo referente a la morfología del metatarsiano III a pesar de no haber sido recuperado como un carácter sinapomórfico de Unenlagiidae.

4- *Falange 2 del dedo II del pie con proyección ventral reducida*. Esta condición es mencionada por Ely y Case (2019) como una diferencia significativa de *Imperobator* respecto a otros paravianos por lo que podría tratarse de una condición única del taxón antártico. Los paravianos gondwánicos *Austroraptor, Buitreraptor, Neuquenraptor* y *Rahonavis* muestran una proyección ventral bien desarrollada y extendida posteriormente que limita medialmente un canal longitudinal.

5- *Falange ungueal del dedo II del pie con tubérculo flexor reducido*. Esta condición es mencionada por Ely y Case (2019) como un indicador de la carencia en *Imperobator* de la especialización raptora del dígito II, junto con la reducción de la proyección ventral de la falange II-1. Esta atrofia del tubérculo flexor fue mencionada también para el dromaeosáurido asiático *Adasaurus* (Barsbold, 1983) la cual contrasta con aquella de los

paravianos gondwánicos *Buitreraptor, Neuquenraptor, Rahonavis* y *Overoraptor* en los que el tubérculo flexor está bien desarrollado.

En resumen, *Imperobator* muestra similitudes con unenlágidos (proceso medial en forma de "lengua" y la comprensión lateral del MT III), pero a su vez presenta diferencias (e.g. reducción del tubérculo flexor en la falange ungueal pedal II-3, fíbula y calcáneo fusionados). Estas diferencias podrían deberse a rasgos únicos de este taxón.

Sinapomorfías del clado conformado por *Rahonavis* + *Overoraptor* y *Buitreraptor* + (*Pamparaptor* + *Unenlagia*/*Neuquenraptor*) ("Clado 1")

El árbol de consenso XIW y en varios de los árboles realizados (soporte XIW, combinación XIW+EW) se observa un clado ("Clado 1" de la Figura 137) conformado por *Rahonavis* + *Overoraptor* y *Buitreraptor* + (*Pamparaptor* + *Unenlagia* / *Neuquenraptor*) que es soportado por las siguientes sinapomorfías:

***Carácter 177.2**: pubis con el extremo distal curvado hacia atrás, y con la superficie anterior de la diáfisis convexa.* Este carácter ha sido recuperado como sinapomorfía del "Clado 1", aunque es compartido con otros clados como Microraptoria y aves basales (e.g. *Archaeopteryx*). Para el caso de *Austroraptor* e *Imperobator* carecen de pubis bien preservado que permita la constatar el estado de este carácter como más inclusivo del clado Unenlagiidae.

***Carácter 195.1**: Astrágalo y calcáneo fusionados entre sí, pero no con la tibia.* Este carácter es recuperado como sinapomorfía del "Clado 1" y se diferencia de *Austroraptor* que carece de fusión entre ambos elementos, y de *Imperobator* que posee una fusión entre el calcáneo y la fíbula. Por otra parte, la fusión entre astrágalo y calcáneo se encuentra presente en distintos paravianos incluyendo troodóntidos (e.g. *Sinovenator*), Dromaeosauridae (e.g. *Adasaurus*, *Velociraptor, Microraptor*) por lo que se encuentra extendido dentro del clado paraves.

***Carácter 369.1**: húmero con el margen distal oblicuo (con un fuerte ángulo ventral) al eje mayor de la diáfisis humeral en vista anterior.* Este carácter ha sido recuperado como una sinapomorfía y no se encuentra presente *Austroraptor* ni en otros paravianos no avianos (e.g. *Deinonychus*, *Bambiraptor*), en el cual el márgen distal articular se encuentra perpendicular al eje mayor del húmero.

Carácter 872.1*: proceso flexor del húmero bien desarrollado, sobrepasando el margen distal del cóndilo ventral.* El gran desarrollo de un proceso flexor en *Rahonavis* y *Buitreraptor* ha sido mencionado por Forster et al. (2020) como compartido con algunas aves basales (e.g. *Confuciusornis*). Este carácter ha sido sumado para el presente análisis y fue recuperado como sinapomorfía del "Clado 1" y difiriere a otros paravianos no avianos incluyendo *Austroraptor*.

Las cuatro características mencionadas son distintivas del clado *Rahonavis* + *Overoraptor* y *Buitreraptor* + (*Pamparaptor* + *Unenlagia* / *Neuquenraptor*) y diferencian a los miembros de dicho clado con respecto de *Austroraptor* e *Imperobator*. Cabe aclarar que dos de las cuatro características correspondan a caracteres del húmero (no conservado en *Imperobator*), el cual, para el caso de *Austroraptor* posee características plesiomórficas como la corta longitud respecto al fémur, y la cresta deltopectoral dirigida anteriormente.

Sinapomorfías del clado conformado por *Rahonavis* + *Overoraptor* ("Clado 2")

El clado *Rahonavis* + *Overoraptor* (informalmente llamado "Clado 2", Figura 137) se recupera en concordancia con la propuesta de Motta et al. (2020). Este clado es soportado en este análisis por cuatro sinapomorfías (consenso XIW) y ocho sinapomorfías (consenso EW) mostrando mayor número de sinapomorfías respecto a Motta et al. (2020) donde se recuperaron solo dos sinapomorfías. Algunas sinapomorfías fueron recuperadas únicamente por el consenso EW (caracteres 198.1, 348.1, 723.1 y 743.2) aunque se encuentran presentes en otros paravianos (e.g. *c.198.1: metatarsiano II con extremo distal ginglimoide, con el surco intercondilar bien desarrollado* el cual está ampliamente distribuido en los miembros de Paraves) Por este motivo los caracteres nombrados no serán discutidos.

Por otra parte, el carácter *854.2* (*vértebras caudales con un sistema de crestas y concavidades longitudinales bien desarrollado sobre las caras laterales del cuerpo vertebral*) fue recuperado por Motta et al. (2020; carácter 431) como una sinapomorfía de este clado y es soportado aquí en el análisis de consenso EW. Sin embargo, es notable que en los árboles obtenidos por XIW o en los podados mejorados EW no se recupera como sinapomorfía. Este carácter se encuentra presente en *Overoraptor*, *Rahonavis*, pero también en el unenlágido *Buitreraptor* por lo que el soporte que aporta este carácter debe ser tomado con precaución.

Finalmente, 3 de las sinapomorfías recuperadas por XIW son compartidas por los análisis con EW (caracteres 232.2, 453.0 y 858.1) mientras que el carácter 859.1 fue recuperado únicamente por XIW. Los cuatro caracteres nombrados son listados a continuación:

Carácter 232.2 *(EW y XIW): metatarsiano II con tubérculo ubicado en el centro de la superficie proximodistal, asociado con la inserción del tendón del m. tibialis cranialis, (ORDENADO).* Este carácter se encuentra presente en *Rahonavis* y *Overoraptor* y no se observa en *Buitreraptor* ni *Neuquenraptor*. Cabe destacar que entre Paraves se documenta la presencia de este tubérculo en *Velociraptor* como así también en aves derivadas (e.g. *Chauna*) se encuentra presente este carácter, por lo que interpretamos que el mismo fue convergentemente adquirido en este taxón asiático, el clado *Rahonavis* + *Overoraptor*, y en aves.

Carácter 453.0 *(EW y XIW): ulna con los cótilos proximales de tamaño desigual, siendo el cóndilo lateral (=dorsal en Avialae) más pequeño que el medial.* Este carácter ha sido recuperado en los árboles podados mejorados (EW y XIW) por lo que soporta claramente el clado. En este sentido, los cótilos de ambos taxones son llamativamente diferentes en tamaño diferenciándose de *Buitreraptor* y otros paravianos (e.g. *Velociraptor*) en los cuales son subiguales.

Carácter 858.1 *(EW y XIW): ulna con el cótilo radial desplazado anteriormente con respecto al dorsal (conformación asimétrica subtriangular en vista proximal).* Este carácter fue mencionado por Motta et al. (2020; carácter 435) como una característica en común de ambos taxones y es soportado aquí en el análisis de consenso EW y XIW y en él árbol podado mejorado XIW. Este carácter se encuentra presente en *Overoraptor*, *Rahonavis*, no así en los unelágidos *Buitreraptor* y *Austroraptor* ni en otros paravianos basales como eudromaeosaurios (e.g. *Deinonychus*).

Carácter 859.1 *(XIW): apófisis medial (radial) de la ulna convexo.* Este carácter fue mencionado por Motta et al. (2020; carácter 436) como una característica en común de ambos taxones y es soportado aquí en el análisis de consenso XIW y en el árbol podado mejorado XIW, pero no así en Motta et al. (2020) ni en los árboles de consenso EW. Este carácter se encuentra presente en *Overoraptor*, *Rahonavis,* algunos eudromaeosaurios como *Bambiraptor*, y aves basales (e.g. *Archaeopteryx*). Sin embargo, no se halla presente en los unelágidos *Buitreraptor* y *Austroraptor* ni en otros paravianos basales como eudromaeosaurios (e.g. *Deinonychus*).

Sinapomorfías del clado conformado por *Buitreraptor* + (*Pamparaptor* + *Unenlagia/Neuquenraptor*) ("Clado 3")

El clado (*Pamparaptor* + *Unenlagia/Neuquenraptor*) (informalmente llamado "Clado 3", Figura 137) es soportado en este análisis por treinta sinapomorfías (consenso EW) y ocho sinapomorfías (consenso XIW). De las ocho sinapomorfías recuperadas en el consenso XIW, 7 son compartidas con el consenso EW y son discutidas a continuación:

***Carácter 154.1**: cresta supraacetabular del ilion reducida, pero separada del antitrocánter, sin forma de "capucha".* Este carácter se recupera a su vez en los árboles podados mejorados EW y XIW. En numerosos análisis previos (Gianechini et al., 2018; Pei et al., 2020) éste caracter ha sido recuperado como sinapomorfía de Unenlagiinae (dentro de Dromaeosauridae). Sin embargo, aquí se recupera como sinapomorfía del Clado 3 ya que, cómo indica Forster et al. (2020), en *Rahonavis* la cresta supraacetabular se encuentra ausente a diferencia de *Buitreraptor* y *Unenlagia* en los que se presenta como una suave cresta que sobresale lateralmente el margen dorsal del acetábulo.

***Carácter 164.2**: Cara lateral del isquion con una cresta longitudinal que subdivide la superficie en partes anterior (incluido el proceso obturador) y posterior (SIN ORDENAR).* Esta sinapomorfía se presenta en los isquiones de *Buitreraptor* y *Unenlagia* y contrasta con *Rahonavis* el que carece de una cresta lateral longitudinal (Forster et al., 2020). Cabe destacar que una cresta en la cara lateral del ilion se encuentra presente en eudromaeosaurios (e.g. *Velociraptor*, *Microraptor*) pero no en troodóntidos (*Sinovenator*;) ni aves basales (e.g. *Archaeopteryx*).

***Carácter 224.1**: Proceso postacetabular del ilion con "repisa brevis" ("brevis shelf") lobulada, la cual se proyecta más allá del extremo posterior de la lámina lateral del proceso postacetabular.* Esta sinapomorfía se recupera como no ambigua en los árboles de consenso obtenidos. Se encuentra presente únicamente en *Buitreraptor* y *Unenlagia*, mientras que el resto de los paravianos incluyendo a *Rahonavis,* carece de una plataforma corta lobulada.

***Carácter 334.1**: Escápula con superficie articular para el coracoides convexa (SIN ORDENAR).* *Buitreraptor* y *Unenlagia* se diferencian de *Rahonavis* y otros paravianos (e.g. *Velociraptor*, *Microraptor*, *Archaeopteryx*) los cuales poseen una superficie articular de la escápula para el coracoides plano. Esto es notable en *Unenlagia* donde se observa una serie

de protuberancias y concavidades para la articulación entre ambos elementos de la cintura escapular (Novas et al., 2021).

Carácter 756.1*: Vértebras dorsales posteriores con espina neural de contorno rectangular, dorsoventralmente más alta que anterposteriormente larga en la base. Buitreraptor* y *Unenlagia* se diferencian de *Rahonavis* y otros paravianos (e.g. *Velociraptor*, *Microraptor*, *Archaeopteryx*) los cuales poseen espina neural en las vértebras dorsales son subcuadrangulares o ligeramente rectangulares en vista lateral, con una altura dorsoventral igual o ligeramente mayor que la longitud anteroposterior en la base.

Carácter 862.2*: metatarsiano III con porción proximal dorsoventralmente deprimida, más ancho que alto.* Este carácter ha sido mencionado por Brissón Egli et al. (2017) como una posible sinapomorfía de Unenlagiidae y fue propuesto formalmente por Motta et al. (2020; carácter 439). No fue recuperado como sinapomorfía de Unenlagiidae en el marco del presente análisis, sino como sinapomorfía del Clado 3, los cuales presentan un metatarsiano III con el extremo proximal sublaminar, mientras que *Rahonavis* y otros paravianos (e.g. *Deinonychus*) poseen el extremo proximal subcuadrangular o subrectangular en sección.

Carácter 863.1*. Falange III-1 del pie con margen dorsal curvado ventralmente cuando se observa en vista lateral.* Este carácter ha sido mencionado por Brissón Egli et al. (2017) como una posible sinapomorfía de Unenlagiidae y fue propuesto formalmente por Motta et al. (2020; carácter 441). No fue recuperado aquí como sinapomorfíco de Unenlagiidae, sino como sinapomorfía no ambigüa del Clado 3. En *Buitreraptor, Pamparaptor* y *Neuquenraptor* el eje de la falange pedal III-1 se curva ventralmente cuando se observa en vista lateral, en contraste con la condición rectilínea de la falange III-1 de los restantes paravianos (e.g. *Deinonychus*, *Archaeopteryx*).

En resumen, si bien las relaciones filogenéticas dentro de Unenlagiidae varían según los análisis que se realicen (EW y XIW, árboles podados mejorados y combinados) cabe destacar que los clados antes mencionados se mantienen a lo largo de los árboles recuperados, incluso se mantienen separados en el árbol de consenso estricto EW. Esto denota las diferencias que existen entre *Austroraptor*, el Clado 1 (e.g. *Rahonavis* + *Overoraptor*) y el Clado 2 (e.g. *Buitreraptor* + (*Pamparaptor* + *Unenlagia*)), lo que sugiere la existencia de tres linajes posibles de paravianos gondwánicos. Esto soporta lo propuesto por Motta et al. (2020) quienes notaron la diferencia entre *Rahonavis* + *Overoraptor* y *Buitreraptor* + (*Pamparaptor*

+ *Unenlagia*). Los análisis presentados más arriba mostraron diferencias morfológicas que se traducen en sinapomorfías de cada clado y que se diferencian claramente entre ellos. Sin embargo, aún son pocos los taxones miembros del clado Unenlagiidae lo que dificulta lograr un consenso en las relaciones internas del grupo. Sin embargo, por primera vez se diferencian subclados dentro de este grupo de paravianos gondwánicos.

Sinapomorfías de Unenlagiinia

Los árboles filogenéticos obtenidos con los análisis realizados en base a las matrices de datos (Matriz Modificada y Matriz con Caracteres Nuevos) muestran en la mayoría de los casos un clado conformado por los taxones gondwánicos (*Austroraptor, Buitreraptor, Pamparaptor, Neuquenraptor/Unenlagia, Overoraptor, Rahonavis* e *Imperobator*) y por el taxón asiático *Halszkaraptor*. Este clado correspondería al clado propuesto por Brum et al. (2021) con el nombre Unenlagiinia, (clado que incluye al clado más inclusivo que contenga a *Halszkaraptor* y al clado más inclusivo que contenga a *Unenlagia* (ver la definición en la sección Materiales y Métodos).

El clado Unenlagiinia fue recuperado en la mayoría de los árboles obtenidos incluso en los árboles combinados EW+XIW utilizando ambas matrices. Autores recientes también soportan la monofilia de este clado (e.g. Gianechini et al., 2018; Hartman et al., 2019; Brum et al., 2021). Sin embargo, cabe destacar que, contrariamente a lo propuesto por Cau et al. (2017) y Cau (2018), en el presente análisis no se recupera a *Mahakala* como un miembro de Halskaraptorinae, ya que se anida dentro de Dromaeosauridae. Tampoco se anida a *Hulsanpes* en la familia, por lo que Halskaraptorinae en este análisis incluye únicamente a *Halszkaraptor*.

La relación de *Halskaraptor* con Unenlagidae no se recupera en el árbol de consenso estricto EW, pero sí en el consenso XIW con 12 sinapomorfías ambiguas que son discutidas a continuación:

Carácter 29.0*: fenestra promaxillar ausente.* Tanto en *Austroraptor* como en *Halszkaraptor* el maxilar carece de fenestra promaxilar (Novas et al., 2009; Cau et al., 2017), tal como ocurre en algunos troodóntidos (e.g. *Zanabazar*), y contrastando con la mayoría de paravianos (e.g. *Deinonychus*, *Archaeopteryx*) en los que si se encuentra presente.

Carácter 51.1*: superficie lateral del cuadrado con un proceso amplio y triangular a lo largo del borde lateral del eje que contacta con el escamoso y el cuadradojugal.* Este carácter está presente para *Buitreraptor* y *Halszkaraptor* y es un carácter plesiomórfico ya que se encuentra presente en eudromaeosaurios (e.g. *Tsaagan*) pero no en aves basales ni derivadas (e.g. *Anchiornis*, *Archaeopteryx*).

Carácter 101.1*: parapófisis en las vértebras dorsales posteriores del tronco claramente proyectadas sobre los pedicelos.* Este rasgo se encuentra ampliamente distribuido a lo largo del clado Paraves incluyendo a taxones basales como troodóntidos, eudromaeosaurios, *Anchiornis* y *Archaeopteryx*. Sin embargo, se diferencian de algunas aves basales y derivadas que poseen parapófisis continuas con el arco neural (e.g. *Confuciusornis*). Es notable que este carácter ha sido recuperado como sinapomorfía de Dromaeosauridae por Pei et al. (2020).

Carácter 246.0*: Dientes maxilares con la altura apicobasal a lo largo de la fila de dientes muy variable con huecos evidentes para el reemplazo*. Este carácter es plesiomórfico ya que es compartido con eudromaeosaurios y algunos troodóntidos, mientras que en aves basales (e.g. *Anchiornis*, *Archaeopteryx*) son casi isodontos, sin espacios de reemplazo.

Carácter 412.1*: proyección posterior del borde lateral del extremo distal del fémur continua con el cóndilo lateral.* Tanto en *Unenlagia*, *Buitreraptor, Halszkaraptor* como en *Rahonavis* se observa una proyección posterior inferior de la porción distal del fémur. Ésto se diferencia del resto de los paravianos donde el borde lateral distal del fémur no es continuo (e.g. *Deinonychus*) lo que indica que se trata de una condición única del clado Unenlagiinia.

Carácter 439.1*: longitud combinada del metacapiano I y de la falange I-1 igual o menor que la longitud del MC II*. Este carácter se observa únicamente en *Buitreraptor* y *Halszkaraptor*, y es compartido con algunos microraptores y aves basales (e.g. *Jeholornis*, *Sapeornis*). Contrariamente en eudromaeosaurios como *Deinonychus* el largo del dígito I (MCI + PI-1) es mayor que la longitud de la longitud del MCII.

Carácter 477.0*: cráneo largo y bajo, con relación longitud/altura superior a 3,2*. Este carácter es plesiomórfico ya que se encuentra presente en eudromaeosaurios y algunos troodóntidos (e.g. *Linheraptor*, *Byronnosaurus*) pero no así en aves basales (e.g. *Anchiornis, Archaoepteryx*).

Carácter 490.1*: fosa antorbital del maxilar no alcanza la sutura nasal.* Este carácter se encuentra codificado para *Austroraptor* y *Halszkaraptor* siendo los únicos paravianos con

este estado de carácter lo que indica que podría tratarse de una condición única del clado Unenlagiinia.

Carácter 498.0*: rama anterior del maxilar (demarcada por un escalón cóncavo en el margen anterior del maxilar) ausente*. Este carácter se encuentra codificado para *Austroraptor* y *Halszkaraptor* y es compartido como plesiomorfía con los eudromaeosaurios y a su vez presente en algunas aves basales (e.g. *Sapeornis*, *Confuciusornis*). Es notable que Pei et al. (2020) recuperan este carácter como sinapomorfía de Eudromaeosauria.

Carácter 539.0: *rama postorbital del yugal aproximadamente perpendicular respecto al margen ventral del yugal.* Este carácter se encuentra codificado para *Halszkaraptor* y es compartido únicamente con algunas aves basales (e.g. *Sapeornis*, *Confuciusornis*) lo que indica que podría tratarse de una condición única del clado Unenlagiinia.

Carácter 582.0*: Parietal, tabla craneal entre fosas supratemporales amplia, más del 10% de la anchura mediolateral de la fosa.* Este carácter se encuentra codificado para *Buitreraptor* y *Halszkaraptor* y es diferente al resto de los paravianos donde la tabla craneana se encuentra reducida a crestas sagitales (e.g. *Velociraptor*), lo que indica que podría tratarse de una condición única del clado Unenlagiinia.

Carácter 829.0*: canal Meckeliano aproximadamente centrado en la altura media dorsoventral del dentario.* Este carácter se encuentra presente para *Austroraptor* y *Halszkaraptor* y es diferente al resto de los paravianos donde el surco o canal Meckeliano se encuentra posicionado ventralmente, situado más cerca del margen ventral que del margen dorsal (e.g. *Deinonychus, Sinornithosaurus, Anchiornis*), lo que indica que podría tratarse de una condición única del clado Unenlagiinia.

Las sinapomorfías antes listadas indican características únicas que comparten los halszkaraptorinos y unenlágidos y que se diferencian de otros paravianos basales (e.g. caracteres 29; 412; 439; 490; 539; 582; 829). Sin embargo, otros rasgos son plesiomórficos y compartidos en especial con los Dromaeosauridae (e.g. 51; 101; 246; 477; 498). Cabe destacar que uno de los rasgos llamativos no rescatados como sinapomorfía de Unenlagiinia pero si por Brum et al. (2021) es la presencia de dientes aserrados, los cuales son característicos de los unenlágidos y halszkaraptorinos.

Sinapomorfías de Paraves

El consenso estricto tanto con caracteres EW y XIW de la matriz aquí propuesta muestra diferencias con respecto a las sinapomorfías de Paraves. Los análisis utilizando EW muestran 45 caracteres sinapomórficos (25 cuando se utiliza la matriz modificada) mientras que cuando se utiliza XIW se rescatan 19 sinapomorfías para Paraves (23 cuando se utiliza la matriz modificada). Cuando se comparan las sinapomorfías, ambos árboles comparten 17 sinapomorfías que son discutidas a continuación:

Carácter 120.1*: chevrones proximales cortos y robustos, con el extremo proximal elongado y el eje deprimido y con forma de bandeja*. Este carácter fue también recuperado en la matriz modificada de Pei et al. (2020) de la presente contribución (M1, en EW) como así también por autores previos (Brusatte et al., 2014; Xu et al., 2017; Pei et al., 2020).

Carácter 131.1*: margen del acromion de la escápula con un borde anterior evertido lateralmente.* Este carácter fue también recuperado utilizando la M1 (EW y XIW) como así también por autores previos (Brusatte et al., 2014; Pei et al., 2020).

Carácter 136.1*: cara articular de la fosa glenoides dirigida lateralmente*. Este carácter fue también recuperado utilizando la M1 (EW y XIW) como así también por autores previos (Brusatte et al., 2014; Pei et al., 2020).

Carácter 142.1*: superficie proximal de la ulna dividida en dos fosas distintas (una convexa, la otra cóncava) separadas por una cresta media*. Este carácter fue también recuperado utilizando la M1 (XIW) como así también por autores previos (Agnolín y Novas, 2013; Brusatte et al., 2014; Pei et al., 2020).

Carácter 157.1*: tubérculo a lo largo del borde dorsal del ilion, dorsal o ligeramente posterior al acetábulo*. Este carácter fue también recuperado utilizando la M1 (XIW) como así también por autores previos (Agnolín y Novas, 2013; Brusatte et al., 2014; Pei et al., 2020).

Carácter 166.3*: el punto medio del proceso obturador del isquion ubicado distalmente al punto medio del isquion*. Este carácter fue también recuperado utilizando la M1 (EW y XIW) como así también por autores previos (Brusatte et al., 2014; Pei et al., 2020).

Carácter 199.1*: extremo distal de MT III con ginglimoide desarrollado y con la región articular lisa que se extiende proximalmente sobre la superficie extensora y está ampliamente expuesta*. Este carácter fue también recuperado utilizando la M1 (EW).

Carácter 201.1*: penúltima falange del dígito II muy modificada para una hiperextensión extrema, y su ungueal es más grande y más curvada que la del dedo III*. Esta sinapomorfía es no ambigua y es notable que no fue recuperada utilizando la M1 (EW y XIW), ni tampoco en la matriz original de Pei et al. (2020) ni en versiones anteriores (Brusatte et al., 2014). Sin embargo, este carácter corresponde a una sinapomorfía no ambigua de Deinonychosauria en dichos análisis.

Carácter 280.1*: pterigoide con la articulación basiesfenoidea recta en línea con el eje del proceso palatino.* Este carácter fue también recuperado utilizando la M1 (EW y XIW). No fue recuperada en la matriz original de Pei et al. (2020) ni en versiones anteriores (Brusatte et al., 2014).

Carácter 409.0*: El trocánter posterior del fémur se desarrolla como un tubérculo o reborde ligeramente proyectado.* Esta sinapomorfía fue recuperada como no ambigua (XIW), como así también recuperado utilizando la M1 (EW y XIW). Cabe destacar que este carácter no fue recuperado como sinapomorfía de Paraves en la matriz original de Pei et al. (2020) aunque si en versiones anteriores (Brusatte et al., 2014).

Carácter 469.1*: fúrcula simétrica.* Este carácter fue también recuperado utilizando la M1 (EW y XIW). Cabe destacar que se trata de una sinapomorfía no ambigua.

Carácter 478.1*: longitud anteroposterior del cráneo superior al 40% de la longitud del tronco*. Este carácter fue también recuperado utilizando la M1 (EW y XIW) como así también por Brusatte et al., 2014. A su vez, es una sinapomorfía no ambigua recuperada utilizando M1 XIW.

Carácter 498.1*: margen anterior de la rama anterior del maxilar cóncavo*. Este carácter fue también recuperado utilizando la M1 (EW y XIW). A su vez, es una sinapomorfía no ambigua recuperada utilizando M1 XIW.

Carácter 507.1*: la forma del nasal en vista dorsal relativamente constante en toda su longitud, debido a los lados márgenes subparalelos*. Este carácter fue también recuperado utilizando la M1 (EW y XIW) como así también por autores previos (Brusatte et al., 2014; Pei et al., 2020).

***Carácter 633.2**: superficie lateral del surangular anteroposteriormente recta en relación con el eje longitudinal de la mandíbula inferior*. Este carácter fue también recuperado utilizando la M1 (EW y XIW) como así también por autores previos (Brusatte et al., 2014; Pei et al., 2020).

***Carácter 682.1**: la longitud anteroposterior del coracoides en su punto medio es 200% o mayor que la longitud del acromion de la escapula en la altura media*. Este carácter fue también recuperado utilizando la M1 (EW y XIW) como así también por autores previos (Brusatte et al., 2014; Pei et al., 2020).

***Carácter 686.1**: la tuberosidad externa y la cresta deltopectoral del húmero confluyen suavemente, sin una interrupción o una muesca abrupta*. Este carácter fue también recuperado utilizando la M1 (EW y XIW) como así también por autores previos (Brusatte et al., 2014; Pei et al., 2020).

Respecto a los caracteres sumados a la M1 se obtuvieron 4 sinapomorfías no ambiguas mediante el análisis con EW los cuales corresponden a:

***Carácter 854.1**: vértebras sacras que disminuyen en altura posteriormente.* Este carácter fue propuesto por Motta et al., 2020 (c.430) y fue recuperado aquí como una sinapomorfía de Paraves.

***Carácter 862.1**: falanges manuales con ancho transversal subigual*. Carácter modificado a partir de Motta et al. (2020) (c.438)

***Carácter 874.1**: postorbital subtriangular en vista lateral, ramas de largo similar*. Carácter propuesto por Motta et al. (2020) (c.450).

***Carácter 876.1**: esplenial con longitud anteroposterior más larga que la mitad de la longitud del dentario*. Carácter propuesto en el presente trabajo de tesis.

Sinapomorfías del clado Unenlagiinia+Avialae

Este clado se recupera por primera vez utilizando la matriz de datos del TWiG. El clado se recupera en el árbol de consenso estricto XIW con 9 sinapomorfías que son discutidas a continuación:

Carácter 84.2: *dentículos, ausentes.* El estado ha sido agregado para el siguiente análisis ya que son numerosos los paravianos que carecen de dentículos. Este carácter es compartido con algunos troodontidae (e.g. *Byronnosaurus, Gobivenator, Xixiasaurus*) y es común en Unenlagiinia y aves basales como *Anchiornis* y *Archaeopteryx*. Contrariamente, en eudromaeosaurios y troodóntidos los dientes poseen dentículos al menos en una de sus caras.

Carácter 85.2: *forma de dentículos en dientes maxilares y del dentario, ausentes.* Tal como ocurre con el carácter 84, ha sido agregado un estado nuevo para el siguiente análisis ya que son numerosos los paravianos que carecen de dentículos. Este carácter es compartido con algunos troodontidae (e.g. *Byronnosaurus, Gobivenator, Xixiasaurus*) y es común en Unenlagiinia y aves basales como *Anchiornis* y *Archaeopteryx*. Contrariamente, en eudromaeosaurios y troodóntidos los dientes poseen dentículos al menos en una de sus caras.

Carácter 229.1: i*squion con un proceso dorsal situado distalmente a lo largo del borde posterior del eje.* Se recupera como una sinapomorfía de este clado, aunque se encuentra presente también en algunos miembros de Microraptoria (e.g. *Microraptor*, *Sinornithosaurus*). Contrariamente, en eudromaeosaurios y troodóntidos el proceso dorsal está ausente.

Carácter 349.0*: posición del proceso acromial de la escápula que se extiende anteriormente para sobrepasar la superficie articular de coracoides (facies articularis coracoidea).* Se recupera como la única sinapomorfía no ambigua de este clado, presente en los miembros de Unenlagiinia y en aves basales y derivadas (e.g. *Anchiornis*, *Archaeopteryx*). Contrariamente, en eudromaeosaurios y troodóntidos el proceso acromial se dirige lateralmente.

Carácter 583.0: *cresta sagital del parietal ausente.* Éste estado ha sido sumado para diferenciar a las aves que carecen de cresta sagital. A su vez este carácter se observa en unenlágidos (e.g. *Buitreraptor*) como así también en aves basales (e.g. *Archaeopteryx, Jeholornis, Confusciusornis*) donde el cráneo se vuelve de tipo "abovedado" y carece de cresta sagital parietal. Contrariamente, en eudromaeosaurios y troodóntidos existe una cresta sagital del parietal con mayor o menor grado de desarrollo.

Carácter 854.1*. superficie lateral de las vértebras caudales medias con crestas y concavidades.* Este carácter ha sido propuesto por Motta et al. (2020; carácter 431) y se encuentra presente en el estado "1" en aves basales y algunos unenlaginios (e.g. *Halszkaraptor*, *Archaeopteryx*). Contrariamente, en eudromaeosaurios y troodóntidos la

superficie lateral de las vértebras caudales son lisas. Cabe destacar que *Buitreraptor* y *Rahonavis* también poseen crestas y surcos laterales, pero mucho más desarrolladas que las presentes en *Archaeopteryx* por lo que se codificó con el estado "2".

Carácter 855.1*. prezigapófisis de las vértebras caudales medio-distales dirigidas dorsalmente y localizadas posteriormente respecto al margen anterior del centro vertebral.* Este carácter ha sido propuesto por Motta et al. (2020; carácter 432) y se encuentra presente en el estado "1" en aves basales y algunos unenlaginios (e.g. *Buitreraptor, Rahonavis*, *Archaeopteryx*). Contrariamente, en eudromaeosaurios y troodóntidos las prezigapófisis se dirigen anteriormente y se ubican anteriormente.

Carácter 868.1*: forma del margen ventral del hueso angular recto, en vista lateral*. Este carácter ha sido propuesto en la presente tesis y se encuentra presente algunos unenlaginios (e.g. *Buitreraptor, Pamparaptor*) y algunas aves basales (e.g. *Anchiornis, Archaeopteryx*). Contrariamente, en eudromaeosaurios y troodóntidos el angular posee un margen ventral cóncavo en vista lateral.

Carácter 873.1*: longitud anteroposterior del esplenial mayor que la mitad de la longitud del dentario.* Este carácter ha sido propuesto en la presente tesis y se encuentra presente algunos unenlaginios (e.g. *Buitreraptor*), aves basales (e.g. *Anchiornis, Archaeopteryx*), y aves derivadas donde es notable la extensión anteroposterior del esplenial incluso participando en la sínfisis mandibular en algunas aves (e.g. *Rhea*). Contrariamente, en eudromaeosaurios y troodóntidos el esplenial es corto, y no se extiende anteriormente.

Por otra parte, es notable que en diversos árboles obtenidos utilizando caracteres EW (soporte mejorado podado, y combinación EW+XIW) el clado Unenlagiinia se anida dentro del clado Avialae, siendo más derivado que Anchiornithinae y *Archaeopteryx*. Éste clado se encuentra soportado por las sinapomorfías listadas a las que se le suman las discutidas a continuación:

Carácter 50.1*: orientación del eje del cuadrado en la articulación fuertemente inclinado anteroventralmente de modo que el extremo ventral se encuentra muy por delante del extremo dorsal.* Se recupera como una sinapomorfía de este clado ya que se presenta claramente en aves basales y derivadas (e.g. *Anchiornis, Archaeopteryx*), aunque dentro de Unenlagiidae se puede observar únicamente en *Buitreraptor*. Sin embargo, es notable que en el resto de los paravianos (a excepción de algunos troodóntidos como *Mei*), el cuadrado tiene una posición vertical.

Carácter 177.2: *curvatura del eje del pubis curvado posteriormente, con la superficie anterior del eje convexa.* Se recupera como una sinapomorfía de este clado ya que se presenta claramente en aves basales y derivadas (e.g. *Anchiornis, Archaeopteryx*), aunque dentro de Unenlagiidae se puede observar el estado "2" en *Buitreraptor* y *Rahonavis*, pero no así en *Austroraptor*. A su vez, este estado de carácter se encuentra presente en los Microraptoria (e.g. *Microraptor*) y otros paravianos (e.g. *Velociraptor*, *Sinovenator*) por lo que debe ser tomado con precaución.

Carácter 178.1*: longitud de la placa púbica menos de 1/3 de la longitud del eje del pubis.* Se recupera como una sinapomorfía de este clado ya que se presenta claramente en aves basales (e.g. *Anchiornis, Confuciusornis,* y algunos ejemplares de *Archaeopteryx*), aunque dentro de Unenlagiidae se puede observar el estado "1" únicamente en *Rahonavis*, pero no así en *Austroraptor, Unenlagia* y *Buitreraptor*. Por fuera de Avialae, este estado de carácter se encuentra presente en algunos Microraptoria (e.g. *Hesperornychus*). Sin embargo, es notable que en aves derivadas el estado predominante es el "2" o "3" ya que la placa púbica se encuentra reducida o ausente.

Carácter 240.1: *fosa anteorbitaria del maxilar con el borde dorsal conformado por el lacrimal y nasal*. Dentro de los miembros de Unenlagiinia, este carácter se ha podido codificar únicamente en *Halszkaraptor* donde posee el estado "0" por lo que este carácter debe ser tomado con precaución. Sin embargo, en aves basales se observa que el nasal y lacrimal cierran la fosa anteorbitaria dorsalmente (e.g. Archaeopterygidae), mientras que en eudromaeosaurios y troodóntidos la fosa es cerrada por el maxilar y el lacrimal (e.g. *Deinonychus*). Lamentablemente la deformación del cráneo holotipo de *Buitreraptor* y la falta de preservación del nasal en *Austroraptor* no permiten confirmar el estado de este carácter en el clado Unenlagiidae.

Carácter 270.1: *narina externa con el eje más largo de aproximadamente la misma longitud que el eje largo de la fenestra anteorbitaria.* Lastimosamente la falta de preservación del elemento premaxilar en unenlágidos no permite confirmar el estado de este carácter en el clado Unenlagiidae. Sin embargo, existe una clara diferencia entre el gran tamaño de la narina externa presente en aves (e.g. *Archaeopteryx*) y la narina pequeña presente en paravianos no avianos (e.g. *Dromaeosaurus*).

Carácter 434.0*: caudales medias a posteriores cortas anteroposteriormente, menos de 1,5 veces la longitud de las vértebras dorsales (cuando se conoce) y longitud anteroposterior del centro menos del doble de su anchura mediolateral máxima.* Dentro de los miembros de Unenlagiinia, únicamente *Halszkaraptor* posee el estado "0", mientras que los unenlágidos poseen el estado "1", por lo que este carácter debe ser tomado con precaución. Más aún, *Archaeopteryx* y *Anchiornis* poseen ambos estados ("0/1") y aves derivadas poseen el estado "1" (e.g. *Crax*, *Anas*) lo que indica la variabilidad filogenética de este carácter.

Conclusiones

La revisión y expansión de la matriz de datos enfocada en celurosaurios y que fuera recientemente presentada por Pei y colaboradores (2020), arrojó datos interesantes que cuestionan la estabilidad de las relaciones filogenéticas de los distintos grupos de paravianos. En primer lugar, es notable la importancia de los paravianos gondwánicos dentro del árbol de Paraves ya que aportan información valiosa sobre radiaciones evolutivas que aún son poco conocidas cuando se los compara con los clados Laurásicos. Por lo tanto, es importante la correcta codificación de dichos taxones para lograr un muestreo amplio y refinado de las relaciones de parentesco de los paravianos. En este sentido, al recodificarse más de 200 caracteres de unenlágidos de la matriz se obtuvieron árboles dispares respecto a la matriz original. Algunos autores advirtieron sobre los problemas en el arrastre de errores de codificación por parte de nuevas versiones a las cuales se suman taxones nuevos y no se produce una revisión de lo ya hecho (Agnolín et al., 2019; Hartman et al., 2019).

En segundo lugar, cabe resaltar que en los análisis de consenso estricto EW se recupera un clado Paraves polifilético, sin resolver las relaciones internas de los grupos. Esto concuerda parcialmente con lo propuesto por Agnolín et al. (2019) y Motta et al. (2020) quienes realizaron modificaciones en una de las matrices del TWiG (Gianechini et al., 2017) y obtuvieron un árbol similar al de la presente tesis, donde en caso del consenso estricto con caracteres EW, se produce una politomía en la base de Paraves.

En tercer lugar, es notable que, con la misma matriz de datos, pero utilizando caracteres con pesos implicados (XIW), se obtenga un árbol de consenso estricto diferente al obtenido por Pei et al. (2020), recuperando a Unenlagiidae como cercanamente emparentados a Avialae, tal como lo propusieron autores previos (Novas y Puerta, 1997, Forster et al., 1998; Agnolín y Novas, 2011; 2013; Motta et al., 2020). El árbol con clados *stem* Avialae sucesivos se

mantiene en los árboles podados mejorados (EW y XIW), como así también en la combinación de los árboles EW+XIW lo que sustenta la cercanía filogenética entre Unenlagiinia y Avialae.

En cuarto lugar, se recupera el Clado Unenlagiinia integrado por *Halskaraptor* + Unenlagiidae. Esta relación fue propuesta por Hartman et al. (2019) aunque fue nominada formalmente por Brum (2021). Aquí se recupera con un buen soporte de grupo en los árboles de consenso con soporte mejorado (73/100 EW+XIW y 95/100 en XIW+EW) y con 9 sinapomorfías de las cuales 5 se encuentran presentes en los miembros de Unenlagiinia y en aves. Es interesante la relación de parentesco recuperada entre los taxones gondwánicos y el asiático *Halszkaraptor*. Esto es concordante con el registro fósil para el Cretácico Superior de grupos de vertebrados compartido en Asia y continentes gondwánicos como por ejemplo alvarezsáuridos, megaraptóridos, titanosáuridos y cocodrilos baurusúquidos (Azuma y Currie, 2000; Ezcurra y Agnolín, 2011; Xu et al., 2018).

Por último, es notable la variación de posición que cada clado paraviano muestra según el análisis que se tome. Por ejemplo, Dromaeosauridae corresponde al clado más basal de Paraves en los árboles podados mejorados y combinados (XIW, XIW+EW), mientras que en otros (EW, EW+XIW) es Trooodontidae el clado más basal. Lo mismo ocurre con Unenlagiinia, que en algunos árboles corresponde al grupo hermano de Avialae (árboles XIW, XIW+EW) y en otros se encuentra anidado dentro de Avialae, siendo un clado más derivado respecto a Anchiornithinae y Archaeopterygiidae (árboles EW, EW+XIW). Cabe destacar que en todos los casos no se recupera a Deinonychosauria monofilético, y al clado Unenlagiinae por fuera de Dromaeosauridae, ambos resultados diferentes al típico esquema obtenido por diversos autores (Sereno, 1997; Norell et al, 2001; 2004; Makovicky et al., 2003; 2005; Turner et al., 2007a,b; 2012; Senter, 2007; Brusatte et al., 2014; Cau et al., 2017; 2018; Gianechini et al., 2011a; 2017; 2018; Hartmann et al., 2019; Pei et al., 2020).

En esta tesis se realizaron los mismos análisis propuestos por Pei et al. (2020), de modo de homogeneizar los resultados y permitir una comparación más apropiada entre los resultados de ellos y los de la presente tesis. Sin embargo, existen claras diferencias entre los árboles de consenso estricto, y aquellos mejorados mediante la poda de taxones. En este sentido, cabe destacar que se siguieron los métodos de poda propuestos por Pol y Goloboff (2020) evitando realizar podas *a posteriori* de taxones y así no realizar omisión de información. Sin embargo, existen algunos "taxones problemáticos" podados como es el caso de *Austroraptor* (análisis

con Matriz modificada con caracteres EW así como en Pol y Goloboff, 2020) que posee más del 50% de codificaciones por lo que deberían buscarse herramientas para evitar la poda de estos taxones, que, si bien causan "ruido" al disminuir los soportes de cada nodo cuando son incluidos, podrían tratarse de taxones clave para comprender la filogenia de Paraves. Particularmente *Austroraptor*, como se mencionó a lo largo de la tesis, posee características semejantes a otros unenlágidos, pero también sugestivas similitudes con troodóntidos. Por otra parte, son notables las diferencias de los árboles obtenidos utilizando caracteres EW y XIW, ya que muestran arreglos distintos incluso el soporte de grandes clados como Paraves.

<u>CAPÍTULO 10</u>. Aspectos generales del esqueleto de *Austroraptor cabazai*: implicancias en la paleobiología de los unenlágidos

Consideraciones sobre el cráneo de *Austroraptor cabazai*

La reconstrucción del cráneo de *Austroraptor cabazai* con los elementos disponibles muestra un cráneo bajo, elongado y transversalmente angosto (Figura 138). En la porción anterior del frontal se observa una muesca para la articulación del lacrimal lo que indica cierta rigidez en esa articulación.

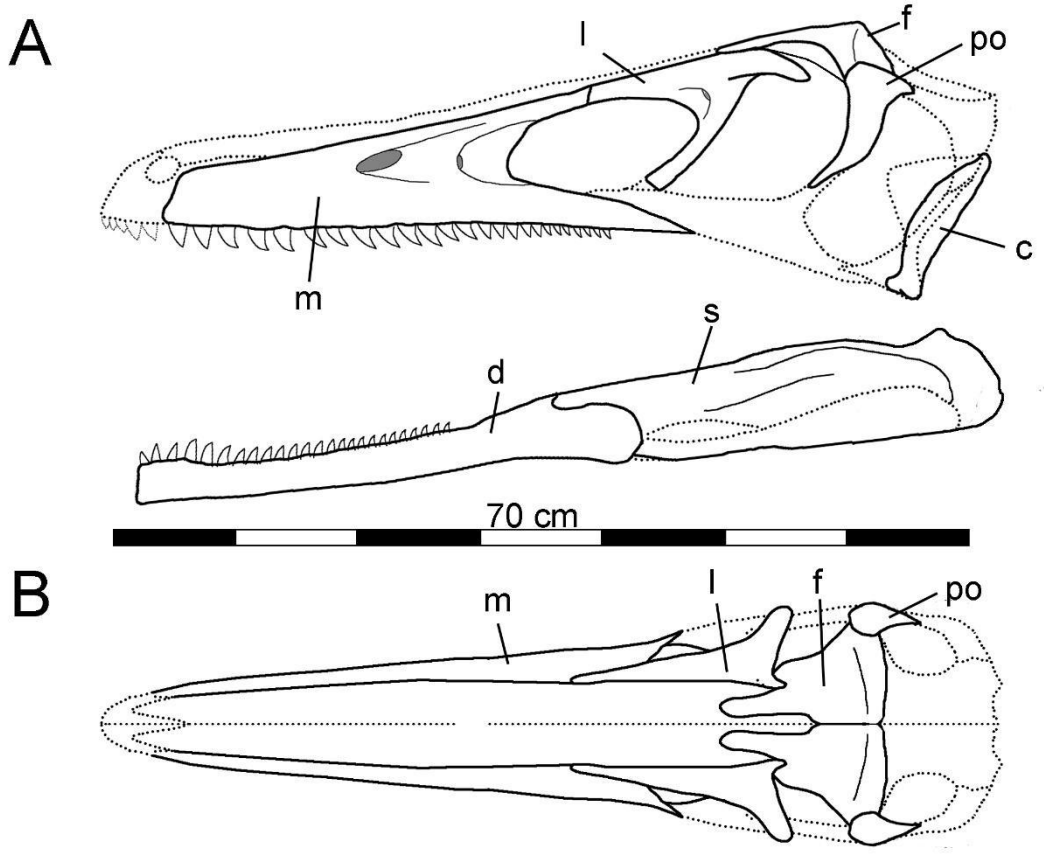

Figura 138. Reconstrucción del cráneo de *Austroraptor cabazai*.

Cuando se compara con otros paravianos, El cráneo de *Austroraptor* recuerda al de *Buitreraptor* y de troodóntidos derivados como *Byronosaurus*, *Gobivenator*, y *Zanabazar* ya

que muestran un considerable alargamiento del hocico (Figura 139). Esto coincide con los estudios de Análisis de Componentes Principales (PCA) y de Análisis de Cluster realizados por Powers et al. (2020) sobre diversos paravianos que muestran que el maxilar de *Austroraptor* se encuentra diferenciado del grupo o "cluster" de maxilares de eudromaeosaurios, y más cercano al grupo de troodóntidos. En el trabajo de Powers et al. (2020) la comparación entre *Austroraptor* y los eudromaoesaurios, muestra que el maxilar de *Austroraptor* se asemeja más a los eudromaesaurios asiáticos de maxilar elongado y deprimido, y se aleja de los eudromaeosaurios de maxilar corto y alto.

Respecto al alargamiento del cráneo de *Austroraptor*, la suma de la longitud del dentario y del surangular permite estimar una longitud del cráneo más afinada. El largo total de la mandíbula alcanza los 75 centímetros de largo (Figura 138, 139) por lo que *Austroraptor* muestra el cráneo más grande de paraviano preservado con una estimación ajustada.

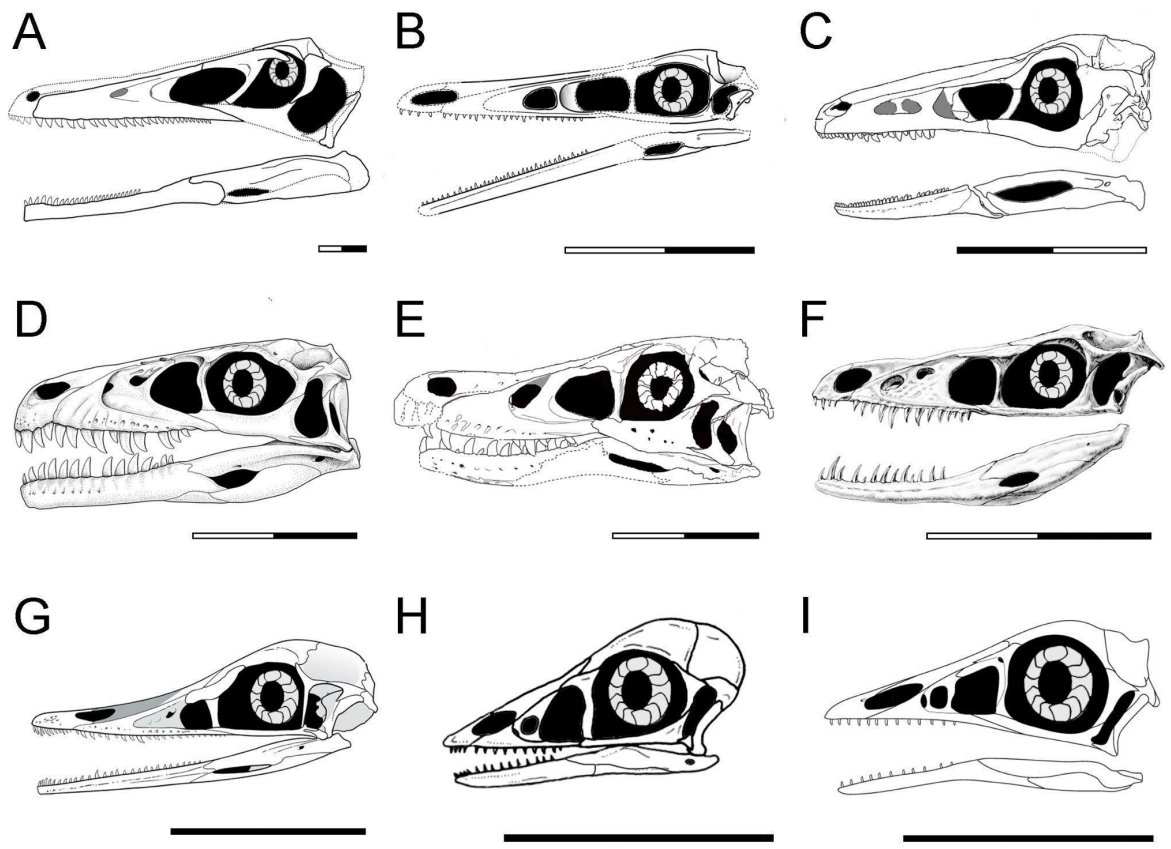

Figura 139. Comparación en vista lateral izquierda de paravianos selectos: **A**, *Austroraptor*; **B**, *Buitreraptor* (modificado de Gianechini et al., 2017); **C**, *Zanabazar* (Modificado de Norell et al., 2009; la porción posterior de la mandíbula fue reconstruida siguiendo la morfología observada en *Gobivenator* Tsuihiji et al., 2014); **D**, *Saurornitholestes* (modificado de Currie y Evans, 2020); **E**, *Linheraptor* (modificado de Xu et al., 2011; 2015a); **F**, *Sinornithosaurus*

(modificado de Xu y Wu, 2001); **G**, *Halszkaraptor* (modificado de Cau et al., 2017); **H**, *Anchiornis huxleyi* (modificado de Agnolín y Novas, 2013; basado en Xu et al., 2011; Pei et al., 2017); **I**, *Archaeopteryx* (modificado de Rauhut, 2014).

Respecto a la órbita de *Austroraptor*, se efectúan las siguientes consideraciones. En primer lugar, el contorno no sería circular, como ocurre en la mayoría de los paravianos (e.g. *Linheraptor*, *Anchiornis*, *Archaeopteryx*), sino con forma de "coma" con la porción ventral angosta y desplazada anteriormente, debido a la inclinación de las ramas ventrales del lacrimal y del postorbital (Figura 139). Por lo tanto, el espacio para localización del globo ocular en *Austroraptor* se habría restringido a la porción dorsal de la órbita. Esto se asemeja a terópodos de gran tamaño como por ejemplo Abelisauridae, Carcharodontosauridae, Tyrannosauridae y Spinosauridae en los cuales la posición del globo ocular es dorsal y muchas veces delimitada ventralmente por un proceso del postorbital y de la sinuosidad del lacrimal (e.g. *Carnotaurus*) o del lacrimal (e.g. *Acrocanthosaurus*) conformando una órbita elíptica o en forma de herradura. Los estudios realizados por Lautenschlager (2022) con Elementos Finitos sugieren que los grandes terópodos habrían sufrido un mayor estrés durante la masticación y mordida especialmente en la porción inferior de la órbita (donde se produce la conexión entre el maxilar, jugal, cuadradojugal y cuadrado). Por lo tanto, en terópodos como abelisaurios y carcarodontosaurios es común hallar ornamentaciones y excrecencias dérmicas que podrían corresponder a un refuerzo de estos puntos que sufren mayor estrés. Si bien no se hallaron elementos como el jugal y cuadradojugal en *Austroraptor*, si se puede inferir que ocurre una condición similar a la de grandes terópodos cuando se compara con otros paravianos. Por ejemplo, el postorbital de *Austroraptor* es notablemente robusto y con la rama ventral bien desarrollada, mientras que otros paravianos poseen un postorbital laminar con poca proyección ventral de la rama ventral. El cuerpo del postorbital a su vez, contacta directamente con el frontal, mientras que en otros paravianos (incluso *Buitreraptor*) se observa una rama anterodorsal del postorbital que contacta con el frontal. Por otro lado, el lacrimal de *Austroraptor* muestra una rama ventral dirigida anteriormente que a su vez es robusta transversal y anteriormente. Esto difiere de la proyección ventral laminar que se observa en otros paravianos como *Buitreraptor* (Gianechini et al., 2017). Más aún, se observa una fuerte lámina interna que une las ramas anterior y ventral del lacrimal de *Austroraptor* que se encuentra ausente o poco desarrollada en otros paravianos. En este sentido, la estructura craneana de la porción posterior del cráneo de *Austroraptor* muestra congruencia con los estudios realizados por Lautenschlager (2022)

que revela que la morfología elíptica de la órbita es beneficiosas para mitigar y disipar las tensiones inducidas por la alimentación, incluso sin un refuerzo adicional de la estructura ósea del cráneo como ocurre en abelisaurios, tiranosaurios y carcarodontosaurios en los que los huesos del cráneo están altamente ornamentados y reforzados con proyecciones dérmicas.

El proceso posterolateral del lacrimal de *Austroraptor* encierra la órbita anterodorsalmente (Figura 138), recordando al proceso supraorbital del lacrimal presente en algunas aves actuales y que se conoce en su morfología externa como cresta superciliar que suele estar acompañada por plumas que forman una "ceja" distintiva notoriamente presente en aves rapaces (Jones et al., 2007). En otras aves como algunas Tinamiformes (e.g. *Crypturellus*, Bertelli et al., 2014) y algunas Ratites (e.g., *Rhea* y *Struthio;* Pycraft, 1900) existe un proceso supraorbital que recuerda notablemente al observado en *Austroraptor*. La función de la cresta superciliar es evitar el reflejo de deslumbramiento de la superficie de la retina debido al paso del sol a través del iris. También funciona para proteger físicamente el ojo del viento y el polvo (Wygnanski-Jaffe et al., 2007; Jones et al., 2007). En este sentido, se propone que en *Austroraptor* la presencia de un proceso dorsolateral del lacrimal posiblemente indique un rol en la protección del ojo sol y de elementos (polvo, viento) que puedan ingresar y entorpecer la visión tal como ocurre en aves actuales. Por otro lado, cuando se realiza una reconstrucción del cráneo (Figura 138, 139), se puede observar en vista anterior que la visión no se vería interrumpida por el proceso lateral del lacrimal, al menos en la visión en la línea y por debajo del plano horizontal. Esto es en concordancia con la dorsalización del globo ocular que podría estar relacionada con la condición longirostra de *Austroraptor* y como forma de no entorpecer la visión binocular.

Cavidad encefálica de *Austroraptor*

Al espejar los elementos del frontal se puede observar en primera instancia que el contacto en la línea media de los elementos no es natural por lo que el contacto sugerido aquí es estimativo. Esto se debe probablemente a que la porción media se encuentra erosionada tal como se observa en la cara externa donde no se observan suturas. La reconstrucción de ambos frontales articulados brinda datos interesantes sobre la configuración del cráneo de *Austroraptor* (Figura 140). En primera instancia se observa en vista ventral que la cresta que separa la órbita de la cavidad encefálica está notablemente desplazada posteriormente y que es relativamente pequeña. Esto es notable cuando se compara con troodóntidos como

Latenivenatrix o *Saurornithoides* y en eudromaeosaurios como *Saurornitholestes* en los que la cavidad encefálica de la porción frontal es amplia y llega incluso hasta la porción media del frontal cuando se observa en vista ventral (Currie, 1995; Norell et al., 2009; van der Reest y Currie, 2017; Currie y Evans, 2020) (Figura 140). En *Buitreraptor* esta condición no se puede observar ya que no se aprecia el frontal en vista ventral. Sin embargo, en el material holotipo (MPCA 245) se observa que el frontal posee una expansión globosa en la porción posterior que indicaría un gran desarrollo de la porción anterior del encéfalo. Más aún, en un nuevo espécimen de *Buitreraptor,* que conserva la porción posterior del cráneo (Gianechini et al., 2020) se observa la misma condición que en el holotipo. En aves basales (e.g. *Archaeopteryx*; Wellnhofer, 2009; Rauhut, 2014) y aves actuales (e.g. *Struthio*, Pycraft, 1900) se aprecia que el frontal participa ampliamente en la delimitación del lóbulo anterior del encéfalo que es amplio y bien delimitado por las crestas ventrales del frontal. Por lo tanto, se podría presumir que en *Austroraptor* la porción encefálica delimitada por el frontal es pequeña en comparación con otros paravianos y sería una condición única de este paraviano.

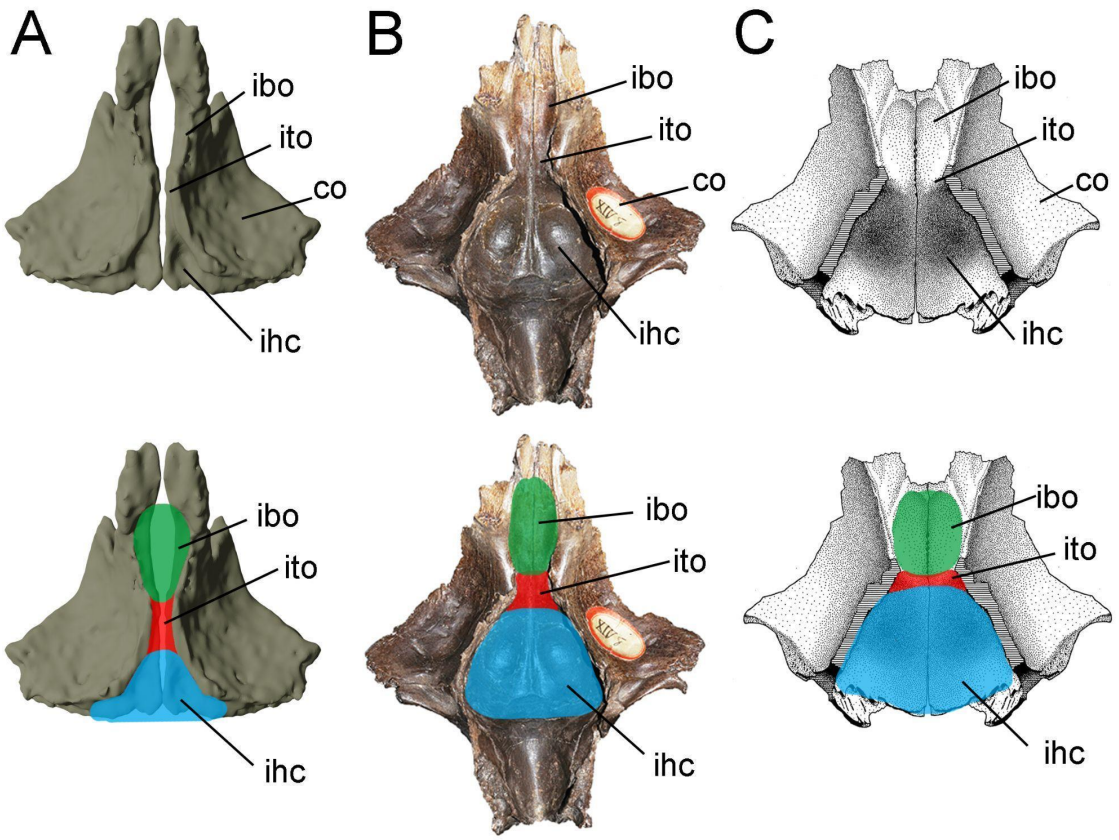

Figura 140. Comparación en vista ventral de los frontales de los paravianos *Austroraptor* (**A**), *Latenivenatrix* (**B**, modificado de van der Reest y Currie, 2017) y *Saurornitholestes* (**C**, modificado de Currie y Evans, 2020). Abreviatura: **co**, cavidad orbitaria, **ibo**, impresión del

bulbo olfatorio; **ihc**, impresión de los hemisferios cerebrales; **ito**, impresión del tracto olfatorio. Imagen no escalada.

Por otro lado, al espejar el frontal de *Austroraptor* se puede delimitar los límites probables del tracto olfatorio. En primera instancia se puede observar que la cavidad del tracto olfatorio es más larga que ancha, y que no llega hasta la porción más anterior del proceso anteromedial. En este aspecto *Austroraptor* recuerda a la condición observada en troodóntidos (e.g. *Latenivenatrix, Stenonychosaurus*; Currie, 1995; van der Reest y Currie, 2017) y contrasta con la condición observada en dromaeosáuridos, en los que la cavidad del bulbo olfatorio es relativamente más corta y ancha (Currie y Evans, 2020) (Figura 140). Posteriormente, la cavidad del bulbo oflatorio se conecta con la cavidad de la porción anterior del encéfalo mediante el tracto olfatorio que es delgado. Anteriormente, la cavidad del bulbo olfatorio parece estar conectada con una cavidad subtriangular que se abre anteriormente y que recuerda al complejo etmoidal.

En resumen, se observan diferencias en la morfología de la cavidad encefálica evidenciado por el hueso frontal de diferentes grupos de paravianos (e.g. Troodontidae, Unenlagiidae y Dromaeosauridae). Es necesario un muestreo más amplio de la morfología de la cavidad encefálica en paravianos para lograr una mejor compresión de los cambios ocurridos en clados internos y si los mismos poseen importancia filogenética.

Evidencias de alimentación en la dentición de *Austroraptor cabazai*

Los hábitos alimenticios de los unenlágidos han sido explorados recientemente por Gianechini et al. (2011a) y Brum et al. (2021). Estos autores indicaron que la presencia de numerosos dientes en las quijadas, de forma cónica y la presencia de crestas y surcos en los dientes de unenlágidos como *Buitreraptor* y *Austroraptor* corresponderían con una dieta piscívora. A su vez, análisis morfométricos y comparaciones morfofuncionales del miembro posterior de *Buitreraptor* (Gianechini et al., 2020) indican que estarían bien adaptados a la cursorialidad similares a aves terrestres que cazan presas pequeñas, como *Cariama* (Oswald et al., 2023). Por lo tanto, *Buitreraptor* sería capaz también de capturar presas pequeñas terrestres (Gianechini et al., 2021).

En el capítulo 5 se realizó un estudio de la dentición de *Austroraptor* que brindó novedades funcionales. En primer lugar, se observa que los dientes maxilares no son de tipo cónicos

como lo indicaron Hendrickx y colaboradores (2015) sino que presentan un intermedio entre la condición zifodonte (aserrado) y cónico, con la particularidad de poseer una inclinación de su eje mayor respecto al eje anteroposterior del maxilar. Más aún, únicamente los dientes de la porción anterior del maxilar y del dentario poseen crestas y surcos. Por último, se observó que los dientes maxilares poseen crestas y surcos en la cara lingual, mientras que los dientes del dentario poseen surcos y crestas en la cara labial. Estas novedades anatómicas observadas en *Austroraptor* soportan la idea de una dieta piscívora. En primer lugar, los dientes maxilares oblicuos e inclinados posteriormente podrían servir para una mejor retención de la presa. Más aún, los dientes maxilares y dentarios poseen crestas y surcos en sus caras de contacto que accionarían en conjunto durante la sujeción. En este sentido, los dientes de *Austroraptor* parecieran estar mejor adaptados al agarre y sujeción de la presa más que para el corte, ya que contrasta con los dientes zifodontes y transversalmente comprimidos presentes en *Buitreraptor* y en otros paravianos con dientes numerosos y aserrados como *Byronosaurus*. En la mayoría de reptiles piscívoros (e.g. cocodrilos gaviálidos, terópodos spinosauridos y pterosaurios anhanguéridos) los dientes son típicamente cónicos y apenas recurvados posteriormente. *Austroraptor* muestra dientes inferiores cónicos, aunque los superiores son zifodontes oblicuos. En este sentido, la dieta de *Austroraptor* podría ser amplia y ocupar peces y presas terrestres de diferente tamaño. La presencia de dientes cónicos o numerosos no son prueba suficiente de una dieta exclusivamente piscívora (Souza et al., 2022). Los estratos donde fueron hallados *Austroraptor* son de tipo fluvio-lacustres (Martinelli y Forasiepi, 2004), por lo que al menos este animal estaría asociado a cuerpos de agua y la dieta piscívora no sería extraña. Más aún, hasta la fecha en la Formación Allen se hallaron los terópodos *Austroraptor cabazai, Niebla antiqua*, *Quilmesaurus curriei* y *Bonapartenykus ultimus* (Coria, 2001; Novas et al., 2009; Agnolín et al., 2012; Aranciaga Rolando, 2021) cuyas estimaciones corporales corresponden a los 5 metros de largo y 2,5 metros para el caso de *Bonapartenykus*. En este sentido, *Austroraptor* representa uno de los depredadores tope para este período en el norte de Patagonia y que las presas terrestres que pueda capturar varíen en tamaño notablemente. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, se necesitan realizar estudios específicos morfofuncionales (como elementos finitos) para conocer si el cráneo delgado y relativamente grácil de *Austroraptor* estaría preparado para la caza, captura y corte de presas grandes como los diferentes dinosaurios herbívoros hallados en la misma unidad tales como los saurópodos *Bonatitan* y *Rocasaurus,* y el ornitópodo *Kelumapusaura.*

Evidencias de alimentación en el cráneo de *Austroraptor cabazai*

Es notable que los elementos craneales de *Austroraptor* son delgados y conforman un cráneo elongado, bajo dorsoventralmente y con un contorno subtriangular en vista lateral. A grandes rasgos, estas características son típicas de reptiles como spinosauroideos y pterosaurios (Figura 141) por lo que se listan a continuación algunos rasgos compartidos con *Austroraptor*.

1- Se destaca el alargamiento de la porción anterior del cráneo, especialmente por la elongación del maxilar (*Austroraptor*), del premaxilar (pterosaurios e.g. *Anhanguera*; Martin et al., 2003) o de ambos elementos (spinosáuridos e.g. *Spinosaurus*, *Irritator*; Stromer 1915; Sues et al., 2002) (Figura 141).

2- Se presentan una gran cantidad de dientes en las quijadas. En *Austroraptor* es notable la cantidad de dientes (20-30) respecto a otros paravianos (en general 15). Para el caso de los pterosaurios, la dentición es compleja y varía según el grupo, aunque en general son numerosos (Fastnacht, 2005) (Figura 141).

3- Dientes conidontes. En el caso de *Austroraptor*, los dientes conidontes se restringen a los dientes dentarios. En spinosáuridos los dientes son típicamente conidontes, mientras que en pterosaurios la dentición es altamente variable, aunque son comunes los dientes elongados y conidontes (Fastnacht, 2005) (Figura 141).

4- Fenestra antorbital elongada anteroposteriormente. Este rasgo es producto del alargamiento del cráneo y contrasta con fenestras antorbitales dorsoventralmente altas como las presentes en la mayoría de los paravianos (e.g. eudromaeosaurios, microraptores, aves basales) (Figura 141).

5- Fenestras orbital con forma de "coma". Esto hace que la posición del ojo se ubique dorsalmente respecto al plano horizontal de la narina externa. Esto contrasta con la mayoría de los paravianos basales (e.g. eudromaeosaurios, microraptores) donde el ojo se posiciona a lo largo y ancho de la fenestra orbital (Figura 141).

6- Contorno subtriangular en vista lateral del cráneo que recuerda a aves basales como *Archaeopteryx* aunque contrasta con la condición subcuadrangular presente en paravianos basales como eudromaeosaurios y microraptores (Figura 141).

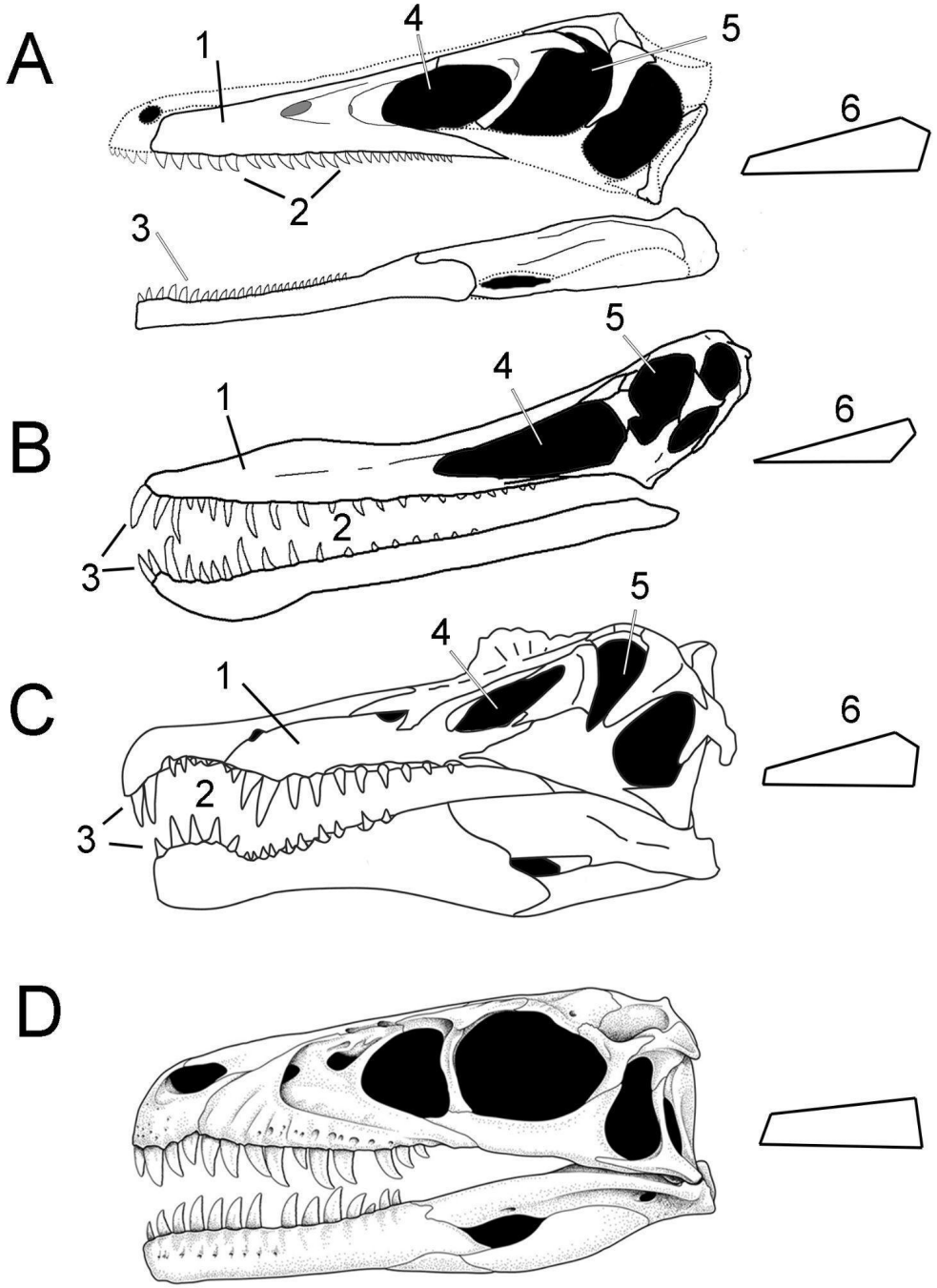

Figura 141. Dibujos esquemáticos de cráneos en vista lateral de *Austroraptor* (**A**), *Anhanguera* (**B**, basado en Witmer et al., 2003), *Spinosaurus* (basado en Hendrickx et al., 2015) y *Saurornitholestes* (**D**, tomado de Currie y Evans, 2020). Abreviaturas: **1**, porción anterior del cráneo elongada y deprimida; **2**, numerosos dientes pequeños; **3**, dientes tipo conidonte (en *Austroraptor* aplica para los dientes del dentario); **4**, fenestra antorbital elongada anteroposteriormente; **5**, cavidad orbitaria con forma de "coma"; **6**, contorno subtriangular del cráneo. Imagen no escalada.

Particularmente, el cráneo de *Austroraptor* recuerda al cráneo altamente modificado presente en espinosáuridos (Stromer 1915; Sues et al., 2002). Reciente análisis con Elementos Finitos realizados en diversos cráneos de terópodos no-avianos (Rayfield, 2011) muestran que el cráneo de los espinosáuridos (e.g. *Suchomimus, Spinosaurus*) presentan un gran estrés durante la mordida a lo largo de la mayoría de los elementos del cráneo, mucho más que otros terópodos de gran tamaño como *Acrocanthosaurus* o *Monolophosaurus*. En este sentido, Rayfield (2011) indica que podría deberse a la adaptación de los espinosáuridos a la captura de presas más pequeñas y estar relacionado a su dieta piscívora (Sereno et al., 1998; Ibrahim; 2014; 2020; Schade et al., 2020). *Austroraptor* además del alargamiento del cráneo muestra algunas similitudes con espinosáuridos: 1) maxilar bajo y elongado; 2) rama ventral (=jugal) del lacrimal curvada anteriormente; 3) postorbital ubicado dorsalmente y con la rama ventral (=jugal) curvada anteriormente; 4) dientes aserrados, con estrías y crestas longitudinales.

En resumen, *Austroraptor* comparte características en los elementos del cráneo y en la morfología en general con animales piscívoros. Esto sustenta lo propuesto por autores previos quienes indican que los unenlágidos podrían ser piscívoros (Gianechini et al., 2011a; Brum et al., 2021). A su vez, la morfología dentaria de *Austroraptor* analizada anteriormente indica también condiciones piscívoras en la dentición.

Neumatización craneana de *Austroraptor cabazai*

La tomografía computada de los huesos preservados de *Austroraptor* permitió evidenciar por primera vez la neumatización del cráneo de un unenlágido. La tomografía mostró que tanto el maxilar, el postorbital y el lacrimal muestran grandes recesos neumáticos tal como se describió en el Capítulo 5.

Los divertículos paranasales invaden hacia una cavidad interna del maxilar encerrada medialmente por pared ósea en el maxilar de *Austroraptor*. Esta condición se encuentra presente también en *Byronosaurus* y otros troodóntidos (Figura 142), con los cuales comparte un cráneo deprimido que se ve reflejado a su vez en el ángulo entre la rama dorsal y ventral del maxilar. En este sentido, la fenestra anteorbitaria es más deprimida dorsoventralmente cuando se la compara con aquellas de los eudromaeosaurios y otros paravianos. Por lo tanto, los senos y divertículos paranasales en *Austroraptor* y otros paravianos longirostros como los troodóntidos, es posible que se ubiquen en las cavidades maxilares y promaxilares anteriores. Por otro lado, además de poseer cráneos deprimidos, *Austroraptor* y los troodóntidos poseen

cráneos transversalmente comprimidos con un paladar secundario conformado por los maxilares y posiblemente por el vómer. Es probable que esta conformación craneana haya obligado a los canales nasales a buscar alternativas de pasaje hacia las coanas, diferentes de lo que se observa en paravianos con cráneos más altos (*Deinonychus*) (Figura 142). En troodóntidos como *Byronosaurus*, el canal nasal atraviesa el maxilar por medio de la barra interfenetral y se conecta con la fenestra interorbitaria, probablemente por encima de los senos paranasales. En *Austroraptor,* en cambio, se observa un canal nasal que corre internamente y dorsalmente por la repisa palatina del maxilar hasta la porción posterior, sin atravesar la barra interfenetral, y separándose de los senos mediante la pared postantral.

Respecto al canal nasal y al paladar de *Austroraptor* se pueden realizar algunas interpretaciones. En primera instancia se observa que la repisa medial del maxilar tiende a formar un paladar secundario que podría estar en contacto con el maxilar opuesto (como en *Xixiasaurus*) o que entre ambas repisas se encuentre el vomer (como en *Byronosaurus*). Esto contrasta con dromaeosáuridos como *Dromaeosaurus* en los cuales el paladar secundario no está formado por el maxilar, sino que está formado por el vomer o donde se observa una fenestra que probablemente sea cubierto por un paladar secundario blando. Por otro lado, respecto al canal nasal, se puede inferir que en *Austroraptor* corresponde al canal dorsal longitudinal que se observa por encima de la repisa palatal. Este canal no se conecta con la fenestra antorbital como ocurre en *Byronosaurus* y *Sinornithoides* ni tampoco a través de las fenestras promaxilares y maxilares como en el eudromaeosaurio *Deinonychus* (Figura 142). Más aún, el canal pareciera extenderse posteriormente al menos a la altura de la fenestra maxilar, justo interno a la pared postantral. Por lo tanto, el canal nasal se encuentra separado por la pared ósea de los senos paranasales que invaden la cavidad anteorbital (Figura 142).

Los huesos postorbital y lacrimal de *Austroraptor* muestran numerosos recesos neumáticos que no se no se encuentran presentes en cantidad y tamaño similar en otros paravianos (e.g. *Deinonychus*, *Saurornitholestes*; *Archaeopteryx*). La presencia de recesos neumatizados internos a la fenestra temporal y la órbita por parte de los postorbitales y lacrimales de *Austroraptor* es llamativa. Tanto la neumatización del lacrimal y del postorbital nombradas podrían deberse, en base a sus posiciones, a la invasión de los senos paranasales lacrimales, lacrimales mediales y suborbitales, de acuerdo con lo hipotetizado por Witmer y Ridgely (2008) para *Majungasaurus* y *Tyrannosaurus*. Estos sacos neumáticos suborbitales (Witmer y Ridgely, 2008) concuerdan con el lacrimal y el postorbital altamente neumatizados de *Austroraptor*. A su vez, concuerdan con la dorsalización de los ojos en *Austroraptor* y con el

gran tamaño corporal respecto a otros paravianos los cuales carecen de neumatización tan numerosa como se discutió en el Capítulo 5.

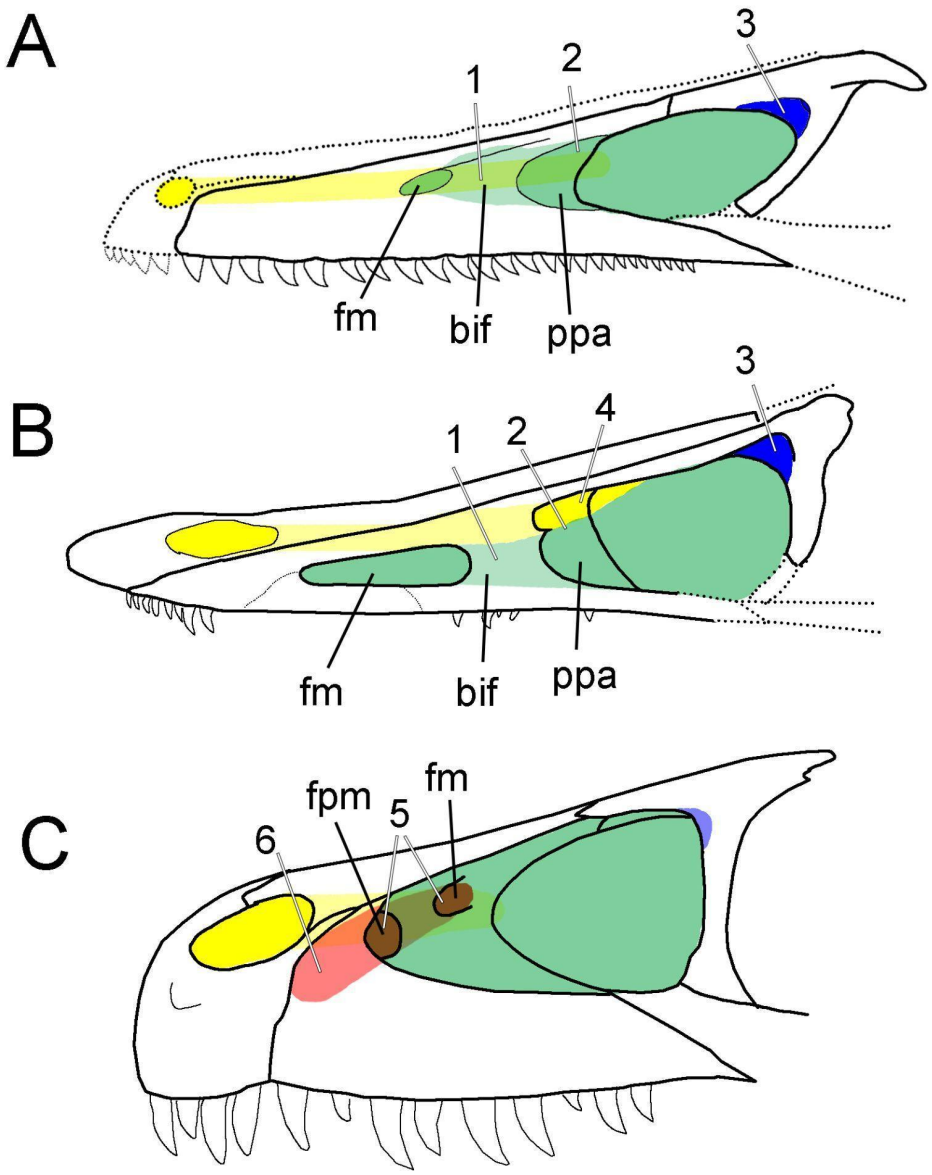

Figura 142. Esquemas interpretativos de la porción anterior del cráneo de paravianos y de los senos neumáticos en vista lateral de *Austroraptor* (**A**), *Byronosaurus* (**B,** basado en Norell et al., 2000 y Makovicky et al., 2003) y *Dromaeosaurus* (**C**, basado en Currie, 1995 y Witmer, 1997). Abreviaciones: **bif**, barra interfenestral; **fm**, fenestra maxilar; **fpm**, fenestra promaxilar; **ppa**, pared postantral; **1**, barra interfenestral del maxilar perforada en *Austroraptor* y *Byronosaurus*; **2**, pared postantral desarrollada; **3**, seno lacrimal abierto lateralmente en *Austroraptor* y *Byronosaurus*; **4**, canal nasal que atraviesa la barra interfenestral y abre internamente a la pared postantral en *Byronosaurus*; **5**, fenestras maxilar y promaxilar abiertas internamente en *Dromaeosaurus*; **6**, presencia de un seno maxilar en

Dromaeosaurus. Referencias: el color amarillo indica el pasaje del canal nasal; el color verde indica la extensión del seno antorbital; el color rojo indica la extensión del seno maxilar.

Tamaño corporal de Austroraptor cabazai

Dececchi et al. (2020a) demostraron que el alargamiento de las alas se encuentra relacionado a la disminución del tamaño corporal. Estos cambios entre proporciones de los miembros así como también de la cintura escapular, fueron mucho más radicales en aves basales que en paravianos no-avianos (Brusatte et al., 2014; Lee et al., 2014; Deccechi et al., 2020a,b). Si bien estos estudios discuten la miniaturización que ocurre en esa porción del árbol de los terópodos, pocos trabajos analizan los casos de especies de gran tamaño dentro de los clados de paraviano. Algunos autores discutieron brevemente algunos aspectos ligados al gigantismo en paravianos, indicando que se notan reducción de miembros anteriores y presencia de plumas en las alas (Novas et al, 2009; DePalma et al., 2015). Sin embargo, aún no se conocen los cambios morfológicos con mira a los clados de paravianos (Troodontidae, Dromaeosauridae, Microraptora, Unenlagiidae, Anchiornithinae, y Avialae) y sus cambios de tamaño entre las especies dando énfasis al gigantismo. En este contexto, el estudio del taxón gigante *Austroraptor* aportó datos valiosos para comprender los cambios ocurridos en esqueleto que podrían estar relacionados al gran tamaño del animal los cuales son discutidos a continuación.

El largo del cuerpo de los miembros de los paravianos varía desde taxones de 50 centímetros de largo como *Microraptor* hasta los 5 metros de largo estimados para *Utahraptor* (Norell y Makovicky, 2004). Sin embargo, el largo total de muchos de los paravianos conocidos es difícil de estimar debido a la ausencia de esqueletos completos (e.g. *Austroraptor*). Por ese motivo se utiliza la propuesta de Christiansen y Fariña (2004) (seguido por Pei et al., 2020; ver Materiales y Métodos) para calcular la masa corporal de los paravianos mediante cálculos relativos al largo del fémur (Tabla 2, S5). Como se mencionó anteriormente (ver Capítulo 5), el largo estimado del fémur de *Austroraptor*, aun siendo conservador, es de 60 centímetros de largo por lo que a este taxón le corresponde a una masa corporal estimada de 460 kilogramos. Esto convierte a *Austroraptor* al paraviano de mayor peso estimado, superando a *Dakotaraptor* (364 kg) y *Achillobator* (264 kg). Cuando se compara con otros paravianos australes, es notable la diferencia siendo *Austroraptor* notablemente mayor que *Unenlagia comahuensis* (98 kg), *Neuquenraptor* (27 kg), *Buitreraptor* (5 kg) y *Rahonavis* (0,93 kg).

Taxon	Masa corporal en kg (basado en Christiansen y Fariña, 2004; Pei et al., 2020)
Austroraptor cabazai (MML-195)	460,47
Austroraptor cabazai (MML-220)	460,47
Dakotaraptor steine (PBMNH.P.10.113.T)	364,46
Achillobator giganticus (MNU FR-15)	264,24
Unenlagia comahuensis (MCF PVPH 78)	98,69
Deinonychus antirrhopus (MCZ 4371)	71,10
Adasaurus mongoliensis (IGM 100/20)	36,42
Neuquenraptor argentinus (MCF PHPH 77)	27,43
Linhevenator tani (LH V0021)	24,05
Velociraptor mongoliensis (IGM 100/986)	23,41
Saurornitholestes langstoni (TMP 88.121.39)	20,96
Linheraptor exquisitus (IVPP V 16923)	18,17
Zhenyuanlong suni (JPM-0008)	11,99
Gobivenator mongoliensis (MPC-D 100/86)	11,72
Velociraptor mongoliensis (IGM100/982)	5,72
Changyuraptor yangi (HG B016)	5,64
Buitreraptor gonzalezorum (MPCA 245)	5,23
Sinornithosaurus millenii (IVPP V12811)	5,07
Sinornithoides youngi (IVPP V9612)	4,23
Bambiraptor feinbergorum (AMNH FARB FR 30556)	2,44
Microraptor hanqingi (LVH 0026)	1,95
Anchiornis huxleyi (PKUP V1068)	1,00
Rahonavis ostromi (UA 8656)	0,93
Xiaotingia zhengi (STM 27-2)	0,82
Mei long (IVPP V12733)	0,73
Mahakala onmovogae (IGM/1033)	0,67
Halszkaraptor escuilliei (MPC-D102/109)	0,60
Microraptor zhaoianus (CAGS 20-7-001)	0,55
Anchiornis huxleyi (BMNHC PH822)	0,46
Almas ukhaa (IGM 100/1323)	0,42
Anchiornis huxleyi (BMNHC PH823)	0,42
Archaeopteryx lithographica (Solnhofen specimen)	0,39
Caihong juji (PMoL-B00175)	0,38
Anchiornis huxleyi (LPM-B00169)	0,38
Aurornis xui (YFGP-T5198)	0,38
Mei long (IVPP DNHM D2154)	0,36
Archaeopteryx lithographica (London specimen)	0,29
Archaeopteryx lithographica (Maxberg specimen)	0,25
Archaeopteryx lithographica (12th DNWK 02924)	0,19
Archaeopteryx lithographica (Berlin specimen)	0,18
Microraptor zhaoianus (BNHM PH 881)	0,17
Anchiornis huxleyi (BMNHC PH804)	0,16
Archaeopteryx lithographica (Thermopolis specime	0,16
Eosinopteryx brevipenna (YFGP-T5197)	0,14
Archaeopteryx lithographica (Munich specimen)	0,12
Anchiornis huxleyi (holotype IVPP V 14378)	0,096
Archaeopteryx lithographica (Eichstätt specimen)	0,058

Tabla 2. Tabla de masa corporal estimado en kilogramos de paravianos selectos basados en las estimaciones sugeridas por Christiansen y Fariña (2004) y seguidas por Pei et al. (2020). Referencias: en naranja se destacan los taxones de mayor masa corporal por clado mientras

que en verde se destacan los taxones de menor masa corporal de cada clado (o espécimen para el caso de *Anchiornis, Microraptor* y *Archaeopteryx*). Tabla completa en Apéndice I.

Rasgos relacionados con el gigantismo en paravianos

Como se vio en Capitulo 5 sobre la osteología de *Austroraptor*, el esqueleto de este paraviano gigante presenta algunos rasgos particulares que recuerdan a características presentes en terópodos basales de gran tamaño (e.g. *Carnotaurus*, *Tyrannosaurus*) y que son discutidos a continuación.

En los paravianos de tamaño mediano y grande, la superficie externa del maxilar es amplia y externa, en comparación con la superficie interna a la fosa anteorbital. En paravianos como *Austroraptor, Deinonychus, Linheraptor* y *Tsaagan* la superficie lateral de la rama rostral, ventral y dorsal están bien desarrolladas. Por el contrario, la superficie externa de paravianos de poca masa corporal como *Bambiraptor, Microraptor, Sinornithosaurus, Zhengyuanlong, Anchiornis* y *Archaeopteryx,* se reduce a la porción anteroventral del maxilar y generalmente muestra una rama ventral delgada. Esta condición podría estar relacionada con una importante neumatización en el cráneo de pequeños paravianos reflejada en una gran apertura externa de las fenestras anteorbital y maxilar. Más aún, Lautenschlager (2022) sugiere que los terópodos de gran tamaño habrían sufrido un mayor estrés durante la masticación y mordida por lo que la superficie externa ornamentada habría jugado un papel importante en para la alimentación en estos grandes animales. Para el caso de *Austroraptor*, se observa que posee una gran extensión de la superficie externa a la fosa antorbital respecto a otros paravianos como *Deinonychus* lo que soporta la propuesta de Lautenschlager (2022) para el clado Paraves. Cabe mencionar que esta condición no se presenta en los troodóntidos, donde la superficie externa del maxilar está bien desarrollada especialmente en la rama rostral y ventral como se evidencia en taxones de tamaños dispares como *Almas, Gobivenator* y *Xixiasaurus*. La presencia indistinta según el tamaño del taxon observada en troodóntidos podría indicarse de que se trata de un carácter plesiomórfico para Paraves o único de ese clado.

Las vértebras de *Austroraptor* muestran rasgos semejantes a dromeosáuridos de mediano y gran tamaño, como *Achillobator, Unenlagia* y *Deinonychus* (Perle et al. 1999) ya que presentan centros de las vértebras dorsales anteriores y medias anteroposteriormente cortos y más altos que largos, procesos transversos extendidos hacia los laterales y espinas neurales

altas y anteroposteriormente cortas. Por el contrario, en paravianos de pequeño tamaño, como *Microraptor, Sinornithosaurus*, *Buitreraptor*, *Anchiornis* y aves basales (*Archaeopteryx, Rahonavis*) poseen espinas neurales bajas y anteroposteriormente largas, procesos transversos poco desarrollados y centros vertebrales dorsales bajos y notablemente alargados, siendo su longitud anteroposterior casi el doble de su altura (Forster et al., 1998; Xu, 2002; Mayr et al., 2007). De acuerdo con Xu (2002) es posible que el acortamiento del centro vertebral haya estado relacionado con el tamaño corporal de estos dinosaurios.

El húmero de *Austroraptor* muestra rasgos plesiomorficos como la orientación anterior de la cresta deltopectoral y la tuberosidad interna poco desarrollada la cual podría estar relacionada a su gran masa corporal, a retención de rasgos plesiomórficos o a un cambio en las funciones del miembro anterior, ya que contrasta con los unenlágidos derivados de menor masa corporal *Buitreraptor* y *Unenlagia* en los que el húmero es más largo, la cresta deltopectoral dirigida anterolateralmente y la tuberosidad interna es más prominente (Novas et al., 2009; Currie y Paulina Carabajal, 2012).

El pubis tiene cambios drásticos a lo largo de la evolución de los paravianos, incluidos cambios en la orientación y la reducción de la extensión anterior de la placa púbica. Otro cambio es la reducción del proceso anterior del pie púbico. La mayoría de los paravianos carecen de este proceso y solo conservan el proceso posterior. Solo algunos troodóntidos como *Almas* y *Gobivenator* tienen una proyección anterior sobre el pie púbico. Entre los miembros de Eumaniraptora, *Achillobator, Adasaurus*, *Deinonychus* (y apenas desarrollado en *Velociraptor*) presentan estas condiciones de proyección anterior o pequeña protuberancia anterior del pie púbico y contrastan con la ausencia de este proceso en la mayoría de los paravianos. Las aves carecen de esta condición como así también de la presencia de proyección posterior. En dromeosáuridos, la proyección anterior probablemente esté relacionada con el gigantismo porque está presente principalmente en dinosaurios de gran tamaño. No obstante, cabe mencionar que en *Achillobator, Deinonychus* y *Velociraptor* la proyección anterior está relativamente poco desarrollada en comparación con el troodóntido *Gobivenator* u otros terópodos como tiranosáuridos u oviraptóridos. Esto podría indicar que los miembros de Troodontidae, independientemente del tamaño de los taxones, aún conservan las condiciones plesiomórficas de una proyección anterior del pubis bien desarrollado. Es preciso mencionar el caso de *Unquillosaurus ceibali*, un maniraptor de gran tamaño del Cretácico superior de Salta el cual se encuentra representado por un pubis de 51 cm de largo

y con un notable desarrollo del proceso anterior y posterior del pie púbico (Powel, 1979; Novas y Agnolín, 2004). En este sentido, *Unquillosaurus* podría tratarse de un paraviano de gran tamaño con el pubis modificado debido a su gigantismo.

La reducción del brazo es notable en algunos paravianos y se correlaciona con la masa corporal de los mismos. La relación H/F, por ejemplo, en los paravianos de mayor tamaño corporal como *Linhevenator* (troodontido), *Dakotaraptor* (eudromaeosáurido), *Zhengyuanlong* (microraptorino), y *Austroraptor* (unenlágidos) es significativamente menor cuando se compara con parientes de tamaño pequeño (Tabla S5). Los miembros de Troodontidae muestran las proporciones H/F más bajas con respecto a otros subclados paravianos, siendo el valor más alto, de 0,7, presente en *Jianianhuanlong*. La relación más baja entre los troodóntidos es de 0,4 en el *Linhevenator,* en contraste con *Gobivenator* y *Mei* (0,56 y 0,51-0,58 respectivamente). Entre los dromeosáuridos, el *Dakotaraptor* de gran tamaño muestra la relación H/F más baja (0,57) de este subclado, contrastando claramente con otros parientes como *Bambiraptor* (0,8) y el dromeosáurido *Deinonychus* (0,7). Este patrón también se evidencia entre los unenlágidos, en que la relación H/F del gigante *Austroraptor* (0,44) es menor que la de sus parientes de tamaño pequeño *Buitreraptor* (0,9). Los microraptores de mayor tamaño como *Zhengyuanlong* y *Tianyuraptor* poseen una relación H/F de 0,62 y 0,65, respectivamente, siendo menor que parientes cercanos como *Sinornithosaurus* (0,9). En resumen, el patrón de paravianos de gran tamaño con húmero relativamente corto ocurre convergentemente en diferentes clados de paraves incluyendo Troodontidae, Dromaeosauridae, Microraptoridae, Unenlagiidae.

Es interesante analizar el cambio intraespecífico de la relación H/F entre ejemplares múltiples y bien conservados de paravianos como *Anchiornis* y *Archaeopteryx* (Tabla S5). En el ejemplar más grande publicado de *Anchiornis* (PKUP V1068) la relación H/F es más baja (0,79) que en los especímenes de *Anchiornis* más pequeños (p. ej., IVPP V 14378, relación H/F de 0,96). La misma condición ocurre con la relación de ejemplares grandes de *Microraptor* (CAGS 20-7-001; 0,84) que tienen menor relación H/F que los ejemplares más pequeños (BNHM PH 881; 0,91). Sin embargo, este patrón no se aplica a las especies de *Archaeopteryx* porque los especímenes más grandes tienen una relación H/F más alta (espécimen de Solnhofen; 1,23) que los especímenes pequeños (espécimen de Eichstätt; 1,12). De esta forma, *Archaeopteryx* muestra alometría positiva (aumento de la longitud del

húmero con respecto al fémur) que contrasta con la alometría negativa del antebrazo presente en los paravianos no aviares (disminución de la longitud del húmero con respecto al fémur).

También se observa una diferencia entre la longitud de la Ulna/Fémur cuando se analizan las especies de mayor masa corporal de cada grupo (e.g. *Austroraptor*, *Dakotaraptor*, *Zhengyuanlong*) y especímenes de una misma especie (*Anchiornis* PKUP V1068 y *Microraptor* CAGS 20-7-001). Éstos tienen valores más altos cuando en comparación con los valores de los especímenes y especies más pequeños (Tabla S5). En el caso del ave basal *Archaeopteryx*, la relación U/F no varía significativamente siendo 0,98 en el ejemplar pequeño de Eichstatt, 1,13 en el ejemplar pequeño de Munich y 1,10 en el ejemplar grande de Solnhofen. Esto podría indicar que la longitud de la ulna no varía significativamente a lo largo del crecimiento de las aves basales. Cabe mencionar que *Rahonavis* presenta el mayor valor U/F (1,51), contrastando claramente con los unenlágidos *Buitreraptor* (0,75), *Microraptor* (0,71 - 0,86), *Anchiornis* (0,65 - 0 ,85) y además es más grande que *Archaeopteryx* (0,98 - 1,13).

Es interesante el caso de *Mahakala* y *Halszkaraptor*. Los halszkaraptorinos muestran proporciones H/F y U/F de ambas especies son similares y tienen un valor más bajo (0,46; 0,50) en comparación con paravianos de tamaño corporal pequeño similar. Esta excepción podría estar relacionada con los hábitos de vida semiacuáticos de este clado propuestos por Cau (2017) que se sustentan también en otros rasgos como el cuello largo y configuraciones particulares en la articulación entre vértebras.

El caso de microraptores merece una mención porque incluye los taxones de mayor masa corporal *Zhengyuanlong* y *Tianyuraptor*. Estos taxones difieren de los microraptores pequeños en algunos rasgos, como la falta de proceso lateral del pubis, la falta de fusión de las placas esternales, la coracoides ancha y la fúrcula reducida (Lü y Brusatte, 2015). Pero la diferencia más significativa es el brazo corto en relación con la extremidad anterior. La relación H/F de *Zhenyuanlong* y *Tianyuraptor* (0,62 y 0,65 respectivamente) es menor que la de otros microraptoranes de menor tamaño (e.g. *Microraptor* 0,8 - 0,9; *Changyuraptor* 0,97) (Lü y Brusatte, 2015). Además, ambos taxones muestran una cresta deltopectoral reducida y un antebrazo (radio/ulna) corto con respecto a la longitud del húmero. La reducción del brazo en *Zhenyuanlong* y *Tianyuraptor* podría indicar capacidades reducidas de vuelo batido (Pei et al., 2020), a pesar de que el ala posee plumas coberteras pennáceas, plumas primarias y secundarias similares a *Microraptor* (Lü y Brusatte, 2015).

En cuanto a la longitud del antebrazo, es interesante comparar la reducción de brazos de los paravianos gigantes de similar tamaño *Dakotaraptor* y *Austroraptor*. En *Dakotaraptor* la suma de la longitud del húmero y ulna respecto al fémur (H+U/F) es de 1,15, mientras que en *Austroraptor* es de 0,75. *Austroraptor* posee la relación H+U/F más baja de paravianos (0,75), seguido por *Mahakala* (0,97) y *Mei* (1) y contrastando con la mayoría de los paravianos que poseen valores superiores a 1,3 (e.g. *Deinonychus* 1,3; *Buitreraptor* 1,6; *Microraptor*, 1,5 - 1,7; *Archaeopteryx* 2 - 2,2). Esta diferencia entre el elemento de longitud de los brazos en paravianos de tamaño corporal similar indica que *Austroraptor* muestra una mayor reducción de sus brazos con respecto a otros paravianos. Esta condición recuerda a terópodos de gran tamaño y con brazos reducidos como *Tyrannosaurus*, *Carnotaurus* y *Meraxes* (Bonaparte 1985; Brochu, 2003; Canale et al., 2022) donde el acortamiento del miembro anterior es notable en los huesos apicales del miembro (falanges y radio/ulna). Las falanges manuales de *Austroraptor* no se preservan en su totalidad lo que dificulta observar esta condición en la mano. Sin embargo y como se indicó anteriormente, ocurre una reducción del radio/ulna respecto fémur en *Austroraptor* lo que indicaría una condición similar a lo que ocurre con otros grandes terópodos como *Tyrannosaurus* y *Carnotaurus*.

Cuando se analiza el miembro posterior, se pueden observar algunas reducciones de longitud en los paravianos de gran tamaño. Si se compara la longitud de fémur y tibia (F/T), se observan valores menores en paravianos de gran tamaño como *Austroraptor* (1)*, Achillobator* (1,02), *Adasaurus* (IGM 100/20; 0 ,90), *Deinonychus* (MCZ 4371; 0,91) y ejemplares grandes de *Anchiornis* y *Velociraptor* (PKUP V1068; IGM 100/986; 0,77, 0,93, respectivamente) (Tabla S5). Esto contrasta con la mayoría de los paravianos que poseen valores de F/T menores a 0,80 (e.g. *Saurornitholestes* 0,76; *Microraptor* 0,72 – 0,79). Si bien esta condición de similar longitud de fémur y tibia podría tratarse de un rasgo asociado a taxones de gran tamaño, algunos pequeños paravianos también muestran valores significativamente altos de relación F/T como *Buitreraptor* (MPCA 245; 0,94), *Sinornithosaurus* (IVPP V12811; 1,18). Sin embargo, para el caso de *Buitreraptor* se propuso que esta relación F/T estaría relacionada a sus altas capacidades de cursorialidad (Gianechini et al., 2019).

Con respecto a la comparación de la longitud del fémur y el metatarsiano (F/M), los valores más bajos los comparten los paravianos más grandes como *Austroraptor* (0,58)*, Achillobator* (0,46), *Adasaurus* (0,53), *Deinonychus* (0,48), *Linhevenator* (LH V0021; 0,62) y ejemplares

grandes de *Microraptor*, *Anchiornis* y *Velociraptor* (CAGS 20-7-001; PKUP V1068; IGM 100/986; 0,57, 0,57, 0,41 respectivamente). Contrariamente, en la mayoría de los paravianos este valor es mayor a 0,60, aunque la diferencia se hace notable la diferencia en aves basales como *Archaeopteryx* cuyo valor varía es de 0,72 – 0,87. Para el caso del valor F/M de *Rahonavis* es extremadamente bajo (0,54) asemejándose al observado en ejemplares de gran tamaño de *Anchiornis* (0,57), pero contrastando con valores de paravianos de tamaño similar como *Mei* (0,71), *Wulong* (0,65) y *Microraptor* (0,66). El metatarsiano corto de *Rahonavis* recuerda a la condición observada en aves basales como *Sapeornis* que presentan una reducción del metatarsiano respecto al fémur (Zhou y Zhang, 2002; Forster et al., 2020).

La comparación de diferentes elementos de los miembros anterior y posterior muestra una correlación entre el tamaño y la longitud notable únicamente para los elementos del miembro anterior. Las extremidades anterior cortas están presentes en miembros de gran tamaño corporal de subgrupos de paravianos como el troodontido *Linheraptor*, el unenlágido *Austroraptor* y los dromeosáuridos *Achillobator* y *Dakotaraptor*. Sin embargo, *Austroraptor* posee particularmente huesos del miembro anterior reducido, tal como se evidenció anteriormente con la comparación de *Dakotaraptor* que posee similar tamaño corporal, pero muestra un miembro anterior que no se diferencia en proporción a parientes como *Deinonychus*.

Además, se encontró variación intraespecífica en el autopodio y el metapodio de los miembros anterior y posterior en varias especies de paravianos como *Microraptor* y *Anchiornis* siendo los valores de las proporciones en concordancia con otros paravianos de gran tamaño. Al contrario de los patrones descritos anteriormente para los especímenes de *Microraptor* y *Anchiornis*, los especímenes preservados de *Archaeopteryx* muestran diferencias en las proporciones según el especímen que se tenga en cuenta. Esta condición podría estar asociada a una variación dispar entre ejemplares, o puede indicar que se trata de una especie diferente para algunos ejemplares como fue propuesto por varios autores (Foth y Rauhut, 2017). A pesar del estado taxonómico de los especímenes de *Archaeopteryx* (Houck et al., 1990; Elzanowski, 2001b; Senter y Robins, 2003; Christiansen, 2006; Bennet, 2008; Foth y Rauhut, 2017), existe una correlación general entre el tamaño y las extremidades anteriores y posteriores similar a la variación intraespecífica e interespecies en otros paravianos.

Gigantismo en Paraves

Existe un patrón general en el clado interno de Dinosauria de aumento del tamaño corporal, pero este patrón cambia en algunos clados cuando se observa en una escala menor (Carrano, 2006). El subclado Coelurosauria, por ejemplo, muestra una disminución significativa en el tamaño corporal relacionado con la evolución de las aves (Sereno, 1997; Carrano, 1998; 2006; Lee et al., 2014). Turner et al. (2007) propusieron que el antepasado de los paravianos corresponde a un animal de tamaño corporal pequeño estimado en 600 a 700 gr y 64 a 70 cm de largo. Turner y colaboradores (2007) propusieron 4 eventos de gigantismo en los subclados Troodontidae, Unenlagiidae, Velociraptorinae y Eudromaeosaurinae. El análisis filogenético de la presente tesis (Figura 143) muestra al menos 6 eventos de gigantismo en el clado paraves. Aquí se considera como un evento de gigantismo a la diferencia notable de tamaño corporal entre miembros de un mismo subclado. Por ejemplo, el microraptor basal *Zhenyuanlong* posee una masa corporal de 11 kg, mientras que la masa corporal de los otros taxones miembros de Microraptoria varía de 0,17 a 5 kg. En el subclado Dromaeosauridae se observan dos eventos de gigantismos evidenciados por la gran masa corporal de los "Velociraptorinae" *Deinonychus* y *Dakotaraptor* (71 y 364 kg) y del Eudromaeosauria *Achillobator* (264 kg). A su vez, se incluye a *Utahraptor*, un eudromaeosáurido gigante del Cretácico de Norteamérica del cual no se dieron a conocer femures por lo que no se puede estimar la masa corporal. Sin embargo, se considera a un taxon gigante siguiendo estimaciones previas (5 metros de longitud corporal; Kirkland et al., 1993; Turner et al., 2012). Los eudromaeosáuridos gigantes se diferencian de otros de menor tamaño cuyos valores de masa corporal varían de 2 a 23 kilogramos (e.g. *Bambiraptor* y *Velociraptor*).

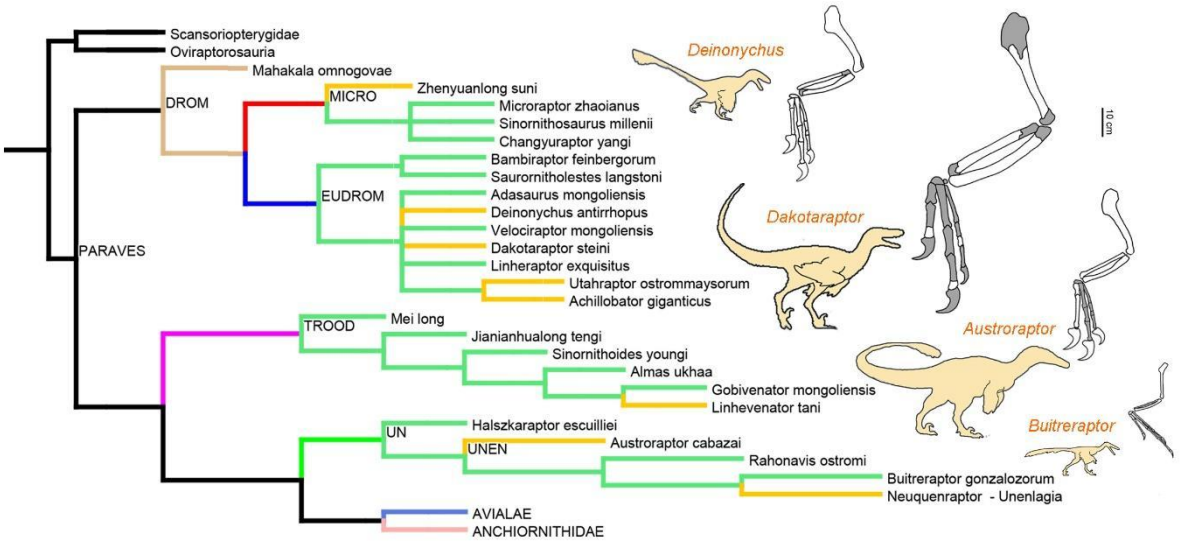

Figura 143. Árbol de consenso reducido del clado Paraves utilizando la Matriz con Caracteres Nuevos (XIW). Nótese que el miembro anterior de *Dakotaraptor* es notablemente más largo que el miembro anterior de *Austroraptor*. Los taxones con gigantismo son señalados con naranja, mientras que los taxones de menor masa corporal son señalados con verde. Abreviaturas: **DROM**, Dromaeosauridae; **EUDROM**, Eudromaeosauria; **MICRO**, Microraptoria; **UN**, Unenlagiinia; **UNEN**, Unenlagiidae.

En el subclado Troodontidae los miembros más derivados, *Gobivenator* y *Linhevenator*, corresponden a los taxones de mayor masa corporal (11 y 24 kg), mientras que los miembros basales corresponden a taxones de menor masa corporal (e.g. *Mei* y *Sinornithoides*; 0,36 – 4 kg).

Para el caso de los Unenlagiidae se observan dos eventos de gigantismo. El unenlágido basal *Austroraptor* presenta el mayor valor de masa corporal (460 kg). Por otra parte, *Unenlagia* presenta un mayor valor de masa corporal (98 kg) respecto a otros unenlágidos (e.g. *Buitreraptor* 5 kg y *Rahonavis* 0,9 kg).

Los resultados indican que en el clado Microraptoria, los taxones de mayor tamaño son aquellos miembros más basales dentro del clado. Contrariamente, en los clados Eudromaeosauria y Troodontidae, los miembros de mayor masa corporal son aquellos taxones más derivados. En el caso de Unenlagiidae, se observan dos eventos de gigantismo en el miembro basal *Austroraptor* y en el miembro derivado *Unenlagia*.

Neumaticidad en las vértebras de *Austroraptor cabazai* y otros unenlágidos y su relación con el tamaño corporal

Benson et al. (2011) en su exhaustivo trabajo sobre la distribución de la neumatización en diferentes grupos de terópodos, concluyeron que la neumatización se encuentra ampliamente distribuida entre los terópodos y se encuentra mucho más desarrollada en miembros de gran tamaño. Por ejemplo, la neumatización alcanza las dorsales posteriores de muchos taxones de gran porte como Carcharodontosauridae, Abelisauridae y Tyrannosauridae, aunque cabe aclarar que existen casos de terópodos no-avianos en los que miembros pequeños poseen neumaticidad marcada (e.g. *Masiakasarus*). La presencia de grandes cavidades neumáticas en las vértebras podría estar relacionada a la reducción en el costo metabólico, ya que animales más grandes, serían más propensos a una reducción en el costo metabólico como respuesta a las grandes restricciones gravitatorias que conlleva una gran masa corporal (O´Connor, 2006; Benson et al., 2011). Se analiza a continuación el caso de los miembros conocidos de unenlágidos desde el punto de vista del tamaño corporal.

En el caso de los unenlágidos, el taxón más grande conocido es *Austroraptor cabazai* (≈ 450 kg) y muestra un gran desarrollo de neumatización tanto en los centros vertebrales como en los arcos neurales. En los centros vertebrales se destacan pleurocelos dobles que a su vez se desarrollan en un centro vertebral que es relativamente comprimido transversalmente con superficies cóncavas laterales. En el caso de los arcos neurales suelen ser altos, y muestran grandes fosas interlaminares que denotan grandes cavidades neumáticas. Lamentablemente sólo se conocen las vértebras dorsales anteriores de *Austroraptor*. Otro unenlágido pero de menor porte es *U. comahuensis* (≈ 90 kg) el cual posee entre uno o dos pleurocelos en las dorsales anteriores, medias y posteriores. A su vez, los arcos neurales muestran una fuerte neumatización relacionada con las fosas interlaminares. Por último, *Buitreraptor* es uno de los unenlágidos más pequeños (≈ 5 kg) y posee un menor grado de neumaticidad relacionado con los arcos neurales de las dorsales anteriores, medias y posteriores, y es notable la reducción de la neumaticidad de los centros vertebrales a las primeras dos vértebras dorsales. En este sentido, los unenlágidos muestran un patrón concordante con el propuesto por Benson et al. (2011) quienes interpretaron que los taxones de gran porte (*Austroraptor* para este caso) muestran una neumaticidad marcada y bien desarrollada respecto a taxones de menor porte (*Unenlagia* para este caso) y en casos extremos en los que la neumaticidad en los centros

vertebrales dorsales medios y posteriores se encuentran ausentes (*Buitreraptor* para este caso).

Distribución de la neumaticidad vertebral en el clado Paraves

La presencia de neumaticidad dentro del clado Paraves es variable. En primer lugar, es notable que aves basales como *Archaeopteryx* y *Rahonavis* posean un gran desarrollo de pleurocelos en los centros vertebrales y fosas interlaminares en los arcos neurales tal como ocurre a su vez en otras aves basales como confuciusornítidos, *Sapeornis* y enantiornithes (Chiappe et al., 1999; Forster et al., 1998; 2020; Britt et al., 2011). Por otra parte, la mayoría de eudromaeosáuridos y unenlágidos, el microraptor *Wulong*, y algunos anchiornitínos como *Xiaotingia* y *Liaoningvenator* poseen entre uno o dos pleurocelos en los centros vertebrales. En contraste, una gran cantidad de grupos de paravianos como troodóntidos, halskaraptorinos, microraptores y algunos paravianos pequeños como *Buitreraptor* y *Velociraptor*, y algunos de gran porte como *Utahraptor*, carecen de pleurocelos en sus vértebras dorsales.

Resulta evidente que la presencia de pleurocelos en los centros vertebrales dorsales de los paravianos es dispar. Sin embargo, existe un patrón por el cual la mayoría de los grupos de paravianos, aunque con excepciones en cada caso, carecen de pleurocelos (e.g. troodóntidos, halszkaraptorinos, microraptores, anchiornitínos), mientras que otros poseen pleurocelos bien marcados incluso a lo largo de toda la serie dorsal (e.g. unenlágidos, eudromaeosáuridos, aves). Por lo tanto, este carácter podría tener significado filogenético para el clado de paravianos tal como proponen autores previos para grupos amplios dentro del clado Theropoda (O´Connor, 2006; Benson et al., 2011).

Los paravianos sudamericanos y el registro de diferentes tamaños corporales a lo largo del Cretácico de Gondwana

El registro de terópodos carnívoros en el hemisferio sur incluye abelisáuridos, alvarezsáuridos, carcharodontosáuridos y megaraptóridos durante el Cretácico Superior (Novas, 2009; Novas et al., 2013; Ezcurra y Novas, 2016). De esos terópodos los Abelisauridae, Carcharodontosauridae y Megaraptoridae poseen representantes que alcanzan los 10 metros de longitud correspondiendo a los carnívoros de mayor masa corporal durante

el Cretácico Superior de Sudamérica. Es interesante el cambio de la fauna terópodos durante el Cretácico Inferior/Superior en donde los gigantescos carcharodontosáuridos son reemplazados por megaraptóridos y abelisauridos de gran tamaño (Lamanna et al., 2020; Aranciaga Rolando et al., 2021).

En este escenario, el registro de paravianos en Sudamérica incluye taxones de diferentes tamaños incluyendo el diminuto dinosaurio *Pamparaptor micros* de 1,5 metros de largo, así como *Austroraptor cabazai* con 5 metros de longitud corporal. Aquí se analiza las diferencias en la relación entre el tamaño corporal de los paravianos del sur y la composición de la fauna de terópodos contemporánea según la edad.

El paraviano austral más antiguo es *Buitreraptor gonzalezorum*, hallado en rocas de la Formación Candeleros (Cenomaniano, Makovicky et al., 2005; Garrido et al., 2010) que integran la fauna de terópodos de la unidad junto con *Giganotosaurus carolinii*, *Alnashetri cerropoliciensis, Bicentenaria argentina* y *Ekrixinatosaurus novasi* (Coria y Salgado, 1995; Calvo et al., 2004a; Makovicky et al., 2012; Novas et al., 2012), siendo el carcarodontosaurio *Giganotosaurus* el más grande de la fauna.

El siguiente paraviano más antiguo registrado es *Overoraptor chimentoi* de la Formación Huincul (Cenomaniano-Turoniano, Garrido et al., 2010; Motta et al., 2016; 2020), donde también se hallaron los terópodos *Aoniraptor libertatem*, *Gualicho shinyae, Ilokelesia aguagrandensis, Meraxes gigas, Mapusaurus rosae, Skorpiovenator bustingorryi, Taurovenator violantei, Tralkasaurus cuyi,* y *Huinculsaurus montesi* (Motta et al., 2016; Apesteguía et al., 2016; Coria y Salgado, 1998; Coria y Currie, 2006; Canale et al., 2008; Cerroni et al., 2020; Baiano et al., 2020; Canale et al., 2022). En este caso, los gigantescos carcarodontosáuridos *Mapusaurus* y *Meraxes* son los grandes terópodo de la fauna.

La Formación Portezuelo (Turoniano-Coniaciano, Garrido et al., 2010) es la unidad estratigráfica con la mayoría de las especies de paravianos del hemisferio sur incluyendo *Unenlagia comahuensis, U. paynemili, Neuquenraptor argentinus* y *Pamparaptor micros* (Novas y Puerta, 1997; Calvo et al., 2004b; Novas y Pol, 2005; Porfiri et al., 2011). En esta unidad también se registraron los terópodos *Megaraptor namunhuaquii* y *Patagonykus puertai* (Novas, 1993; 1998), siendo *Megaraptor* el terópodo de mayor longitud corporal de esta unidad. Sin embargo, es interesante que *Unenlagia* alcance tamaños corporales mayores respecto a los paravianos más antiguos *Buitreraptor* y *Overoraptor*.

Durante el Campaniano-Maastrichtiense el registro de paravianos incluye restos en la Antártida, África y Sudamérica. En África se hallaron unos pocos restos de paravianos que incluyen falanges y dientes aislados recuperados de la Formación Wadi Milk en Sudán (Campaniano-Maastrichtiano, Owusu Agyemang et al., 2019; Rauhut y Werner, 1995) e integran la fauna de terópodos con pocos restos de carcarodontosáuridos indet (Rauhut, 1999). Para el continente antártico, el paraviano *Imperobator antarcticus* fue hallado en lechos de la Formación Snow Hill Island (Campaniano-Maastrichtiense, Ely y Case, 2019). *Imperobator* es el único terópodo de esta unidad con proporciones corporales similar al de *Unenlagia*.

En Sudamérica, el registro de paravianos del Campaniano-Maastrichtiano incluye restos aislados de falanges pedales de la Formación Chorrillo (Novas et al., 2019, y presente tesis) y *Austroraptor cabazai* de la Formación Allen (Novas et al., 2009; 2019).

El registro de paravianos de la Formación Chorrillo (Campaniano-Maastrichtiano) está formado por dientes, centro vertebral y falanges pedales representan un paraviano de longitud similar a *Neuquenraptor*. También se hallaron en esta unidad restos del megaraptórido de gran tamaño *Maip macrothorax* (Aranciaga Rolando et al., 2022b).

Finalmente, de la Formación Allen (Maastrichtiano) proceden *Austroraptor cabazai* y los abelisáuridos *Quilmesaurus curriei* y *Niebla antiqua* (Juárez Valieri et al., 2007; Aranciaga Rolando et al., 2021). En este caso *Austroraptor* posee una longitud similar respecto a los abelisáuridos de la Formación Allen.

Con lo indicado anteriormente, se puede observar una posible correlación entre el tamaño de los paravianos australes y el resto del registro de terópodos contemporáneos: los paravianos australes de tamaño pequeño están asociados a los gigantescos carcarodontosáuridos, mientras que los paravianos de tamaño grande están asociados a los abelisáuridos de tamaño medio y a los megaraptóridos de tamaño grande. Los paravianos de tamaño pequeño a mediano *Buitreraptor, Overoraptor, Unenlagia/Neuquenraptor/Pamparaptor*, y restos aislados de paravianos de Sudán están asociados a *Giganotosaurus, Mapusaurus, Megaraptor*, y restos aislados de carcarodontosáuridos de Sudán, respectivamente. Cabe destacar que el *Austroraptor* del Maastrichtiano es uno de los terópodos más grandes de su unidad estratigráfica.

Los carcharodontosáuridos constituyeron los grandes dinosaurios depredadores dominantes desde el Aptiano hasta el Cenomaniano en Gondwana, pero en el

Campaniano-Maastrichtiano los megaraptóridos pasaron a ser los dominantes de las faunas de terópodos de Patagonia (Novas, 2009; Novas et al., 2013; Aranciaga Rolando et al., 2022b). La extinción de los carcarodontosáuridos durante comienzos del Cretácico superior en Sudamérica podría haber generado que terópodos como abelisáuridos y megaraptóridos alcancen tamaños superiores a sus parientes más antiguos (Novas et al., 2013; Grillo y Delcourt, 2017; Aranciaga Rolando et al., 2022b) tal como se propuso para Norteamérica y el aumento en la masa corporal de tiranosáuridos más jóvenes de finales del Cretácico (Holtz, 2021). Cabe aclarar que para el caso Abelisauridae, existen registros de representantes de gran tamaño durante todo el Cretácico como por ejemplo *Ekrixinatosaurus* del Cenomaniano de Argentina (Calvo et al., 2004). Para el caso de los paravianos anteriores al Turoniano, están restringidos a cuerpos de pequeño tamaño como lo son *Buitreraptor* y *Overoraptor*. Sin embargo, es notable que, posterior a la extinción turoniana de los carcharodontosáuridos, ocurre una diversificación de la longitud del cuerpo y del número de especies de paravianos del sur. Es así que se destaca el caso de *Austroraptor cabazai* del Maastrichtiano de la Fm. Allen con una longitud corporal estimada de 5 metros de largo, el cual fue hallado en una unidad estratigráfica únicamente con abelisáuridos de mediano tamaño. *Austroraptor* demuestra que los paravianos pudieron ocupar nichos de depredador tope en Sudamérica.

Conclusiones

La descripción anatómica brindada en capítulos anteriores principalmente de *Austroraptor* permitió la revisión y el reconocimiento de nuevas características morfológicas de los unenlágidos. El cráneo de los unenlágidos muestra rasgos únicos como maxilares elongados, huesos altamente neumátizados, ausencia de cresta sagital en los parietales, y numerosos dientes sin serración en sus quijadas. *Austroraptor* en particular muestra características únicas como la presencia de una "ceja" formada por el lacrimal, y una diferenciación entre los dientes del maxilar y del hueso dentario.

Los posibles hábitos piscívoros de los unenlágidos postulados por autores previos, se ven soportados por los estudios realizados en esta tesis y la evidencia presentada en elementos craneales de *Austroraptor* como lo son la presencia de dientes curvos distolingualmente y un particular giro o torsión de los dientes del dentario. A su vez, el cráneo bajo y subtriangular, con órbitas altas, fenestras anteorbitales anteroposteriormente largas y numerosos dientes recuerdan a morfologías de reptiles piscívoros como pterosaurios y spinosaurios.

La gran masa corporal estimada de *Austroraptor* permitió comprender la correlación entre tamaño y la aparición de ciertos rasgos en distintos taxones gigantes de los subclados de paravianos. Es así que el gigantismo o aumento de la masa corporal respecto a otros parientes cercanos se encuentra al menos en 5 diferentes subclados de Paraves (e.g. Troodontidae, Microraptoria, Unenlagiidae). *Austroraptor* es un ejemplo de gigantismo dentro del clado Unenlagiidae, siendo más de 4 veces mayor en cuanto a masa corporal respecto al segundo en tamaño que es *Unenlagia*.

Por último, el registro de unenlágidos a lo largo de las unidades estratigráficas muestran una tendencia de aumento de masa corporal en miembros más jóvenes respecto a los miembros más antiguos. En este sentido, se destaca el incremento de tamaño luego del Turoniano que viene acompañado de la extinción de los Carcharodontosauridae. En este sentido, *Austroraptor* ocuparía el rol de depredador tope de la Fm Allen (junto con abelisauridos) lo cual demuestra la versatilidad y disparidad morfológica de los unenlágidos.

CAPÍTULO 11. Conclusiones

A lo largo de la tesis fueron descriptos y figurados en detalle los materiales recuperados de distintos paravianos de Gondwana, incluyendo *Austroraptor cabazai*, *Pamparaptor micros, Overoraptor chimentoi* y restos aislados de la Formación Chorrillo. Esto permitió ampliar la información brindada por autores previos (Novas et al., 2009; Porfiri et al., 2011; Gianechini y Apesteguía, 2011; Currie y Paulina Carabajal, 2012; Gianechini, 2014; Motta et al., 2016; 2020) y aumentar la diagnosis específica de dichos taxones. La descripción de los materiales de paravianos australes permitió el estudio y nuevas interpretaciones de diversos aspectos de la anatomía del esqueleto como ser la organización de los huesos del cráneo, la morfología de los dientes, las características y diferencias de las vértebras cervicales, dorsales, y caudales, las reducciones y particularidades asociadas a los huesos del miembro anterior, y patrones o morfotipos de pies observados en los paravianos australes.

Las tomografías computadas realizadas en huesos craneanos y vértebras de *Austroraptor* brindaron información valiosa acerca de la anatomía de estructuras internas de los unenlágidos. Se observaron recesos amplios y distribuidos a lo largo de los huesos maxilar, lacrimal y postorbital lo cual evidencia la invasión de senos paranasales y suborbitales con un desarrollo mayor al observado en otros paravianos. La ausencia de una fenestra promaxilar y la invasión de los senos paranasales en el maxilar a través del septo interfenestral son rasgos compartidos entre *Austroraptor* y algunos troodóntidos como *Byronosaurus*, contrario a la condición observada en otros paravianos (e.g. dromaoesauridos, *Archaeopteryx*) donde el maxilar posee una fenestra promaxilar y donde el seno paranasal no invade la fenestra maxilar. Por otra parte, los grandes recesos neumáticos hallados en los huesos lacrimales y postorbitales de *Austroraptor*, como así también un hueso surangular sin una fenestra surangular de *Austroraptor* y *Pamparaptor*, son algunas características discutidas de suma importancia para comprender la disparidad morfológica de los elementos craneanos dentro de los subclados de Paraves.

Las tomografías de las vértebras mostraron en *Austroraptor* la presencia de pleurocelos con recesos que invaden internamente tanto el centro vertebral como el arco neural, similar a lo que ocurre en *Unenlagia* aunque contrastando con *Buitreraptor*.

La descripción y comparación de la morfología dentaria de *Austroraptor* y *Buitreraptor*, mostró grandes disparidades a nivel individual (dientes maxilares zifodontes y dientes cónicos en el dentario de *Austroraptor*) y a nivel interespecífico dentro del clado

Unenlagiidae (dientes zifodontes/conidontes (aserrados) en el dentario de *Buitreraptor* y dientes cónicos en el dentario de *Austroraptor*). A su vez, estas nuevas interpretaciones acerca de la dentición de los dientes de *Austroraptor* y *Buitreraptor* permitieron el reconocimiento e identificación de los dientes aislados en la Formación Chorrillo, ampliando el registro de fósiles de dientes del grupo. Por último, las nuevas interpretaciones de los dientes de los unenlágidos permitieron la revisión del taxón brasilero *Ypupiara lopai*, demostrando las diferencias entre éste y otros miembros de Unenlaginiia y poniendo en duda la asignación de dicho taxón como un miembro del clado Paraves.

El estudio del miembro anterior de *Austroraptor* mostró un patrón de reducción notable respecto al miembro posterior en este unenlágido gigante que difiere del observado en otros paravianos gigantes como *Dakotaraptor* mostrando la disparidad que alcanzan las especies de gran masa corporal. A su vez, el fémur de *Austroraptor* de 60 centímetros de largo permitió estimar la masa corporal en 460 kilogramos, siendo mayor al valor estimado por autores previos (Novas et al., 2009; Pei et al., 2020), y lo que lo convierte en el paraviano de mayor masa corporal registrado. El análisis de *Austroraptor* permitió reconocer eventos de gigantismo en otros subclados de paravianos como Microraptoria y Troodontidae, no solo sobre la base de la masa corporal estimada, sino también por la presencia de rasgos posiblemente asociados al gigantismo, como la reducción del miembro anterior, la robustez del miembro posterior (principalmente del fémur) y la presencia de vértebras altas, cortas anteroposteriomente y transversalmente anchas entre otras características.

La revisión de los elementos pedales preservados de *Austroraptor*, *Pamparaptor* y *Overoraptor* permitieron realizar comparaciones con otros unenlágidos y otros paravianos mostrando morfotipos pedales con características particulares. Los troodóntidos poseen patas con condición subarctometatarsal (metatarsiano III comprimido lateralmente), con un MTIV robusto sin una cresta plantar, y con el metatarsiano II no ginglimoide y desplazado proximalmente. Por otra parte, los eudromaeosaurios, microraptores y algunos paravianos como *Rahonavis* presentan un MT II ginglimoide y a la misma altura que el MT IV, metatarsianos III no comprimido lateralmente, y un MT IV sin cresta plantar o poco marcada. Por último, los unenlágidos presentan patas que presentan la condición subarctometatarsal (metatarsiano III comprimido lateralmente y deprimidos dorsoventralmente), y con MT II ginglimoide. Sin embargo, los unenlágidos a su vez muestran morfología dispar en el pie. En el caso de *Pamparaptor* el pie muestra un MTII más robusto que el MTIV, un metatarsiano III no ginglimoide y un MTIV con una cresta plantar muy marcada, una combinación de

rasgos ausente en otros unenlágidos. La disparidad en la morfología pedal de Unenlagiidae muestra la variabilidad de este grupo que podría estar relacionado a la diferenciación de nichos cómo fue propuesto para otros paravianos con especies de morfologías y tamaños dispares como los microraptores (Xu y Qin, 2017).

El estudio de *Overoraptor chimentoi* mostró las particularidades en su esqueleto que recuerdan a características óseas presentes en *Rahonavis* y aves modernas, como ser una escápula corta y con un proceso acromial bajo y una ulna elongada con cótilos asimétricos. Por otra parte, el miembro posterior de *Overoraptor* muestra similitudes con otros unenlágidos en la presencia de un sistema complejo de crestas y surcos en la superficie lateral de las vértebras caudales, y la existencia de un proceso medioventral de la falange pedal II-2.

Los comentarios realizaron sobre la anatomía de *Imperobator* y la inclusión de este taxón en la matriz de datos analizada permitieron sustentar en base a los análisis filogenéticos, reconocer similitudes con otros unenlágidos como *Austroraptor* y *Neuquenraptor* (e.g. metatarsiano III comprimido lateralmente con sección en forma de "T") y sostener que se trata de un miembro de la familia Unenlagiidae tal como propusieron autores previos (Agnolín et al., 2010).

La revisión, actualización y expansión de la matriz de datos del TWiG (Pei et al., 2020) arrojó datos interesantes que cuestionan la estabilidad de las relaciones filogenéticas de los distintos grupos de paravianos. En primer lugar, se destaca la importancia de los paravianos gondwánicos dentro del árbol de Paraves ya que la revisión de la codificación de los mismos (más de 200 caracteres recodificados) aportó información valiosa sobre radiaciones evolutivas que aún son poco conocidas. La recodificación de caracteres de unenlágidos de la matriz arrojaron árboles dispares respecto a la matriz original lo que es un llamado de atención a los problemas en el arrastre de errores de codificación por parte de nuevas versiones a las cuales se suman taxones nuevos y no se produce una revisión de las codificaciones previas (Agnolín et al., 2019; Hartman et al., 2019).

Los análisis de consenso estricto EW se recupera un clado Paraves polifilético, sin resolver las relaciones internas de los grupos. Esto concuerda parcialmente con lo propuesto por Agnolín et al. (2019) y Motta et al. (2020) quienes realizaron modificaciones en una de las matrices del TWiG (Gianechini et al., 2017) y obtuvieron un árbol similar al de la presente tesis, donde en caso del consenso estricto con caracteres EW, se produce una politomía en la base de Paraves.

Utilizando caracteres con pesos implicados (XIW), se obtuvo un árbol de consenso estricto que recupera a Unenlagiidae como cercanamente emparentados a Avialae, tal como lo propusieron autores previos (Novas y Puerta, 1997, Forster et al., 1998; Agnolín y Novas, 2011; 2013; Motta et al., 2020). El árbol con clados *stem* Avialae sucesivos se mantiene en los árboles podados mejorados (EW y XIW), como así también en la combinación de los árboles EW+XIW lo que sustenta la cercanía filogenética entre Unenlagiinia y Avialae.

El Clado Unenlagiinia (integrado por *Halskaraptor* + Unenlagiidae; Hartmann et al., 2019; Brum et al., 2020) es recuperado en la mayoría de los análisis con un buen soporte de grupo en los árboles de consenso con soporte mejorado (73/100 EW+XIW y 95/100 en XIW+EW) y con 9 sinapomorfías. Es interesante la relación de parentesco recuperada entre los taxones gondwánicos y el asiático *Halszkaraptor*. Esto es concordante con el registro fósil para el Cretácico Superior de grupos de vertebrados compartido en Asia y continentes gondwánicos como por ejemplo alvarezsáuridos, megaraptóridos, titanosáuridos y cocodrilos baurusúquidos (Azuma y Currie, 2000; Ezcurra y Agnolín, 2011; Xu et al., 2018).

Por último, es notable la variación de posición que cada clado paraviano muestra según el análisis que se tome en cuenta. Por ejemplo, Dromaeosauridae corresponde al clado más basal de Paraves en los árboles podados mejorados y combinados (XIW, XIW+EW), mientras que en otros (EW, EW+XIW) es Trooodontidae el clado más basal. Lo mismo ocurre con Unenlagiinia, que en algunos árboles corresponde al grupo hermano de Avialae (árboles XIW, XIW+EW) y en otros se encuentra anidado dentro de Avialae, siendo un clado más derivado respecto a Anchiornithinae y Archaeopterygiidae (árboles EW, EW+XIW). Cabe destacar que en todos los casos no se recupera a Deinonychosauria monofilético, y al clado Unenlagiinae por fuera de Dromaeosauridae, ambos resultados diferentes al típico esquema obtenido por diversos autores (Sereno, 1997; Norell et al, 2001; 2004; Makovicky et al., 2003; 2005; Turner et al., 2007a,b; 2012; Senter, 2007; Brusatte et al., 2014; Cau et al., 2017; 2018; Gianechini et al., 2011a; 2017; 2018; Hartmann et al., 2019; Pei et al., 2020).

La descripción anatómica brindada en capítulos anteriores principalmente de *Austroraptor* permitió la revisión y el reconocimiento de nuevas características morfológicas que podrían correlacionarse al hábito de vida de los unenlágidos. Los posibles hábitos piscívoros de los unenlágidos postulados por autores previos (Gianechini y Apesteguía, 2011), se ven soportados por los estudios realizados en esta tesis sobre el cráneo de *Austroraptor*, como ser la presencia de dientes curvados distolingualmente y una particular torsión de los dientes del

dentario. A su vez, el cráneo bajo y subtriangular, con órbitas altas, fenestras anteorbitales anteroposteriormente largas y numerosos dientes recuerdan a morfologías de reptiles piscívoros como pterosaurios y espinosáuridos.

Por último, se analizó el registro de unenlágidos patagónicos y de otros terópodos contemporáneos a lo largo de las unidades estratigráficas. Esto indicó una tendencia de aumento de masa corporal en miembros más jóvenes respecto a los miembros más antiguos. Se destaca que los unenlágidos más antiguos del Cenomaniano y Turoniano como *Buitreraptor* y *Overoraptor* poseen menor masa corporal (>5 kg), mientras que se registra un incremento de la masa corporal (<50 kg) de los unenlágidos con la aparición de taxones como *Unenlagia* y *Austroraptor*, luego del Turoniano. En este sentido, *Austroraptor* ocuparía el rol de depredador tope de la Formación Allen (junto con abelisauridos) lo cual demuestra la versatilidad y disparidad morfológica de los unenlágidos.

Agradecimientos

Considero a esta tesis como un logro no sólo personal y profesional, sino también como un logro colectivo de una sociedad que apoya la investigación y desarrollo de ciencia soberana y de calidad. Esta tesis suma un ladrillo a este gran edificio que es la ciencia y en el cual nos cobijamos. Es constantemente construido por científicos, técnicos y una gran cantidad de gente que no sería posible sin el apoyo de las familias y de un Estado comprometido con conocer sus bienes y patrimonios. Estoy orgulloso por haber sumado este aporte y sobre todo estoy agradecido por todos los que hicieron posible que hoy pueda escribir estas líneas. A ellos va este agradecimiento que, lejos de ser completo, espera ser sincero y cargado de cariño.

Quiero agradecer en primer lugar a mi director Fernando Novas, quien me hizo parte de un grupo maravilloso que me incentiva y me guía constantemente para seguir creciendo profesionalmente. Gracias Fer por tus enseñanzas y por darme un lugar en el laboratorio confiando siempre en mí.

Agradezco a mi director Guillermo López, que desde un principio me acompañó y se sumó con su bondad y amistad en este camino de la tesis. Gracias Guille por todo tu apoyo.

Quiero agradecer al Dr. Xing Xu (IVPP, Beijing), Director de Beca CONICET, quien apoyó amablemente desde un principio el recorrido de esta tesis.

Infinitas gracias a Marcelo Isasi, por tus enseñanzas sobre técnicas en paleontología y por contagiarme con tus historias y anécdotas la pasión por la paleontología.

Quiero dar las gracias eternas a Federico Agnolín, gran amigo y tractor de muchas de las ideas de esta tesis y quien me contagia día a día el entusiasmo por estudiar estas maravillosas bestias prehistóricas.

Muchas gracias a los jurados de tesis Dr. Alejandro Otero, Dra. Ariana Paulina Carabajal y Dr. Juan Canale que con sus valiosas observaciones, comentarios y sugerencias permitieron incrementar el nivel de la tesis.

Agradezco a los curadores de las colecciones de diversos museos de Patagonia que me permitieron observar y estudiar de primera mano los materiales fósiles presentados: Daniel Cabaza (Museo Municipal de Lamarque “Héctor Cabaza”, Lamarque, Río Negro), Pablo

Chafrat (Museo Patagónico de Ciencias Naturales, General Roca, Río Negro), Juan Canale (Museo Municipal Ernesto Bachmann, Villa El Chocón, Neuquén), Rodolfo Coria y Ludmila Coria (Museo Municipal Carmen Funes, Plaza Huincul, Neuquén), Rubén Juárez Valieri e Ignacio Cerda (Museo Provincial Carlos Ameghino, Cipolletti, Río Negro), Jorge Calvo (Centro Paleontológico Lago Barreales, Lago Barreales, Neuquén), Martín Ezcurra (Museo Argentino de Ciencias Argentinas, Ciudad Autónoma de Buenos Aires). Agradezco a Ariana Paulina Carabajal (INIBIOMA) y a Phil Currie (University of Alberta) quienes aportaron fotos y valiosos datos acerca del segundo ejemplar de *Austroraptor cabazai*. También agradezco a Ricaro Ely (Indiana University Bloomington) por compartir amablemente fotografías de *Imperobator antarcticus*. Agradezco a los curadores Pablo Tubaro y Yolanda Davies (Colección de Ornitología del MACN), y Sergio Bogan (curador de las colecciones de la Fundación Azara) que me permitieron la observación de esqueleto de especies de reptiles y aves actuales para la comparación. Agradezco también a Martín Ezcurra, Agustín Martinelli, Agustín Scanferla por sus valiosos comentarios y discusiones acerca de distintas temáticas de la paleontología de vertebrados. Agradezco a Sergio Bogan por sus valiosos aportes a la discusión acerca de *Ypupiara lopai*. Agradezco también a Juan Canale (Museo Municipal Ernesto Bachmann) y a la Municipalidad de El Chocón por el albergue facilitado durante la estadía en El Chocón de revisión de materiales.

Especial agradecimiento a Daniel Cabaza y el Municipio de Lamarque (Intendente Sergio Hernández y a Claudia Cavalli de la Secretaría de Turismo, Cultura y Deporte) por la ayuda durante la logística del transporte de los materiales de *Austroraptor* hacia la localidad de General Roca para las tomografías. Gracias también a Pablo Chafrat, el Museo Patagónico de Ciencias Naturales, Secretaría de Estado de Cultura de Río Negro, la Fundación Patagónica de Ciencias Naturales, y el equipo médico del Sanatorio Juan XXIII de la ciudad de General Roca quienes hicieron posible la realización de las tomografías. Aprovecho para agradecer a todos los que hicieron posible la realización de la campaña al Campo Violante en el año 2018, expedición que tuve el privilegio de organizar y donde hallamos materiales de *Overoraptor*. Agradezco a la familia Violante, a Silverio Manfio (Ingeniería SIMA S.A.) y Joaquín Mendoza quienes nos permitieron el acceso al campo. Agradezco a Marcelo Isasi, Carlos Alsina, Federico Brissón Egli y Nicolas Olejnik por la ayuda con la preparación de los materiales de *Overoraptor.* Agradezco a la National Geographic Society por subsidiar dicha campaña.

Gracias al gran artista Santiago Miner por la hermosa ilustración de la tapa.

Quiero agradecer a toda mi familia y amigos que son los pilares de mi vida y me acompañaron en estos años de doctorado.

Agradezco con gran amor a mis padres Jorge y Marta que no dudaron nunca en apoyarme en todos mis proyectos de vida. Estuvieron siempre presentes mostrándome el camino de la bondad, cariño y la humildad, valores que me lo demostraron con el ejemplo y que fueron clave para mi crecimiento como persona.

Quiero agradecer a mis hermanos Martín, Sebastián, Leonardo y Lucas, cómplices en miles de aventuras de la vida, haciéndola más divertida y hermosa.

Agradecer a mis cuñadas Valeria y Gabriela por todo su cariño.

Agradezco a mis abuelos Elvira y Víctor que siempre estuvieron presentes. También agradezco a mi tía Neneca por su apoyo incondicional y cariño de siempre. Agradezco enormemente a mi familia porteña Viviana, Pablo, Diego y María quienes me hicieron sentir siempre cerca el amor familiar.

Especial agradecimiento a los pequeños de la familia, a mis sobrinos Valentino, Victoria, Emilia, Agustín, Isabel, Franco, Tomás, Olivia, Nicolás y Santiago que me llenan la vida de alegría y me regalan toda esa bondad, curiosidad y diversión que solo los niños pueden transmitir.

Agradezco desde lo más profundo del alma a mi amor Marina Spinelli Silva quien me acompañó de la mano y con enorme paciencia durante estos años de doctorado. Amorcito, gracias por las risas que tiñeron de color aquellos momentos oscuros, por escuchar mis quejas y transformarlas en cosas positivas, y por darme el apoyo incondicional en momentos difíciles. Infinitas gracias por tanto amor, del más sincero y bondadoso que pueda existir. Te amo mucho, siempre.

Agradezco también a la familia Spinelli Silva, Adriana, Rúben y Marcos, por su apoyo y cariño.

También quiero agradecer a todo el hermoso grupo del LACEV, laboratorio donde convivo horas de mi vida con un grupo bello de personas con quienes compartimos la pasión por la paleontología. Particularmente quiero agradecer a mis hermanos de la paleo Mauro Aranciaga Rolando, Sebastián Rozadilla, Gonzalo Muñoz y Santiago Miner. En el LACEV conocí a

gente maravillosa que de una u otra forma fueron importantes para esta tesis y les agradezco de corazón: Federico Agnolín, Federico Brissón Egli, Julia D´Angelo, Jordi Garcia Marsá, Gabriel Lio, Nicolas Chimento, Gastón Lo Coco, Mauricio Cerroni, Adiel Gentil, Gerardo Álvarez Herrera, Ana Moreno, Rodrigo Alvarez Nogueira, Carolina Thompson, Carlos H. Alsina, Ricardo Stoll, German Stoll, David Piazza, Adrian Misantone y Marcela Milani.

Agradezco a mi amiga Milena Casafus, con quien nos acompañamos con risas y charlas durante todos estos años.

Agradezco a mis amigos los Rompebolas quienes me bancaron siempre y con quienes compartí momentos hermosos de mi vida. Gracias Marcos Martínez, Mauricio Albornoz, Abraham Mora Vasconcelos, Andrés Mugueta, Adrián Tocci, Ramiro Jaime, Maximiliano López, Walter Battaglia, Franco Acciareci, Pablo Torres, Daniel Bianchi y Manuel Salvador.

Agradezco a muchísima gente que de una u otra forma me ayudaron con su apoyo en algún momento durante estos seis años de doctorado. Gracias Julieta Castro, Armando Vega, al equipo de Neociencia (Juan Pablo Ochoa, María Espíndola y Miguel Riquelme), Julieta De Pasqua y Pablo Perchivale.

Agradezco a mi querido Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” donde hace más de 10 años que colaboro en el LACEV y de donde nacieron muchos de los momentos más felices de mi vida. Renuevo el agradecimiento a Fernando por siempre tenerme presente y sumarme en este equipo tan maravilloso.

Agradezco a mi querida Facultad de Ciencias Naturales y Museo que me cobijó durante muchos años, donde conocí personas maravillosas y de donde nacieron muchos de los más lindos recuerdos de mi vida. Agradezco particularmente a la Secretaría de Postgrado por toda la ayuda durante los años como alumno de doctorado. Agradezco al Consejo de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina (CONICET) quien me becó durante años para realizar la tesis. Agradezco al Estado argentino que apoya a la ciencia argentina y que hace posible que la paleontología nacional esté a la vanguardia a nivel mundial. Agradezco la Educación Pública y gratuita, sin la cual no habría podido realizar mis estudios y concretar mis sueños.

Finalmente, gracias Pachamama por permitirme descubrir tu historia y compartirme tus más maravillosos secretos.

Bibliografía

-Agnolín, F. L., & Novas, F. E. (2011). Unenlagiid theropods: are they members of the Dromaeosauridae (Theropoda, Maniraptora)? *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83(1), 117-162.
-Agnolín, F. L., & Novas, F. E. (2013). Avian ancestors: a review of the phylogenetic relationships of the theropods Unenlagiidae, Microraptoria, *Anchiornis* and Scansoriopterygidae. Springer Science & Business Media.
-Agnolín, F. L., Novas, F. E., & Lio, G. (2006). Neornithine bird coracoid from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana*, *43*(1), 245-248.
-Agnolín, F. L., Ezcurra, M. D., Pais, D. F., & Salisbury, S. W. (2010). A reappraisal of the Cretaceous non-avian dinosaur faunas from Australia and New Zealand: evidence for their Gondwanan affinities. *Journal of Systematic Palaeontology*, *8*(2), 257-300.
-Agnolín, F., Motta, M. J., Brissón Egli, F., Lo Coco, G., & Novas, F. E. (2019). Paravian phylogeny and the dinosaur-bird transition: an overview. *Frontiers in Earth Science* 6, 252.
-Agyemang, P. C. O., Roberts, E. M., Bussert, R., Evans, D., & Müller, J. (2019). U-Pb detrital zircon constraints on the depositional age and provenance of the dinosaur-bearing Upper Cretaceous Wadi Milk formation of Sudan. *Cretaceous Research*, *97*, 52-72.
-Anisimova, M., & Gascuel, O. (2006). Approximate likelihood-ratio test for branches: a fast, accurate, and powerful alternative. *Systematic biology*, *55*(4), 539-552.
-Apesteguía, S., Agnolín, F. L. & Claeson, K. (2007). Review of Cretaceous dipnoans from Argentina (Sarcopterygii, Dipnoi) with description of new species: *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, v. 9, p. 27–40.
-Apesteguía, S., Smith, N. D., Valieri, R. J., Makovicky, P.J. (2016). An unusual new theropod with a didactyl manus from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. PloS one, 11 (7), e0157793. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157793
-Aranciaga Rolando, M., Garcia Marsa, J., & Novas, F. (2020a). Histology and pneumaticity of *Aoniraptor libertatem* (Dinosauria, Theropoda), an enigmatic mid‐sized megaraptoran from Patagonia. *Journal of Anatomy*, *237*(4), 741-756.
-Aranciaga Rolando, A. M., Cerroni, M. A., & Novas, F. E. (2020b). Skull Anatomy and Pneumaticity of the Enigmatic Coelurosaurian Theropod *Bicentenaria argentina*. *The Anatomical Record*, *303*(7), 1884-1900.
-Aranciaga Rolando, A. M., Cerroni, M. A., Marsà, J. A. G., Motta, M. J., Rozadilla, S., Eglí, F. B., & Novas, F. E. (2021). A new medium-sized abelisaurid (Theropoda, Dinosauria) from the late cretaceous (Maastrichtian) Allen Formation of Northern Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, *105*, 102915.
-Aranciaga Rolando, A., Méndez, A., Canale, J., & Novas, F. (2022a). Osteology of *Aerosteon riocoloradensis* (Sereno et al. 2008) a large megaraptoran (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Historical Biology*, *34*(2), 226-282.
-Aranciaga Rolando, A. M., Motta, M. J., Agnolín, F. L., Manabe, M., Tsuihiji, T., & Novas, F. E. (2022b). A large Megaraptoridae (Theropoda: Coelurosauria) from Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Patagonia, Argentina. *Scientific reports*, *12*(1), 1-29.
-Aranciaga Rolando, M. A., Marsà, J. A. G., Agnolín, F. L., Motta, M. J., Rozadilla, S., & Novas, F. E. (2022c). The sauropod record of Salitral Ojo del Agua: An Upper Cretaceous (Allen Formation) fossiliferous locality from Northern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, *129*, 105029.
-Azuma, Y., & Currie, P. J. (2000). A new carnosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Japan. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *37*(12), 1735-1753.

-Baiano, M., Coria, R., Cau A. (2020). A new abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Huincul formation (lower Upper Cretaceous, Neuquén Basin) of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*. doi:10.1016/j.cretres.2020.104408.
-Barsbold, R. (1983). *Carnivorous dinosaurs from the Cretaceous of Mongolia*. Izdat. Nauka.
-Barsbold, R., & Osmólska, H. (1999). The skull of *Velociraptor* [Theropoda] from the Late Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica*, *44*(2), 189-219.
-Baumel, J. J., Witmer, L. M. (1993) Osteologia. In: Baumel, J. J., King, A. S., Breazile, J. E., Evans, H. E., Vanden Brege, J. C. (eds) *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Second Edition. The Nuttall Ornithological Club, NO. 23, Cambridge, pp 45–132 Wilson -Baumel JJ (1993) Nomina anatomica avium. Academic Press.
-Baumel, J. J., King, A. S., Breazile, J. E., Evans, H. E., & Vanden Berge, J. C. (1993). Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium Second. *Camburge, Massachusetts.–Publisched by the Club*, 318-467.
-Bennett, S. C. (2008). Ontogeny and *Archaeopteryx*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *28*(2), 535-542.
-Benson, R. B., Butler, R. J., Carrano, M. T., & O'Connor, P. M. (2012). Air‐filled postcranial bones in theropod dinosaurs: physiological implications and the 'reptile'–bird transition. *Biological Reviews*, *87*(1), 168-193.
-Bertelli, S., Chiappe, L. M., & Mayr, G. (2014). Phylogenetic interrelationships of living and extinct Tinamidae, volant palaeognathous birds from the New World. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *172*(1), 145-184.
-Bever, G. S., & Norell, M. A. (2009). The perinate skull of *Byronosaurus* (Troodontidae) with observations on the cranial ontogeny of paravian theropods. *American Museum Novitates*, *2009*(3657), 1-52.
-Bhullar, B. A. S., Hanson, M., Fabbri, M., Pritchard, A., Bever, G. S., & Hoffman, E. (2016). How to make a bird skull: major transitions in the evolution of the avian cranium, paedomorphosis, and the beak as a surrogate hand. *Integrative and Comparative Biology*, *56*(3), 389-403.
-Bonaparte, J. F. (1985). Nota sobre el primer mamífero del Cretácico argentino, Campaniano-Maastrichtiano (Condylarthra). *Ameghiniana*, *21*(2-4), 177-183.
-Bonaparte, J. F., & Coria, R. A. (1993). Un nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, *30*(3), 271-282.
-Bonaparte, J. F. (1999) Tetrapod faunas from South America and India: a palaeobiogeographic interpretation. *Proc India Acad Sci* 65: 427-437.
-Brissón Egli, F., Aranciaga Rolando, A. M., Agnolín, F. L., & Novas, F. E. (2017). Osteology of the unenlagiid theropod *Neuquenraptor argentinus* from the Late Cretaceous of Patagonia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62(3), 549-562.
-Britt, B. B. (1994). Pneumatic postcranial bones in dinosaurs and other archosaurs. Tesis doctoral. University of Calgary (Canada).
-Britt, B. B., Makovicky, P. J., Gauthier, J., & Bonde, N. (1998). Postcranial pneumatization in *Archaeopteryx*. *Nature*, *395*(6700), 374-376.
-Brochu, C. A. (2003). Osteology of *Tyrannosaurus rex*: insights from a nearly complete skeleton and high-resolution computed tomographic analysis of the skull. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *22*(sup4), 1-138.
-Brown, C. M., Evans, D. C., Campione, N. E., O'Brien, L. J., & Eberth, D. A. (2013). Evidence for taphonomic size bias in the Dinosaur Park Formation (Campanian, Alberta), a model Mesozoic terrestrial alluvial‐paralic system. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, *372*, 108-122.

-Brum, A. S., Pegas, R. V., Bandeira, K. L., Souza, L. G., Campos, D. A., & Kellner, A. W. (2021). A new unenlagiine (Theropoda, Dromaeosauridae) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Papers in Palaeontology*, *7*(4), 2075-2099.
-Brusatte, S. L., Carr, T. D., & Norell, M. A. (2012). The osteology of *Alioramus*, a gracile and long-snouted tyrannosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *2012*(366), 1-197.
-Brusatte, S. L., Vremir, M., Csiki-Sava, Z., Turner, A. H., Watanabe, A., Erickson, G. M., & Norell, M. A. (2013). The osteology of *Balaur bondoc*, an island-dwelling dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Romania. *Bulletin of the American museum of natural history*, *2013*(374), 1-100.
-Brusatte, S. L., Lloyd, G. T., Wang, S. C., Norell, M. A. (2014). Gradual assembly of avian body plan culminated in rapid rates of evolution across the dinosaur-bird transition. *Current Biology*, 24 (20), 2386-2392.
-Burnham D. A. (2004) New Information on *Bambiraptor feinbergi* from the Late Cretaceous of Montana. In Philip J. Currie; E.B. Koppelhus; M.A. Shugar et al. Feathered Dragons: Studies on the Transition from Dinosaurs to Birds. Indianapolis: Indiana University Press. pp. 67-111. ISBN 0-253-34373-9
-Burnham, D. A., Derstler, K. L., Currie, P. J., Bakker, R. T., Zhou, Z., & Ostrom, J. H. (2000). Remarkable new birdlike dinosaur (Theropoda: Maniraptora) from the Upper Cretaceous of Montana.
-Calvo, J. O., Rubilar-Rogers, D., & Moreno, K. (2004a). A new abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from northwest Patagonia. *Ameghiniana*, 41(4), 555-563.
-Calvo, J. O., Porfiri, J. D., & Kellner, A. W. (2004b). On a new maniraptoran dinosaur (Theropoda) from the Upper Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do MuseuNacional*, 62(4), 549-566.
-Calvo, J. O., Porfiri, J. D., Veralli, C., Novas, F., & Poblete, F. (2004c). Phylogenetic status of *Megaraptor namunhuaiquii* Novas based on a new specimen from Neuquén, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, *41*(4), 565-575.
-Calvo, J. O., Porfiri, J. D., González-Riga, B. J., & Kellner, A. W. (2007). A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *79*, 529-541.
-Canale, J. I., Scanferla, C. A., Agnolín, F. L., Novas, F. E. (2009). New carnivorous dinosaur from the Late Cretaceous of NW Patagonia and the evolution of abelisaurid theropods. *Naturwissenschaften*, 96 (3), 409.
-Canale, J. I., Apesteguía, S., Gallina, P. A., Mitchell, J., Smith, N. D., Cullen, T. M., Shinya, A., Haluza, A., Gianechini, F.A. & Makovicky, P. J. (2022). New giant carnivorous dinosaur reveals convergent evolutionary trends in theropod arm reduction. *Current Biology*, *32*(14), 3195-3202.
-Carrano, M. T. (1998). Locomotion in non-avian dinosaurs: integrating data from hindlimb kinematics, in vivo strains, and bone morphology. *Paleobiology*, *24*(4), 450-469.
-Carrano, M. T. (2006). Body-size evolution in the Dinosauria. *Amniote paleobiology: perspectives on the evolution of mammals, birds, and reptiles*, *8*, 225-268.
-Casamiquela, R. M. (1978). La zona litoral de la transgresión Maastrichtiense en el norte de Patagonia. Aspectos ecológicos.*Ameghiniana* 15: 137-148
-Case, J. A., Martin, J. E., & Reguero, M. (2007). A dromaeosaur from the Maastrichtian of James Ross Island and the Late Cretaceous Antarctic dinosaur fauna. *US Geological Survey and The National Academies*.
-Cau, A. (2018). The assembly of the avian body plan: a 160-million-year long process. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, *57*(1), 2.

-Cau, A., Beyrand, V., Voeten, D. F., Fernandez, V., Tafforeau, P., Stein, K., & Godefroit, P. (2017). Synchrotron scanning reveals amphibious ecomorphology in a new clade of bird-like dinosaurs. *Nature*, 552(7685), 395.
-Cau, A., & Madzia, D. (2018). Redescription and affinities of *Hulsanpes perlei* (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *PeerJ*, *6*, e4868.
-Cerroni, M. A. (2021). *Estudio paleobiológico del abelisáurido* Skorpiovenator bustingorryi *(Dinosauria: Theropoda); paleohistología, reconstrucción muscular y neumaticidad* (Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata).
-Cerroni, M. A., Motta, M. J., Agnolín, F. L., Aranciaga Rolando, A. M., Brissón Egli, F., & Novas, F. E. (2020). A new abelisaurid from the Huincul Formation (Cenomanian-Turonian; Upper Cretaceous) of Río Negro province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences,* 98, 102445. doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102445.
-Cerroni, M. A., Canale, J. I., & Novas, F. E. (2021). The skull of *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985 revisited: insights from craniofacial bones, palate and lower jaw. *Historical Biology*, *33*(10), 2444-2485.
-Chiappe, L. M. (1996). Early avian evolution in the Southern Hemisphere: the fossil record of birds in the Mesozoic of Gondwana. *Memoirs-Queensland Museum*, *39*, 533-556.
-Chiappe, L. M. (2001). Phylogenetic relationships among basal birds. In: Gauthier J and Gall LF (Eds.), New perspectives on the origin and evolution of birds. Special Publications of the Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, Connecticut, U.S.A. pp 125-139
-Chiappe, L. M., Ji, S. A., Ji, Q., Norell, M. A. (1999). Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda, Aves) from the late Mesozoic of northeastern China. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 242.
-Chiappe, L. M., & Walker, C. A. (2002). Skeletal morphology and systematics of the Cretaceous Euenantiornithes (Ornithothoraces: Enantiornithes). *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*, 240-267.
-Chiappe, L. M., Qingjin, M. (2016). Birds of stone: Chinese avian fossils from the age of dinosaurs. JHU Press.
-Chimento, N. R., Agnolín, F. L., Tsuihiji, T., Manabe, M., & Novas, F. E. (2021). New gondwanatherian (Mammaliaformes) remains from the Chorrillo Formation (Upper Cretaceous) of southern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, *127*, 104947.
-Christiansen, P. (2006). Allometry in phylogeny and *Archaeopteryx*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *26*(2), 480-486.
-Christiansen, P., & Fariña, R. A. (2004). Mass prediction in theropod dinosaurs. *Historical biology*, *16*(2-4), 85-92.
-Clark, J. M., Norell, M. A., & Barsbold, R. (2001). Two new oviraptorids (Theropoda: Oviraptorosauria), Upper Cretaceous Djadokhta Formation, Ukhaa Tolgod, Mongolia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *21*(2), 209-213.
-Clarke, J. A., Zhou, Z., & Zhang, F. (2006). Insight into the evolution of avian flight from a new clade of Early Cretaceous ornithurines from China and the morphology of *Yixianornis grabaui*. *Journal of anatomy*, *208*(3), 287-308.
-Colbert, E. H., Russell, D. A. (1969). The small Cretaceous dinosaur Dromaeosaurus. American Museum novitates; no. 2380.
-Coria, R. A. (2001). A new theropod from the Late Cretaceous of Patagonia. in Tanke, D. H. et Carpenter, K. (eds). 2001. *Mesozoic Vertebrate Life*, Indiana University Press: 3-9.
-Coria, R. A., & Salgado, L. (2000). A basal Abelisauria Novas, 1992 (Theropoda-Ceratosauria) from the Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Gaia,* 15, 89-102.
-Coria, R. A., & Currie, P. J. (2006). A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Geodiversitas*, 28 (1), 71-118.

-Coria, R. A., & Currie, P. J. (2016). A new megaraptoran dinosaur (Dinosauria, Theropoda, Megaraptoridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *PLoS One*, *11*(7), e0157973.
-Coria, R. A., Riga, B. G., & Casadío, S. (2012). Un nuevo hadrosáurido (Dinosauria, Ornithopoda) de la Formación Allen, provincia de la Pampa, Argentina. *Ameghiniana*, *49*(4), 552-572.
-Cracraft, J. (1986). Origin and evolution of continental biotas: speciation and historical congruence within the Australian avifauna. *Evolution*, *40*(5), 977-996.
-Cruzado-Caballero, P., & Powell, J. (2017). *Bonapartesaurus rionegrensis*, a new hadrosaurine dinosaur from South America: implications for phylogenetic and biogeographic relations with North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *37*(2), e1289381.
-Currie, P. J. (1995). New information on the anatomy and relationships of *Dromaeosaurus albertensis* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, *15*(3), 576-591.
-Currie, P. J. (1987). Bird-like characteristics of the jaws and teeth of troodontid theropods (Dinosauria, Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, *7*(1), 72-81.
-Currie, P. J. (2003). Allometric growth in tyrannosaurids (Dinosauria: Theropoda) from the upper Cretaceous of North America and Asia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *40*(4), 651-665.
-Currie, P. J., & Padian, K. (Eds.). (1997). *Encyclopedia of dinosaurs*. Elsevier.
-Currie, P. J., & Dong, Z. (2001). New information on Cretaceous troodontids (Dinosauria, Theropoda) from the People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *38*(12), 1753-1766.
-Currie, P. J., & Paulina Carabajal, A. (2012). A new specimen of *Austroraptor cabazai* Novas, Pol, Canale, Porfiri and Calvo, 2008 (Dinosauria, Theropoda, Unenlagiidae) from the latest Cretaceous (Maastrichtian) of Rio Negro, Argentina. *Ameghiniana*, *49*(4), 662-667.
-Currie, P. J., & Evans, D. C. (2020). Cranial anatomy of new specimens of *Saurornitholestes langstoni* (Dinosauria, Theropoda, Dromaeosauridae) from the dinosaur park formation (Campanian) of Alberta. *The Anatomical Record*, *303*(4), 691-715.
-Dames, W. (1884). Über ein Humerusfragment eines Dinosauriers welches im Liegenden des Hauptflötzes im Marienschacht auf der Körssen bei Stadthagen gefunden wurde. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 186-187.
-Darwin, C. R. 1872. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray. 6th edition; with additions and corrections. Eleventh thousand.
-de la Fuente, M. S. 2003. Two new pleurodiran turtles from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology, 77*: 559-575.
-Dececchi, T. A., Mloszewska, A. M., Holtz Jr, T. R., Habib, M. B., & Larsson, H. C. (2020a). The fast and the frugal: Divergent locomotory strategies drive limb lengthening in theropod dinosaurs. *PLoS One*, *15*(5), e0223698.
-Dececchi, T. A., Roy, A., Pittman, M., Kaye, T. G., Xu, X., Habib, M. B., ... & Zheng, X. (2020b). Aerodynamics show membrane-winged theropods were a poor gliding dead-end. *Iscience*, *23*(12), 101574.
-DePalma, R. A., Burnham, D.A., Martin, L.D., Larson, P.L., Bakker, R. T. (2015). The First Giant Raptor (Theropoda: Dromaeosauridae) from the Hell Creek Formation. *Paleontological Contributions* (14).
-di Pasquo, M., & Martin, J. E. (2013). Palynoassemblages associated with a theropod dinosaur from the Snow Hill Island formation (lower Maastrichtian) at the Naze, James Ross Island, Antarctica. *Cretaceous Research*, *45*, 135-154.
-Dufeau, D.L. (2011). The evolution of cranial pneumaticity in Archosauria: Patterns of paratympanic sinus development. Tesis Doctoral, Faculty of the College of Arts and Sciences of Ohio University, 175 p. Inédita.

-Ely, R. C., & Case, J. A. (2019). Phylogeny of a new gigantic paravian (Theropoda; coelurosauria; maniraptora) from the upper cretaceous of James Ross island, Antarctica. *Cretaceous Research*, *101*, 1-16.
-Elzanowski, A. (2001a). A novel reconstruction of the skull of *Archaeopteryx*. *Netherlands Journal of Zoology*, *51*(2), 207-216.
-Elzanowski, A. (2001b). A new genus and species for the largest specimen of *Archaeopteryx*. *Acta Palaeontologica Polonica*, *46*(4).
-Elzanowski, A., & Wellnhofer, P. (1996). Cranial morphology of *Archaeopteryx*: evidence from the seventh skeleton. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *16*(1), 81-94.
-Elzanowski, A., & Chiappe, L. M. (2002). Archaeopterygidae (Upper Jurassic of Germany). *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*, 129-159.
-Elzanowski, A., Peters, D. S., & Mayr, G. (2018). Cranial morphology of the Early Cretaceous bird *Confuciusornis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *38*(2), e1439832.
-Erickson, G. M., Rauhut, O. W. M., Zhou, Z., Turner, A. H., Inouye, B. D., Hu, D., & Norell M. A. (2009). Was Dinosaurian Physiology Inherited by Birds? Reconciling Slow Growth in *Archaeopteryx*. *PLoS ONE 4*(10): e7390. doi:10.1371/journal.pone.0007390.
-Evans, D. C., Larson, D. W., & Currie, P. J. (2013). A new dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) with Asian affinities from the latest Cretaceous of North America. *Naturwissenschaften*, *100*(11), 1041-1049.
-Evans, D. C., Cullen, T. M., Larson, D. W., & Rego, A. (2017). A new species of troodontid theropod (Dinosauria: Maniraptora) from the Horseshoe Canyon Formation (Maastrichtian) of Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *54*(8), 813-826.
-Ezcurra, M. D., & Novas, F. E. (2007). Phylogenetic relationships of the Triassic theropod *Zupaysaurus rougieri* from NW Argentina. *Historical Biology*, *19*(1), 35-72.
-Ezcurra, M. D., & Agnolín, F. L. (2012). A new global palaeobiogeographical model for the late Mesozoic and early Tertiary. *Systematic Biology*, *61*(4), 553-566.
-Ezcurra, M. D.; & Novas, F. E. (2016). Theropod dinosaurs from Argentina. *Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia; Contribuciones del MACN 6*; 5-; 139-156
-Fachini, T. S., Godoy, P. L., Marsola, J. C., Montefeltro, F. C., & Langer, M. C. (2022). A large-sized mesoeucrocodylian from the Late Cretaceous of Brazil with possible neosuchian affinities. *Historical Biology*, 1-14.
-Fastnacht, M. (2005). *Jaw mechanics of the pterosaur skull construction and the evolution of toothlessness* (Doctoral dissertation, Mainz, Univ., Diss., 2005).
-Fedorov, A., Beichel, R., Kalpathy-Cramer, J., Finet, J., Fillion-Robin, J. C., Pujol, S., Bauer, C., Jennings, D., Fennessy, F., Sonka, M., Buatti, J., Aylward, S., Miller, J. V., Pieper, S., y Kikinis, R. (2012). 3D Slicer as an image computing platform for the Quantitative Imaging Network. *Magnetic resonance imaging*, *30*(9), 1323-1341.
- Forster, C. A., Sampson, S. D., Chiappe, L. M., & Krause, D. W. (1998). The theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science, 279*(5358), 1915-1919.
-Forster, C. A., O'Connor, P. M., Chiappe, L. M., & Turner, A. H. (2020). The osteology of the Late Cretaceous paravian *Rahonavis ostromi* from Madagascar. *Palaeontologia Electronica*, *23*(2), 1-75.
-Foth, C., & Rauhut, O. W. (2017). Re-evaluation of the Haarlem *Archaeopteryx* and the radiation of maniraptoran theropod dinosaurs. *BMC evolutionary biology*, 17(1), 236.
-Foth, C., Tischlinger, H., & Rauhut, O. W. (2014). New specimen of Archaeopteryx provides insights into the evolution of pennaceous feathers. *Nature*, *511*(7507), 79.

-Gallina, P., & Apesteguía, S. (2005). *Cathartesaura anaerobica* gen. et sp. nov., a new rebbachisaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Huincul Formation (Upper Cretaceous), Río Negro, Argentina: *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, 7*, pp. 153–166.
-Gao, C., Morschhauser, E. M., Varricchio, D. J., Liu, J., & Zhao, B. (2012). A second soundly sleeping dragon: new anatomical details of the Chinese troodontid *Mei long* with implications for phylogeny and taphonomy. *PLoS one*, *7*(9), e45203.
-Garrido, A. C. (2010). Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): Nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico: *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, *12*, pp. 121–177.
- Gauthier, J. (1986). Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of sciences, 8*, 1-55.
-Gauthier, J., & De Queiroz, K. (2001). Feathered Dinosaurs, Flying Dinosaurs, Crown Dinosaurs and the Names" Aves". In *New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the international symposium in honor of John H. Ostrom*. Peabody Museum of Natural History, Yale University.
-Gentil, A. R., Agnolín, F. L., Marsà, J. A. G., Motta, M. J., & Novas, F. E. (2019). Bridging the gap: Sphenodont remains from the Turonian (Upper Cretaceous) of Patagonia. Palaeobiological inferences. *Cretaceous Research*, *98*, 72-83.
-Gianechini, F.A. (2014). Revisión de los Deinonychosauria (Dinosauria, Theropoda) de la Argentina: anatomía y filogenia, Tesis doctoral inédita, Universidad de Buenos Aires.
-Gianechini, F.A. & Apesteguía, S. (2011). Unenlagiinae revisited: dromaeosaurid theropods from South America. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83 (1): 163-195.
-Gianechini, F.A., Makovicky, P.J. & Apesteguía, S. (2011a). The teeth of the unenlagiine theropod *Buitreraptor* from the Cretaceous of Patagonia, Argentina, and the unusual dentition of the Gondwanan dromaeosaurids. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56 (2): 279-290.
-Gianechini, F.A., Angolin, F.L., & Ezcurra, M.D. (2011b). A reassessment of the purported venom delivery system of the bird-raptor *Sinornithosaurus. Paläontologische Zeitschrift* 85: 103– 107.
-Gianechini, F.A., Makovicky, P.J., & Apesteguía, S. (2017). The cranial osteology of *Buitreraptor gonzalezorum* Makovicky, Apesteguía, and Agnolín, 2005 (Theropoda, Dromaeosauridae), from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37 (1). DOI: 10.1080/02724634.2017.1255639.
-Gianechini, F. A., Makovicky, P. J., Apesteguía, S., & Cerda, I. (2018). Postcranial skeletal anatomy of the holotype and referred specimens of *Buitreraptor gonzalezorum* Makovicky, Apesteguía and Agnolín 2005 (Theropoda, Dromaeosauridae), from the Late Cretaceous of Patagonia. *PeerJ*, 6, e4558.
-Gianechini, FA, Makovicky, PJ, Apesteguía, S. 2019. New morphological information of *Buitreraptor gonzalezorum* (Theropoda, Paraves) provided by a new specimen from La Buitrera fossil site (Cenomanian), Patagonia, Argentina. PE-APA 20 (1) – suplemento resúmenes p. 37.
-Gianechini, F. A., Ercoli, M. D., & Díaz‐Martínez, I. (2020). Differential locomotor and predatory strategies of Gondwanan and derived Laurasian dromaeosaurids (Dinosauria, Theropoda, Paraves): Inferences from morphometric and comparative anatomical studies. *Journal of Anatomy*, *236*(5), 772-797.
-Gianechini, F. A., & Zurriaguz, V. L. (2021). Vertebral pneumaticity of the paravian theropod *Unenlagia comahuensis*, from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, *127*, 104925.
-Gilmore, C. W. (1924). *On Troodon validus: An Orthopodous Dinosaur from the Belly River Cretaceous of Alberta, Canada*. University of Alberta Press.

-Godefroit, P., Cau, A., Dong-Yu, H., Escuillié, F., Wenhao, W., & Dyke, G. (2013a). A Jurassic avialan dinosaur from China resolves the early phylogenetic history of birds. *Nature*, 498(7454), 359.
-Godefroit, P., Demuynck, H., Dyke, G., Hu, D., Escuillié, F., & Claeys, P. (2013b). Reduced plumage and flight ability of a new Jurassic paravian theropod from China. *Nature Communications*, 4, 1394.
-Gold, M. E. L., Brusatte, S. L., & Norell, M. A. (2013). The cranial pneumatic sinuses of the tyrannosaurid Alioramus (Dinosauria: Theropoda) and the evolution of cranial pneumaticity in theropod dinosaurs. *American Museum Novitates*, *2013*(3790), 1-46.
-Goloboff, P. A. (1999). Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics*, *15*(4), 415-428.
-Goloboff, P.A., & Catalano, S.A. (2016). TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32 (3), 221e238.
-Goloboff, P. A., & Morales, M. E. (2020). A phylogenetic C interpreter for TNT. *Bioinformatics*, *36*(13), 3988-3995.
-Goloboff, P. A., Farris, J. S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramıacute; rez, M. N. J., & Szumik, C. A. (2003). Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, *19*(4), 324-332.
-Goloboff, P., Farris, J., Nixon, K. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774-786.
-Gong, E. P., Martin, L. D., Burnham, D. A., Falk, A. R., & Hou, L. H. (2012). A new species of *Microraptor* from the Jehol Biota of northeastern China. *Palaeoworld, 21*(2), 81-91.
-Gonzalez Riga, B. J., Previtera, E., & Pirrone, C. A. (2009). *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Cretaceous Research*, *30*(1), 135-148.
-Grillo, O. N., & Delcourt, R. (2017). Allometry and body length of abelisauroid theropods: Pycnonemosaurus nevesi is the new king. *Cretaceous Research*, *69*, 71-89.
-Guinard, G. (2015). Introduction to evolutionary teratology, with an application to the forelimbs of tyrannosauridae and carnotaurinae (Dinosauria: Theropoda). *Evolutionary Biology*, *42*(1), 20-41.
-Guinard, G. (2020). Evolutionary Teratology and the Path to Break Through the Mould of the Synthesis Paradigm. *Current Molecular Biology Reports*, *6*(2), 51-61.
-Hartman, S., Mortimer, M., Wahl, W. R., Lomax, D. R., Lippincott, J., & Lovelace, D. M. (2019). A new paravian dinosaur from the Late Jurassic of North America supports a late acquisition of avian flight. *PeerJ*, *7*, e7247.
-Hendrickx, C., Mateus, O., & Araújo, R. (2015). A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, *35*(5), e982797.
-Hendrickx, C., Tschopp, E., & Ezcurra, M. (2020). Taxonomic identification of isolated theropod teeth: the case of the shed tooth crown associated with *Aerosteon* (Theropoda: Megaraptora) and the dentition of Abelisauridae. *Cretaceous Research*, *108*, 104312.
-Holtz Jr, T. R. (2021). Theropod guild structure and the tyrannosaurid niche assimilation hypothesis: implications for predatory dinosaur macroecology and ontogeny in later Late Cretaceous Asiamerica1. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *58*(9), 778-795.
-Holtz Jr, T. R., & Osmólska, H. (2004). Saurischia. *The Dinosauria,*, *2124*.
-Hou L, Zhou Z, Gu Y, Zhang H (1995) *Confuciusornis sanctus*, a new Late Jurassic sauriurine bird from China. *Chinese Science Bulletin* 40:1545–1551
-Houck, M. A., Gauthier, J. A., & Strauss, R. E. (1990). Allometric scaling in the earliest fossil bird, *Archaeopteryx lithographica*. *Science*, *247*(4939), 195-198.
-Hu, D., Hou, L., Zhang, L., & Xu, X. (2009). A pre-*Archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus. *Nature 461*: 640-643.

-Hu, H., O'Connor, J. K., & Zhou, Z. (2015). A new species of Pengornithidae (Aves: Enantiornithes) from the Lower Cretaceous of China suggests a specialized scansorial habitat previously unknown in early birds. *PloS one*, *10*(6), e0126791.
-Hu, D., Clarke, J. A., Eliason, C. M., Qiu, R., Li, Q., Shawkey, M. D., Zhao, C., D'Alba, L., Jiang, J., & Xu, X. (2018). A bony-crested Jurassic dinosaur with evidence of iridescent plumage highlights complexity in early paravian evolution. *Nature communications*, *9*(1), 217.
-Hu, H., O'Connor, J. K., McDonald, P. G., & Wroe, S. (2020). Cranial osteology of the early cretaceous *Sapeornis chaoyangensis* (Aves: Pygostylia). *Cretaceous Research*, *113*, 104496.
-Hu, H., Wang, Y., McDonald, P. G., Wroe, S., O'Connor, J. K., Bjarnason, A., Bevitt, J. J., Yin, X., Zheng, X., Zhou, Z., Benson, R. B. (2022a). Earliest evidence for fruit consumption and potential seed dispersal by birds. *Elife*, *11*, e74751.
-Hu, H., Wang, Y., Fabbri, M., O'Connor, J. K., Mcdonald, P. G., Wroe, S., Yin, X., Zheng, X., Zhou, Z., y Benson, R. B. (2022b). Cranial osteology and palaeobiology of the Early Cretaceous bird *Jeholornis prima* (Aves: Jeholornithiformes). *Zoological Journal of the Linnean Society* x, 1–20
-Hugo, C. A. y H. A. Leanza. 2001. Hoja Geológica 3966-III, Villa Regina. Provincia de Río Negro. *Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino.* Boletín, 53 pp. Buenos Aires.
-Hwang, S. H., Norell, M. A., Ji, Q., & Gao, K.-Q. (2002). New specimens of *Microraptor zhaoianus* (Theropoda: Dromaeosauridae) from northeastern China. *American Museum Novitates 3381*: 1–44.
-Ibrahim, N., Maganuco, S., Dal Sasso, C., Fabbri, M., Auditore, M., Bindellini, G., ... & Pierce, S. E. (2020). Tail-propelled aquatic locomotion in a theropod dinosaur. *Nature*, *581*(7806), 67-70.
-Ibrahim, N., Sereno, P. C., Dal Sasso, C., Maganuco, S., Fabbri, M., Martill, D. M., ... & Iurino, D. A. (2014). Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. *Science, 345*(6204), 1613-1616.
-Iori, F. V., de Araújo-Júnior, H. I., Tavares, S. A. S., da Silva Marinho, T., & Martinelli, A. G. (2021). New theropod dinosaur from the Late Cretaceous of Brazil improves abelisaurid diversity. *Journal of South American Earth Sciences*, *112*, 103551.
-Jasinoski, S. C., Russell, A. P., & Currie, P. J. (2006). An integrative phylogenetic and extrapolatory approach to the reconstruction of dromaeosaur (Theropoda: Eumaniraptora) shoulder musculature. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *146*(3), 301-344.
-Ji, Q., Norell, M.A., Gao, K.Q., Ji, S.A., & Ren, D., (2002). The distribution of integumentary structures in a feathered dinosaur. *Nature* 410: 1084–1088.
-Ji, Q., Ji, S., Lu, J., You, H., Chen, W., Liu, Y., & Liu, Y. (2005). First avialan bird from China (*Jinfengopteryx elegans* gen. et sp. nov.). *Geol Bull China 24*: 197-205.
-Jones, M. P., Pierce Jr, K. E., & Ward, D. (2007). Avian vision: a review of form and function with special consideration to birds of prey. *Journal of exotic pet medicine*, *16*(2), 69-87.
-Juárez Valieri, R. D., Berrondo, M. R., Calvo, J. O., & Porfiri, J. D. (2008). First Abelisaurid postcranial remains from Futalognko quarry (Portezuelo Formation, Upper Turonian-Coniacian) and its implications. In *III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*.
-Juárez Valieri, R. D., Haro, J. A., Fiorelli, L. E., & Calvo, J. O. (2010). A new hadrosauroid (Dinosauria: Ornithopoda) from the Allen Formation (Late Cretaceous) of Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, *12*(2), 217-231.
-Kirkland, J. I.; Burge, D.; Gaston, R. (1993). A large dromaeosaur (Theropoda) from the Lower Cretaceous of Utah. *Hunteria 2* (10): 1-16.

-Kundrát, M., & Janáček, J. (2007). Cranial pneumatization and auditory perceptions of the oviraptorid dinosaur Conchoraptor gracilis (Theropoda, Maniraptora) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Naturwissenschaften*, *94*(9), 769-778.
-Kundrát, M., Nudds, J., Kear, B. P., Lü, J., & Ahlberg, P. (2019). The first specimen of *Archaeopteryx* from the upper Jurassic Mörnsheim Formation of Germany. *Historical Biology*, *31*(1), 3-63.
-Lamanna, M. C., Case, J. A., Roberts, E. M., Arbour, V. M., Ely, R. C., Salisbury, S. W., Clarke J. A., Malinzak, D. E., West, A. R., O'Connor, P. M. (2019). Late Cretaceous non-avian dinosaurs from the James Ross Basin, Antarctica: description of new material, updated synthesis, biostratigraphy, and paleobiogeography. *Adv Polar Science*, *30*(3), 228-250.
-Lamanna, M. C., Casal, G. A., Martínez, R. D., & Ibiricu, L. M. (2020). Megaraptorid (Theropoda: Tetanurae) partial skeletons from the Upper Cretaceous Bajo Barreal Formation of central Patagonia, Argentina: implications for the evolution of large body size in Gondwanan megaraptorans. *Annals of Carnegie Museum*, *86*(3), 255-294.
-Lautenschlager, S. (2022). Functional and ecomorphological evolution of orbit shape in mesozoic archosaurs is driven by body size and diet. *Communications biology*, *5*(1), 1-11.
-Leanza, H. A., Apesteguıa, S., Novas, F. E., & de la Fuente, M. S. (2004). Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research*, *25*(1), 61-87.
-Lee, M. S. Y., Cau, A., Naish, D. & Dyke, G. (2014). Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. *Science 345*, 562–566.
-Lefèvre U, Hu D, Escuillié F, Dyke G, Godefroit P (2014) A new long-tailed basal bird from the Lower Cretaceous of north-eastern China. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113(3), 790-804.
-Lefèvre, U., Cau, A., Cincotta, A., Hu, D., Chinsamy, A., Escuillié, F., & Godefroit, P. (2017). A new Jurassic theropod from China documents a transitional step in the macrostructure of feathers. *The Science of Nature*, *104*(9), 1-13.
-Leguizamón, R. & A.C. Garrido. 2000. Silicificaciones y moldes de tallos cretácicos de la Formación Huincul (Grupo Neuquén, Subgrupo Río Limay), provincia del Neuquén. *Ameghiniana* (Suplemento) 37(4): 11R.
-Linnaeus C (1758) Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata. Salvius, Holmiae, [4] + 824 pp.
-Lo Coco, G. E., Motta, M. J., Mosto, M. C., & Picasso, M. B. (2020). Wing and tail myology of *Tyto furcata* (Aves, Tytonidae). *Journal of Morphology*, *281*(4-5), 450-464.
-Lo Coco, G. E., Motta, M. J., Agnolín, F. L., & Novas, F. E. (2022). Wing osteology, myology, and function of *Rhea americana* (Aves, Rheidae). *Journal of Morphology*, *283*(8), 1015-1047.
-Longrich, N. (2009). An ornithurine-dominated avifauna from the Belly River Group (Campanian, Upper Cretaceous) of Alberta, Canada. *Cretaceous Research*, *30*(1), 161-177.
-Longrich, N. R., & Currie, P. J. (2009). A microraptorine (Dinosauria–Dromaeosauridae) from the late Cretaceous of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(13), 5002-5007.
-Lü, J., & Brusatte, S. L. (2015). A large, short-armed, winged dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of China and its implications for feather evolution. *Scientific Reports*, *5*, nº 11775.
-Lü, J., Xu, L., Liu, Y., Zhang, X., Jia, S., & Ji, Q. (2010). A new troodontid theropod from the Late Cretaceous of central China, and the radiation of Asian troodontids. *Acta Palaeontologica Polonica*, *55*(3), 381-388.

-Maddin, H. C., Piekarski, N., Sefton, E. M., & Hanken, J. (2016). Homology of the cranial vault in birds: new insights based on embryonic fate-mapping and character analysis. *Royal Society Open Science*, *3*(8), 160356.
-Maddison, W.P., & Maddison, D.R. (2008). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.7
-Madsen, J. H., & Welles, S. P. (2000). *Ceratosaurus (Dinosauria, Theropoda): a revised osteology*. Utah Geological Survey.
-Madsen, James H., & Madsen. JH, J.R. (1976) "*Allosaurus fragilis*: a revised osteology.".
-Makovicky, P.J., & Norell, M.A. (2004). Troodontidae. In: Weishampel DB, Dodson P, Osmólska H (Eds.) The Dinosauria. *University of California Press*, pp 184-195.
-Makovicky, P. J., Norell, M. A., Clark, J. M., & Rowe, T. (2003). Osteology and relationships of *Byronosaurus jaffei* (Theropoda: Troodontidae). *American Museum Novitates*, *2003*(3402), 1-32.
-Makovicky, P., Apesteguía, S., Agnolín, F. L. (2005). The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature 437*, 1007-1011.
-Makovicky, P. J., Apesteguía, S., & Gianechini, F. A. (2012). A new coelurosaurian theropod from the La Buitrera fossil locality of Río Negro, Argentina. *Fieldiana Life and Earth Sciences*, *2012*(5), 90-98.
-Marsh, O. C. 1882. Classification of the Dinosauria. *American Journal of Science 23*:81–86.
-Martin, J. E., Di Pasquo, M., Case, J. A., & Sawyer, J. F. (2009). The age of a theropod dinosaur, based upon associated palynoassemblages, from the Snow Hill Island Formation (Maastrichtian) at the Naze, James Ross Island, Antarctica. In *Geological Society of America Abstract Program 41*(7), p. 108).
-Martin, J. E., Buffetaut, E., Naksri, W., Lauprasert, K., & Claude, J. (2012). Gavialis from the Pleistocene of Thailand and its relevance for drainage connections from India to Java.
-Martinelli, A. G., & Forasiepi, A. M. (2004). Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, *6*(2), 257-305.
-Martinelli, A. G., Marinho, T. S., Egli, F. B., Hechenleitner, E. M., Iori, F. V., Veiga, F. H., ... & Ribeiro, L. C. (2019). Noasaurid theropod (Abelisauria) femur from the Upper Cretaceous Bauru Group in Triângulo Mineiro (Southeastern Brazil). *Cretaceous Research*, *104*, 104181.
-Martínez, L.C.A. (2008). Maderas de Araucariaceae en la Formación Huincul (Cretácico Superior), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana 45*(4), 29R.
-Martínez, L.C.A. (2009a). Análisis xiloflorístico y paleoecológico de la Formación Huincul, Cretácico Superior, Neuquén, Argentina. Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. *Ameghiniana 46*(4): 86R.
-Martínez, L.C.A. (2009b). Magnoliophyta basal en el Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina. Evidencia xilológica. XVI° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología. *Ameghiniana 46*(4): 129R.
-Matthew, W. D., & Brown, B. (1922). The family Deinodontidae, with notice of a new genus from the Cretaceous of Alberta. *Bulletin of the AMNH 46*(6).
-Mayr, F. X. (1973). Ein neuer Archaeopteryx-Fund. *Paläontologische Zeitschrift, 47*, 17-24.
-Mayr, G., Pohl, B., & Peters, D. S. (2005). A well-preserved *Archaeopteryx* specimen with theropod features. *Science*, *310*(5753), 1483-1486.
-Mayr, G., Pohl, B., Hartman, S., & Peters, D. S. (2007). The tenth skeletal specimen of *Archaeopteryx*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *149*(1), 97-116.
-Meyer H. von, 1861. *Archaeopteryx lithographica* aus dem lithographischen Schiefer von Solenhofen. *Palaeontographica*, 10:53–56, 1 plate

-Motta, M. J., Aranciaga Rolando, A. M., Rozadilla, S., Agnolín, F. E., Chimento, N. R., Brissón Egli, F., & Novas, F. E. (2016). New theropod fauna from the Upper Cretaceous (Huincul Formation) of northwestern Patagonia, Argentina. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, *71*, 231-253.
-Motta, M. J., Egli, F. B., & Novas, F. E. (2018). Tail anatomy of *Buitreraptor gonzalezorum* (Theropoda, Unenlagiidae) and comparisons with other basal paravians. *Cretaceous Research, 83*, 168-181.
-Motta, M. J., Agnolín, F. L., Brissón Egli, F., & Novas, F. E. (2020). New theropod dinosaur from the Upper Cretaceous of Patagonia sheds light on the paravian radiation in Gondwana. *The Science of Nature*, *107*(3), 1-8.
-Moyano-Paz, D., Rozadilla, S., Agnolín, F., Vera, E., Coronel, M. D., Varela, A. N., A.R.Gómez-Dacal, A. R., Aranciaga Rolando, A. M., D'Angelo, J. S., Pérez Loinaze V., Richiano, S., Chimento, N., Motta, M. J., Sterli, J., Manabe, M., Tsuihiji, T., Isasi, M. P., Poiré, D. G., Novas, F. E. (2022). The uppermost Cretaceous continental deposits at the southern end of Patagonia, the Chorrillo Formation case study (Austral-Magallanes Basin): Sedimentology, fossil content and regional implications. *Cretaceous Research*, *130*, 105059.
-Napoli, J. G., Ruebenstahl, A. A., Bhullar, B. A. S., Turner, A. H., & Norell, M. A. (2021). A new dromaeosaurid (Dinosauria: Coelurosauria) from Khulsan, central Mongolia. *American Museum Novitates*, *2021*(3982), 1-47.
-Nixon, K.C., 2004. WinClada-ASADO, ver. 1.61. Ithaca, Nueva York, USA, Publicado por los autores.
-Norell, M.A., & Makovicky, P.J. (1997). Important features of the dromaeosaur skeleton: information from a new specimen. *American Museum Novitates 3215*: 1–28.
-Norell, M. A., & Makovicky, P. J. (1999). Important features of the dromaeosaur skeleton II: information from newly collected specimens of *Velociraptor mongoliensis*. *American Museum Novitates 3282*: 1-45.
-Norell, M. A., & Makovicky, P. J. (2004) Dromaeosauridae. In: Weishampel DB, Dodson P, Osmolska H (eds) The dinosauria, 2nd edn. University of California Press, Berkeley, pp 196–209
-Norell, M. A., Makovicky, P. J., & Clark, J. M. (2000). A new troodontid theropod from Ukhaa Tolgod, Mongolia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *20*(1), 7-11.
-Norell, M. A., Clark, J. M., & Makovicky, P. J. (2001). Phylogenetic relationships among coelurosaurian theropods. In *New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom. Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, CT* (pp. 49-67).
-Norell, M. A., Clark, J. M., Turner, A. H, Makovicky, P. J., Barsbold, R., & Rowe, T. (2006). A new dromaeosaurid theropod from UkhaaTolgod (Omnogov, Mongolia). *American Museum Novitates 3545*: pp. 1-51.
-Norell, M. A., Makovicky, P. J., Bever, G. S., Balanoff, A. M., Clark, J. M., Barsbold, R., & Rowe, T. (2009). A review of the Mongolian cretaceous dinosaur *Saurornithoides* (Troodontidae: Theropoda). *American Museum Novitates*, *3654*, 1-63.
-Novas, F. E. (2004) Avian traits in the ilium of *Unenlagia comahuensis* (Maniraptora, Avialae). In Philip J. Currie; E.B. Koppelhus; M.A. Shugar et al. Feathered Dragons: Studies on the Transition from Dinosaurs to Birds. Indianapolis: Indiana University Press. pp. 150-168. ISBN 0-253-34373-9.
-Novas, F. E., Puerta, P. F. (1997). New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature, 387*: 390-2.
-Novas, F. E. (1998). *Megaraptor namunhuaiquii*, gen. et sp. nov., a large-clawed, Late Cretaceous theropod from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *18*(1), 4-9.
-Novas, F. E. (2009). *The age of dinosaurs in South America*. Indiana University Press.

-Novas, F., & Agnolín, F. (2004). *Unquillosaurus ceibali* Powell, a giant maniraptoran (Dinosauria, Theropoda) from the Late Cretaceous of Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, *6*(1), 61-66.
-Novas, F. E., & Pol, D. (2005). New evidence on deinonychosaurian dinosaurs from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature*, *433*(7028), 858.
-Novas, F., Ezcurra, M., & Agnolín, F. (2006). Humerus of a basal abelisauroid theropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, *8*(1), 63-68.
-Novas, F. E., Ezcurra, M. D., & Lecuona, A. (2008). *Orkoraptor burkei* nov. gen. et sp., a large theropod from the Maastrichtian Pari Aike Formation, Southern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, *29*(3), 468-480.
-Novas, F. E., Pol, D., Canale, J. I., Porfiri, J. D., & Calvo, J. O. (2009). A bizarre Cretaceous theropod dinosaur from Patagonia and the evolution of Gondwanan dromaeosaurids. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *276*(1659), 1101-1107.
-Novas, F. E., Ezcurra, M. D., Agnolín, F. L., Pol, D., & Ortíz, R. (2012). New Patagonian Cretaceous theropod sheds light about the early radiation of Coelurosauria. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, *14*(1), 57-81.
-Novas, F. E., Kundrát, M., Agnolín, F. L., Ezcurra, M. D., Ahlberg, P. E., Isasi, M. P., Arriagada, A. y Chafrat, P. (2012). A new large pterosaur from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *32*(6), 1447-1452.
-Novas, F. E., Agnolín, F. L., Ezcurra, M. D., Porfiri, J., & Canale, J. I. (2013). Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: the evidence from Patagonia. *Cretaceous Research*, *45*, 174-215.
-Novas, F.E., Agnolín, F.L., & Lo Coco, G. (2016) Morfología de la cintura escapular de los paravianos basales y aves Ratites: implicancias en el origen del vuelo aleteado. Abstracts XXX Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados. *Ameghiniana* Vol 53, No 6 (R) pp. 63-64.
-Novas, F. E., Brissón Egli, F., Agnolín, F. L., Gianechini, F. A., & Cerda, I. (2018). Postcranial osteology of a new specimen of *Buitreraptor gonzalezorum* (Theropoda, Unenlagiidae). *Cretaceous Research* 83, 127-167.
-Novas, F., Agnolín, F., Rozadilla, S., Aranciaga-Rolando, A. M., Brissón Egli, F., Motta, M. J., Cerroni, M., Ezcurra, M. D., Martinelli, A. G., D´ Angelo, J. S., Alvarez-Herrera, G. P., Gentil, A. R., Bogan, S., Chimento, N. R., García Marsà, J. A., Lo Coco, G., Miquel, S. E., Brito, F. F., Vera, E. I., Perez Loinaze, V. S., Fernandez, M. S., Salgado, L. (2019). Paleontological discoveries in the Chorrillo Formation (upper Campanian-lower Maastrichtian, Upper Cretaceous), Santa Cruz Province, Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, *21*(2), 217-293.
-Novas, F. E., Agnolín, F., Brissón Egli, F., & Lo Coco, G. E. (2020). Pectoral girdle morphology in early-diverging paravians and living ratites: implications for the origin of flight. In: Pittman, M., Xu, X., editors. *Pennaraptoran Theropod Dinosaurs Past Progress and New Frontiers: Bulletin of the American Museum of Natural History*. BioOne Complete. pp. 345–353.
-Novas, F. E., Agnolín, F. L., Motta, M. J., & Brisson Egli, F. (2021). Osteology of *Unenlagia comahuensis* (Theropoda, Paraves, Unenlagiidae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *The Anatomical Record, 304*(12), 2741-2788.
-Nullo, F. E., Blasco, G., Risso, C., Combina, A., & Otamendi, J. (2006). Hoja Geológica 5172-I y 5175-II El Calafate.
-O'Connor, J. K., & Chiappe, L. M. (2011). A revision of enantiornithine (Aves: Ornithothoraces) skull morphology. *Journal of Systematic Palaeontology*, *9*(1), 135-157.

-O'Connor, J. K., Sun, C., Xu, X., Wang, X., & Zhou, Z. (2012). A new species of *Jeholornis* with complete caudal integument. *Historical Biology*, *24*(1), 29-41.
-O'Connor, J. K., Zhang, Y., Chiappe, L. M., Meng, Q., Quanguo, L., & Di, L. (2013). A new enantiornithine from the Yixian Formation with the first recognized avian enamel specialization. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *33*(1), 1-12.
-O'Connor, P. M. (2006). Postcranial pneumaticity: an evaluation of soft‐tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs. *Journal of morphology*, *267*(10), 1199-1226.
-O'Connor, P. M. (2006). Postcranial pneumaticity: an evaluation of soft‐tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs. *Journal of morphology*, *267*(10), 1199-1226.
-O'Connor, P. M., & Forster, C. A. (2010). A late cretaceous (Maastrichtian) avifauna from the Maevarano Formation, Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *30*(4), 1178-1201.
-Osborn, H. F., Kaisen, P. C., & Olsen, G. (1924). Three new Theropoda, Protoceratops zone, central Mongolia. American Museum novitates; no. 144.
-Osmólska, H. (1982). *Hulsanpes perlei* ng n sp. (Deinonychosauria, Saurischia, Dinosauria) from the Upper Cretaceous Barun Goyot Formation of Mongolia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshef*, *7*, 440-448.
-Ostrom, J. H. (1969). Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana (Vol. 30). *Peabody Museum Bulletin 30*, 1–165.
-Ostrom, J. H. (1973). The ancestry of birds. *Nature*, *242*(5393), 136-136.
-Ostrom, J. H. (1976). *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Biological Journal of the linnean Society, 8*(2), 91-182.
-Oswald, T., Curtice, B., Bolander, M., & Lopez, C. (2023). Observation of Claw Use and Feeding Behavior of the Red-Legged Seriema and Its Implication for Claw Use in Deinonychosaurs. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, *50*(1), 17-21.
-Owen, R. 1842. Report on British fossil reptiles. Part II. Rep. Br. Assoc. Adv. Sci.11:60–204.
-Owen R., 1863. On the *Archaeopteryx* of von Meyer, with a descripon of the fossil remains of a long-tailed species from the lithographic stone of Solnhofen. *Philosophical Transacons oh the Royal Society of London*, 153:33–47.
-Padian, K., Hutchinson, J. R., & Holtz, T. R. (1999). Phylogenetic definitions and nomenclature of the major taxonomic categories of the carnivorous Dinosauria (Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, *19*(1), 69-80.
-Paul, G. S. (2002). *Dinosaurs of the Air*. The John Hopkins University Press.
-Paulina-Carabajal, A., & Filippi, L. (2018). Neuroanatomy of the abelisaurid theropod *Viavenator*: The most complete reconstruction of a cranial endocast and inner ear for a South American representative of the clade. *Cretaceous Research*, *83*, 84-94.
-Pei, R., Li, Q., Meng, Q., Gao, K. Q., & Norell, M. A. (2014). A new specimen of *Microraptor* (Theropoda: Dromaeosauridae) from the Lower Cretaceous of western Liaoning, China. *American Museum Novitates*, *3821*, 1-28.
-Pei, R., Li, Q., Meng, Q., Norell, M. A., & Gao, K. Q. (2017a). New specimens of *Anchiornis huxleyi* (Theropoda: Paraves) from the Late Jurassic of northeastern China. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *411*, 1-67.
-Pei, R., Norell, M. A., Barta, D. E., Bever, G. S., Pittman, M., & Xu, X. (2017b). Osteology of a new late Cretaceous troodontid specimen from Ukhaa Tolgod, Ömnögovi Aimag, Mongolia. *American Museum Novitates*, *3889*, 1-47.
-Pei, R., Pittman, M., Goloboff, P. A., Dececchi, T. A., Habib, M. B., Kaye, T. G., Larsson, H. C. E., Norell, M. A., Brusatte, S. L., Xu, X. (2020). Potential for powered flight neared by

most close avialan relatives, but few crossed its thresholds. *Current Biology*, *30*(20), 4033-4046.
-Pei, R., Qin, Y., Wen, A., Zhao, Q., Wang, Z., Liu, Z., Guo, W., Liu, P., Ye, Q., Wang, L., Dai, R., y Xu, X. (2022). A new troodontid from the Upper Cretaceous Gobi Basin of inner Mongolia, China. *Cretaceous Research*, *130*, 105052.
-Pereira, C. T., Batezelli, A., Ladeira, F. S. B. (2015). Paleoprecipitation changes based on paleosols profiles of the Marília Formation (Upper Cretaceous) in the eastern portion of the Bauru Basin in southeastern Brazil. *Geosciences= Geociências*, *34*(2), 238-257.
-Perle, A., Chiappe, L. M., Rinchen, B., Clark, J. M., & Norell, M. (1994). Skeletal morphology of *Mononykus olecranus* (Theropoda, Avialae) from the late Cretaceous of Mongolia. *American Museum novitates*; no. 3105.
-Perle, A., Norell, M., & Clark, J. M. (1999). *A new maniraptoran theropod,* Achillobator giganticus *(Dromaeosauridae), from the Upper Cretaceous of Burkhant, Mongolia*. Geology and Mineralogy Chair, National University of Mongolia.
-Pittman, M., & Xu, X. (2020). Pennaraptoran theropod dinosaurs past progress and new frontiers. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *440*(1), 1-355.
-Pol, D., & Goloboff, P. A. (2020). The impact of unstable taxa in coelurosaurian phylogeny and resampling support measures for parsimony analyses.
-Porfiri, J. D., Dos Santos, D., & Calvo, J. O. (2007). New information on *Megaraptor namunhuaiquii* (Theropoda: Tetanurae), Patagonia: considerations on paleoecological aspects. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, *65*, 545-550.
-Porfiri, J. D., Calvo, J.O., & dos Santos, D. (2011). A new small deinonychosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências, 83*(1): 109-116.
-Porfiri, J. D., Novas, F. E., Calvo, J. O., Agnolín, F. L., Ezcurra, M. D., & Cerda, I. A. (2014). Juvenile specimen of *Megaraptor* (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosauroid radiation. *Cretaceous Research*, *51*, 35-55.
-Poust, A. W., Gao, C., Varricchio, D. J., Wu, J., & Zhang, F. (2020). A new microraptorine theropod from the Jehol Biota and growth in early dromaeosaurids. *The Anatomical Record*, *303*(4), 963-987.
-Powell, J. E. (1979). Sobre una asociación de dinosaurios y otras evidencias de vertebrados del Cretácico Superior de la región de La Candelaria, Prov. de Salta, Argentina. *Ameghiniana*, *16*(1-2), 191-204.
-Powers, M. J., Sullivan, C., & Currie, P. J. (2020). Re-examining ratio based premaxillary and maxillary characters in Eudromaeosauria (Dinosauria: Theropoda): Divergent trends in snout morphology between Asian and North American taxa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *547*, 109704.
-Prieto-Márquez A, Bolortsetseg M, Horner JR (2012) A diminutive deinonychosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of Öösh (Övörkhangai, Mongolia). *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, *36*(1), 117-136.
-Pycraft, W. P. (1900). On the morphology and phylogeny of the Palæognathæ (Ratitæand Crypturi) and Neognathæ (Carinatæ). *The Transactions of the Zoological Society of London*, *15*(5), 149-290.
-Rauhut, O. W. (1999). A dinosaur fauna from the Late Cretaceous (Cenomanian) of northern Sudan. *Palaeontologia africana*, *35*(6).
-Rauhut, O. W., Werner, C. (1995). First record of the family Dromaeosauridae (Dinosauria: Theropoda) in the cretaceous of Gondwana (Wadi milk formation, northern Sudan). *Paläontologische Zeitschrift*, *69*(3-4), 475.

-Rauhut, O. W., Foth, C., Tischlinger, H. (2018). The oldest *Archaeopteryx* (Theropoda: Avialiae): a new specimen from the Kimmeridgian/Tithonian boundary of Schamhaupten, Bavaria. *PeerJ*, *6*, e4191.
-Rauhut, O. W., Tischlinger, H., Foth, C. (2019). A non-archaeopterygid avialan theropod from the Late Jurassic of southern Germany. *eLife*, *8*, e43789
-Rauhut, O. W. (2014). New observations on the skull of *Archaeopteryx*. *Paläontologische Zeitschrift*, *88*(2), 211-221.
-Rayfield, E. J. (2011). Structural performance of tetanuran theropod skulls, with emphasis on the Megalosauridae, Spinosauridae and Carcharodontosauridae. *Special Papers in Palaeontology*, *86*, 241-253.
-Romer, A. S. (1956). Osteology of the Reptiles. University of Chicago Press.
-Rozadilla, S., Agnolín, F. L., Novas, F. E., Rolando, A. M. A., Motta, M. J., Lirio, J. M., & Isasi, M. P. (2016). A new ornithopod (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Antarctica and its palaeobiogeographical implications. *Cretaceous Research*, *57*, 311-324.
-Rozadilla, S., Agnolín, F. L., & Novas, F. E. (2019). Osteology of the Patagonian ornithopod Talenkauen santacrucensis (Dinosauria, Ornithischia). *Journal of Systematic Palaeontology*, *17*(24), 2043-2089.
-Rozadilla, S., Agnolín, F., Manabe, M., Tsuihiji, T., & Novas, F. E. (2021). Ornithischian remains from the Chorrillo Formation (Upper Cretaceous), southern Patagonia, Argentina, and their implications on ornithischian paleobiogeography in the Southern Hemisphere. *Cretaceous Research*, *125*, 104881.
-Rozadilla, S., Brissón-Egli, F., Agnolín, F. L., Aranciaga-Rolando, A. M., & Novas, F. E. (2022). A new hadrosaurid (Dinosauria: Ornithischia) from the Late Cretaceous of northern Patagonia and the radiation of South American hadrosaurids. *Journal of Systematic Palaeontology*, *19*(17), 1207-1235.
-Russell, D. A., & Dong, Z. M. (1993). A nearly complete skeleton of a new troodontid dinosaur from the Early Cretaceous of the Ordos Basin, Inner Mongolia, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *30*(10), 2163-2173.
-Sampson, S. D., & Witmer, L. M. (2007). Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *27*(S2), 32-104.
-Schade, M., Rauhut, O. W. & Evers, S. W. (2020) Neuroanatomy of the spinosaurid *Irritator challengeri* (Dinosauria: Teropoda) indicates potential adaptations for piscivory. *Scientific Reports 10*, 1–9.
-Schwarz, D., Kundrát, M., Tischlinger, H., Dyke, G., & Carney, R. M. (2019). Ultraviolet light illuminates the avian nature of the Berlin *Archaeopteryx* skeleton. *Scientific reports*, *9*(1), 1-11.
-Seeley, H. G. (1888). I. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London, 43*(258-265), 165-171.
-Sellés, A. G., Vila, B., Brusatte, S. L., Currie, P. J., & Galobart, À. (2021). A fast-growing basal troodontid (Dinosauria: Theropoda) from the latest Cretaceous of Europe. *Scientific reports*, *11*(1), 1-12.
-Senter, P. (2007). A new look at the phylogeny of coelurosauria (Dlnosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, *5*(4), 429-463.
-Senter, P., (2011). Using creation science to demonstrate evolution 2: morphological continuity within Dinosauria. *Journal of Evolutionary Biology* 24 (10), 2197e2216
-Senter, P., & Robins, J. H. (2003). Taxonomic status of the specimens of *Archaeopteryx*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *23*(4), 961-965.

-Senter, P., Barsbold, R., Britt, B. B., & Burnham, D. A. (2004). Systematics and evolution of Dromaeosauridae (Dinosauria, theropoda). *Bulletin of the gunma Museum of Natural history*, *8*, 1-20.
-Senter, P., Kirkland, J. I., DeBlieux, D. D., Madsen, S., & Toth, N. (2012). New dromaeosaurids (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Utah, and the evolution of the dromaeosaurid tail. *PLoS One*, *7*(5), e36790.
-Sereno, P. C., (1997). The origin and evolution of dinosaurs, Annual Review of *Earth & Planetary Sciences 25*:435- 489.
-Sereno, P. C. (1999). The evolution of dinosaurs. *Science*, *284*(5423), 2137-2147.
-Sereno, P. C., Beck, A. L., Dutheil, D. B., Gado, B., Larsson, H. C., Lyon, G. H., ... & Wilson, J. A. (1998). A long-snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of spinosaurids. *Science, 282*(5392), 1298-1302.
-Sereno, P. C., Martinez, R. N., Wilson, J. A., Varricchio, D. J., Alcober, O. A., & Larsson, H. C. (2008). Evidence for avian intrathoracic air sacs in a new predatory dinosaur from Argentina. *PLoS one*, *3*(9), e3303.
-Shen, C., Zhao, B., Gao, C. L., Lü, J., & Kundrát, M. (2017). A new troodontid dinosaur, *Liaoningvenator curriei* gen. et sp. nov., from the Early Cretaceous Yixian Formation of Western Liaoning Province, China. *Acta Geoscien Sin*, *38*(3), 1-13.
-Smith-Paredes, D., Núñez-León, D., Soto-Acuña, S., O'Connor, J., Botelho, J. F., & Vargas, A. O. (2018). Dinosaur ossification centres in embryonic birds uncover developmental evolution of the skull. *Nature ecology & evolution*, *2*(12), 1966-1973.
-Souza, L. G., Vargas Pegas, R., & Riff, D. (2022). Tales of long faces: piscivorous archosauriforms and the evolutionary ways to forge a fisher. In: Anais do XXVl Congresso Brasileiro de Paleontologia. Campinas: Galoá. 2019.
-Sternberg, C. M. (1932). Two new theropod dinosaurs from the Belly River Formation of Alberta. *Canadian Field Naturalist*, *46*(5), 99-105.
-Stromer, E. (2019). *Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens: II. Wirbeltier-Reste der Baharîje-Stufe (unterstes Cenoman) 9. Die Plagiostomen, mit einem Anhang über käno-und mesozoische Rückenflossenstacheln von Elasmobranchiern*. Oldenbourg Wissenschaftsverlag.
-Sues, H. D., & Averianov, A. (2014). Dromaeosauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Bissekty Formation (Upper Cretaceous: Turonian) of Uzbekistan and the phylogenetic position of *Itemirus medullaris* Kurzanov, 1976. *Cretaceous Research*, *51*, 225-240.
-Sues, H. D., Frey, E., Martill, D. M., & Scott, D. M. (2002). *Irritator challengeri,* a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *22*(3), 535-547.
-Tahara, R., & Larsson, H. C. (2011). Cranial pneumatic anatomy of Ornithomimus edmontonicus (Ornithomimidae: Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, *31*(1), 127-143.
-Tsuihiji, T., Barsbold, R., Watabe, M., Tsogtbaatar, K., Chinzorig, T., Fujiyama, Y., & Suzuki, S. (2014). An exquisitely preserved troodontid theropod with new information on the palatal structure from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Naturwissenschaften*, *101*(2), 131-142.
-Tsuihiji, T., Barsbold, R., Watabe, M., Tsogtbaatar, K., Suzuki, S., & Hattori, S. (2015). New material of a troodontid theropod (Dinosauria: Saurischia) from the Lower Cretaceous of Mongolia. *Historical Biology*, 28(1-2), 128-138.
-Turner, A.H., Pol, D., Clarke, J.A., Erickson, G.M., & Norell, M.A. (2007a) A basal dromaeosaurid and size evolution preceding avian flight. *Science*, *317*: 1378-1381.
-Turner, A. H., Hwang, S. H., & Norell, M. A. (2007b) A small derived theropod from Oösh, Early Cretaceous, Baykhangor Mongolia. *American Museum Novitates 3557*: 1-27.

-Turner, A. H., Makovicky, P. J., and Norell, M. A. (2012). A review of dromaeosaurid systematics and paravian phylogeny. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *371*, 1-206.
-Turner, A. H., Montanari, S., & Norell, M. A. (2021). A new dromaeosaurid from the Late Cretaceous Khulsan locality of Mongolia. *American Museum Novitates*, *3965*, 1-48.
-van der Reest, A. J., & Currie, P. J. (2017). Troodontids (Theropoda) from the Dinosaur Park Formation, Alberta, with a description of a unique new taxon: implications for deinonychosaur diversity in North America. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *54*(9), 919-935.
-Varricchio, D. J., Hogan, J. D., & Freimuth, W. J. (2021). Revisiting Russell's troodontid: autecology, physiology, and speculative tool use1. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *58*(9), 796-811.
-Vazquez, R. J. (1992). Functional osteology of the avian wrist and the evolution of flapping flight. *Journal of Morphology*, *211*(3), 259-268.
-Vazquez, R. J. (1994). The automating skeletal and muscular mechanisms of the avian wing (Aves). *Zoomorphology, 114*(1), 59-71.
-Wang, M., Stidham, T. A., Li, Z., Xu, X., & Zhou, Z. (2021). Cretaceous bird with dinosaur skull sheds light on avian cranial evolution. *Nature Communications*, *12*(1), 1-9.
-Wedel, M. J. (2009). Evidence for bird‐like air sacs in saurischian dinosaurs. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, *311*(8), 611-628.
-Wellnhofer, P. (2009). *Archaeopteryx*: The Icon of Evolution. Munich: F. Pfeil.
-White, M. A., Cook, A. G., Hocknull, S. A., Sloan, T., Sinapius, G. H., & Elliott, D. A. (2012). New forearm elements discovered of holotype specimen *Australovenator wintonensis* from Winton, Queensland, Australia. *PloS one*, *7*(6), e39364.
-Wilson, J. A. (1999). A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *19*(4), 639-653.
-Wilson, J. A., D'Emic, M. D., Ikejiri, T., Moacdieh, E. M., & Whitlock, J. A. (2011). A nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *PLoS One*, *6*(2), e17114.
-Wilson, J. P., Woodruff, D. C., Gardner, J. D., Flora, H. M., Horner, J. R., & Organ, C. L. (2016). Vertebral adaptations to large body size in theropod dinosaurs. *PloS one*, *11*(7), e0158962.
-Witmer, L. M. (1990). The craniofacial air sac system of Mesozoic birds (Aves). *Zoological Journal of the Linnean Society*, *100*(4), 327-378.
-Witmer, L. M. (1995). Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodilians), with special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchae. *Journal of morphology*, *225*(3), 269-327.
-Witmer, L. M. (1997). The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *17*(S1), 1-76.
-Witmer, L. M., & Maxwell, W. D. (1996). The skull of *Deinonychus* (Dinosauria: Theropoda): new insights and implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *16*(3), 73A.
-Witmer, L. M., & Ridgely, R. C. (2008). The paranasal air sinuses of predatory and armored dinosaurs (Archosauria: Theropoda and Ankylosauria) and their contribution to cephalic structure. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, *291*(11), 1362-1388.
-Witmer, L. M., & Ridgely, R. C. (2010). The Cleveland tyrannosaur skull (Nanotyrannus or Tyrannosaurus): new findings based on CT scanning, with special reference to the braincase. *Kirtlandia*, *57*, 61-81.

-Witmer, L. M., Chatterjee, S., Franzosa, J., & Rowe, T. (2003). Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. *Nature*, *425*(6961), 950-953.
-Witton, M. P. (2013). Pterosaurs. In *Pterosaurs*. Princeton University Press.
-Wygnanski-Jaffe, T., Murphy, C. J., Smith, C., Kubai, M., Christopherson, P., Ethier, C. R., & Levin, A. V. (2007). Protective ocular mechanisms in woodpeckers. *Eye*, *21*(1), 83-89.
-Xu X, Zhao Q, Norell M, Sullivan C, Hone D, Erickson G, Wang X, Han F, Guo Y (2008) A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin. Chin. Sci. Bull. 54, 430–435.
-Xu, X. (2002). Deinonychosaurian Fossils from the Jehol Group of Western Liaoning and the Coelurosaurian Evolution. Ph.D. thesis, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 1–322.
-Xu, X. (2016). Phylogenetic relationships of basal Pennaraptora. Libro de Resúmenes XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. *Ameghiniana* Vol 53, No 6 (R) p. 64.
-Xu, X., & Wu, X. C. (2001). Cranial morphology of *Sinornithosaurus millenii* Xu et al. 1999 (Dinosauria: Theropoda: Dromaeosauridae) from the Yixian formation of Liaoning, China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *38*(12), 1739-1752.
-Xu, X., & Norell, M. A. (2004). A new troodontid dinosaur from China with avian-like sleeping posture. *Nature*, *431*(7010), 838.
-Xu, X., & Wang, X. (2004). A new dromaeosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous Yixian Formation of Western Liaoning. *Vertebrata PalAsiatica 42*: 111–119.
-Xu, X., & Qin, Z. C. (2017). A new tiny dromaeosaurid dinosaur from the Lower Cretaceous Jehol Group of western Liaoning and niche differentiation among the Jehol dromaeosaurids. *Vertebrata Palasiatica*, *55*, 129-144.
-Xu, X., Wang, X. L., & Wu, X. C. (1999) A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian Formation of China. *Nature 401*:262-266.
-Xu X., Zhonghe Z. & Xiaolin W. (2000). The smallest known non-avian theropod dinosaur. *Nature 408*: 705-708.
-Xu, X., Zhou, Z. H., & Prum, R. O. (2001). Branched integumental structures in *Sinornithosaurus* and the origin of feathers. *Nature*, *410*(6825), 200.
-Xu, X., Norell, M. A., Wang, X. L., Makovicky, P. J., & Wu, X. C. (2002). A basal troodontid from the Early Cretaceous of China. *Nature*, *415*(6873), 780.
-Xu, X., Zhou, Z., Wang, X., Kuang, X., Zhang, F., & Du, X. (2003). Four-winged dinosaurs from China. *Nature*, *421*(6921), 335.
-Xu, X., Zhao, Q., Norell, M., Sullivan, C., Hone, D., Erickson, G., Wang, X., Han, F. L., & Guo, Y. (2008). A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin. *Chinese Science Bulletin*, *54*(3), 430-435
-Xu, X., Zheng, X., & You, H. (2009). A new feather type in a nonavian theropod and the early evolution of feathers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(3), 832-834.
-Xu, X., Choinere, J., Pittman, M., Tan, Q., Xiao, D., Li, Z., Tan, L., Clark, J., Norell, M., Hone, D.W.E., & Sullivan, C. (2010). A new dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous Wulansuhai Formation of Inner Mongolia, China. *Zootaxa, 2403*: 1-9.
-Xu, X., You, H., Du, K., & Han, F. (2011). An *Archaeopteryx*-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature 475*: 465-470.
-Xu, X., Zhou, Z., Dudley, R., Mackem, S., Chuong, C. M., Erickson, G. M., & Varricchio, D. J. (2014). An integrative approach to understanding bird origins. *Science*, *346*(6215), 1253293.
-Xu, X., Pittman, M., Sullivan, C., Choiniere, J.N., Tan, Q.W., Clark, J.M., Norell, M.A., Wang S. (2015a). The taxonomic status of the Late Cretaceous dromaeosaurid *Linheraptor exquisitus* and its implications for dromaeosaurid systematics. *Vertebrata PalAsiatica 53*; pp. 29-62.

-Xu, X., Zheng, X., Sullivan, C., Wang, X., Xing, L., Wang, Y., Zhang, X., O´Connor, J.K., Zhang, F. & Pan, Y. (2015b). A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings. *Nature*, *521*(7550), 70-73.
-Xu, X., Currie, P., Pittman, M., Xing, L., Meng, Q., Lü, J., Hu, D. & Yu, C. (2017). Mosaic evolution in an asymmetrically feathered troodontid dinosaur with transitional features. *Nature communications*, 8, 14972.
-Xu, X., Choiniere, J., Tan, Q., Benson, R. B., Clark, J., Sullivan, C., Zhao, Q., Han, F., Ma, Q., He, Y., Wang, S., Xing, H., & Tan, L. (2018). Two Early Cretaceous fossils document transitional stages in alvarezsaurian dinosaur evolution. *Current Biology*, *28*(17), 2853-2860.
-Yin, Y., Pei, R., & Zhou, C. (2018). Cranial morphology of *Sinovenator changii* (Theropoda: Troodontidae) on the new material from the Yixian Formation of western Liaoning, China. *PeerJ 6:*e4977.
-Zanno, L. E., Varricchio, D. J., O'Connor, P. M., Titus, A. L., & Knell, M. J. (2011). A new troodontid theropod, *Talos sampsoni* gen. et sp. nov., from the Upper Cretaceous Western Interior Basin of North America. *PloS one*, *6*(9), e24487.
-Zhou, Z., & Zhang, F. (2002a). Largest bird from the Early Cretaceous and its implications for the earliest avian ecological diversification. *Naturwissenschaften*, *89*(1), 34-38.
-Zhou, Z., & Zhang, F. (2002b). A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature*, *418*(6896), 405-409.
-Zhou, Z., & Zhang, F. (2003a). *Jeholornis* compared to *Archaeopteryx*, with a new understanding of the earliest avian evolution. *Naturwissenschaften*, *90*(5), 220-225.
-Zhou, Z., & Zhang, F. (2003b). Anatomy of the primitive bird *Sapeornis chaoyangensis* from the Early Cretaceous of Liaoning, China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, *40*(5), 731-747.