Facultad de Ciencias Naturales y Museo

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

CONICET

Estudio paleobiológico del abelisáurido *Skorpiovenator bustingorryi* (Dinosauria: Theropoda): paleohistología, reconstrucción muscular y neumaticidad

Lic. Mauricio Andrés Cerroni

Trabajo de tesis doctoral

Director: **Dr. Fernando E. Novas**

Director: **Dr. Alejandro Otero**

2021

“– ¿Qué son? –preguntó Sarah con impaciencia.

– Yo diría que *Carnotaurus sastrei*. Un espécimen propio de la Patagonia. Unos tres metros de altura con una cabeza muy característica. Fíjate en esos hocicos cortos, como de bulldog, y el gran par de cuernos sobre los ojos, casi como alas…

– ¿Son carnívoros? –inquirió Sarah.

– Sí, por supuesto.”

El Mundo Perdido – Michael Crichton, 1995

A mis viejos, Adrián y Silvia que siempre me incentivaron en esto de los huesos…

AGRADECIMIENTOS

La realización de esta tesis fue posible gracias al apoyo de muchísima gente, familia, pareja, amigos y amigas y colegas. Intentaré nombrar a cada persona que puso su grano de arena en la presente tesis.

Agradezco a mis directores Fernando Novas y Alejandro Otero quienes me acompañaron y aconsejaron en los años de formación en paleontología y durante el transcurso de la tesis, ambos siempre con una gran predisposición y entusiasmo a la hora de afrontar la investigación. Fernando y su enorme conocimiento sobre los dinosaurios carnívoros (y tantísimos otros dinosaurios) me permitieron enriquecer muchísimo este manuscrito, así como también le agradezco haberme dado lugar en el laboratorio. Por otro lado, la realización de esta tesis no hubiera sido posible sin los profundos conocimientos de anatomía y musculatura que maneja Alejandro.

Un agradecimiento especialmente profundo para mi director de beca y amigo Juan Canale. Juan me introdujo nuevamente en el mundo de los vertebrados fósiles gracias a una campaña paleontológica (el *ka-tet*). Esto fue en un momento de mi vida en el que no sabía para dónde apuntar en el mundo de la investigación, y Juan actuó con la mejor predisposición al ofrecerme este proyecto de trabajo siendo yo un total desconocido. Además, supervisó mi formación desde el inicio, no solo oficiando como mentor desde lo profesional y académico, sino también desde lo personal y logístico apoyándome en todo, gracias a una calidez y humildad humana inigualable. Desde llevar a tomografiar un cráneo un sábado a la madrugada hasta leer desinteresadamente el manuscrito de la tesis, por todo eso y más, gracias totales. Además, este agradecimiento también incluye a su familia que siempre me abrió las puertas de su hogar en mis visitas a Villa El Chocón.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por la beca doctoral otorgada para completar la presente tesis, y a las autoridades del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia por brindarme el lugar de trabajo.

La Facultad de Ciencias Naturales y Museo merece un comentario aparte. Primero, haber completado la carrera de Biología con orientación Paleontología fue un sueño realizado para mi “niño interior”. Segundo, poder continuar como estudiante de doctorado en la casa de estudios que me vio crecer y a la cual guardo muchísimo cariño constituye para mí un honor. Además, quiero recalcar sobre la importancia de la

Universidad Nacional de La Plata ya que me dio la oportunidad (y a muchísimos más) de estudiar una carrera en la universidad pública y gratuita.

Muchísimas gracias a los encargados de las colecciones que gentilmente me permitieron acceder a materiales bajo su cuidado: Martin Ezcurra (MACN), Yolanda Davies (MACN), Guillermo Campos (Museo Cornelio Moyano), Jorge Calvo (Centro Paleontológico Lago Barreales), Rodolfo Coria (Museo Carmen Funes), Pablo Chafrat (Museo Patagónico de Ciencias Naturales), e Ignacio Cerda (Museo Provincial "Carlos Ameghino). Hago extensivo el agradecimiento a Mirta González y Vicky Sánchez de la sección Icnología del MACN, quienes desinteresadamente me permitieron utilizar el microscopio petrográfico, indispensable para la realización de esta tesis. Al personal médico y técnicos del Instituto Moguillansky por permitirnos tomografiar a *Skorpiovenator*, siendo un sábado a la mañana y en medio de un partido de la selección por el mundial.

A la Municipalidad de Villa El Chocón por el apoyo logístico que siempre me dieron en las visitas a la colección. Al personal técnico del Museo Ernesto Bachmann, Mara y Leandro Ripoll, Rogelio "Mupi" Zapata, Joni Aroca, y Miguelón Romero, con quienes compartimos montones de mañanas con mates. Además, les agradezco las titánicas tareas de preparación del material de *Skorpiovenator* a Rogelio y a Javier Ochoa.

Gracias totales a mis compañeros y compañeras del Laboratorio de Anatomía Comparada quienes me acompañaron en el día a día, en campañas y en innumerables momentos y anécdotas, así como me bancaron en sus casas muchísimas veces: Mati Motta, Fede Brissón, Fede Agnolín, Mauro Aranciaga, Ana Moreno, Gonza Muñoz, Santi Miner, Julia D`Angelo, Jordi Marsa, Gabriel Lio, Adriel Gentil, Gera Álvarez, Seba Rozadilla, Gastón Lo Coco, Marcelo Isasi y espero no haberme olvidado de nadie pues cada día son más. Le agradezco particularmente a Seba Rozadilla por la hermosa ilustración de la caratula.

Hago llegar también mis agradecimientos a numerosos colegas de diversas instituciones con quienes hemos compartidos y debatido ideas, así como me han recibido en sus laboratorios y me han ayudado en diferentes instancias de la tesis: Agustín Martinelli, Santi "Vultur" Reuil, Mattia Baiano, Ariel Méndez, Nacho Cerda, Pablo Gallina, Lisandro Campos, Juampi Garderes, Clelia Mosto, Daniela Ruiz, Santi Hernández del Pino, Darío Larrea, y Ariana Paulina-Carabajal.

A mis amigos y amigas del mundillo científico y otras esquinas de la vida con quienes hemos compartido discusiones científicas, entre charlas y cervezas, y que siempre me brindaron su apoyo: Mica Chaumeil, Mateo Gutiérrez, Seba Monsalvo, Harry Pazo, Pablito Ramello, Laila Toledo, Delfi Bonilla, el Mono Azcona, Flor Dosil, Nico Carminati y Agustín Perez Moreno. A Guille Aguirrezabala (y viajes Kelenken), por los numerosos mates, k-pop y momentos compartidos en el tedioso tramo desde La Plata al MACN. A los chicos del laboratorio 73 (Dami Fernández, Pato Santamarina, y Carlitos Greppi) que siempre me dieron una mano cuando la necesité.

Quiero destacar que las últimas instancias de la tesis fueron realizadas durante la actual situación de pandemia mundial siendo momentos muy difíciles no solo desde lo académico sino también en lo personal. Por ello, varias personas especiales en mí vida me apoyaron física y moralmente en esta última etapa:

A Mariano Militello, arquetipo del nunca aflojar, que se copó en plena cuarentena y me facilitó el transporte a Capital Federal para poder buscar los materiales necesarios para poder finalizar con la tesis. A mi amiga Eugenia Pereyra, que incondicionalmente me apoyó, y quien en medio de la cuarentena, me facilitó el uso de un microscopio para poder terminar con partes claves de la tesis. Mis queridas amigas Andrea Falcone y Belén Planes, amigas de antaño y compañeras de la ciencia aún en ramas tan dispares como la parasitología y la astrofísica, siempre me dieron una ayuda y apoyo sin igual durante la realización de la presente tesis.

A mi familia, a pesar de la distancia y el tiempo, mis viejos Silvia y Adrián quienes me apoyaron desde que tengo memoria a seguir el camino de la paleontología, un camino en el que tampoco faltaron mis hermanos Anto y Franco, y especialmente mi sobrino Santi un apasionado de las ciencias naturales.

A mi pareja y compañera sinápsida de vida, Flor, por la compañía, amor y apoyo de tantos años. Así como a su familia, quienes me abrieron las puertas de su casa y me hicieron el aguante en las etapas críticas de la tesis.

Finalmente, mi agradecimiento para los jurados de esta Tesis, Dr. Ignacio Cerda, Dra. Clelia Mosto, y Dr. Diego Pol.

ÍNDICE

RESUMEN ..... **i**
ABSTRACT ..... **iv**
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN **1**
CAPÍTULO 2: OBJETIVOS E HIPÓTESIS **10**
OBJETIVOS ESPECÍFICOS 10
HIPÓTESIS DE TRABAJO 11
CAPÍTULO 3: MATERIALES Y MÉTODOS **14**
MATERIALES 14
MATERIALES DEL ESPÉCIMEN TIPO 14
MATERIAL DEL ESPÉCIMEN REFERIDO 16
MATERIALES CONSULTADOS 17
ABREVIACIONES INSTITUCIONALES 19
DEFINICIONES ANATÓMICAS Y FILOGENÉTICAS 20
METODOLOGÍAS 21
PALEOHISTOLOGÍA 21
RECONSTRUCCIÓN MUSCULAR 23
NEUMATICIDAD 25
CAPÍTULO 4: PALEOHISTOLOGÍA **27**
INTRODUCCIÓN 27
GENERALIDADES DEL TEJIDO ÓSEO 31
PROCESOS DE FORMACIÓN Y DESARROLLO DEL HUESO 33
CLASIFICACIÓN DEL TEJIDO ÓSEO 35
RESULTADOS 41
FRONTAL 43
LACRIMAL 46
COSTILLA CERVICAL 50
COSTILLA DORSAL 54
ESPINA NEURAL DE VÉRTEBRA SACRA 57
VÉRTEBRA CAUDAL 59
FÉMUR 61
TIBIA 64
FÍBULA 67
METARSIANO 68
DISCUSIÓN 70

Histovariabilidad, estrategia de crecimiento y estadio ontogenético de *Skorpiovenator bustingorryi* ... 70
Inferencias sobre la ornamentación craneana de *Skorpiovenator* ... 73
¿Son las costillas cervicales de *Skorpiovenator* tendones osificados? ... 79
Ligamento supraespinal mineralizado en el sacro y su presencia en otros terópodos ... 80
Estrategias de crecimiento en Abelisauroidea ... 82
CAPÍTULO 5: RECONSTRUCCIÓN MUSCULAR ... 85
INTRODUCCIÓN ... 85
METODOLOGÍA ... 87
RESULTADOS ... 90
CORRELATOS DE LA CINTURA PÉLVICA ... 90
CORRELATOS DEL MIEMBRO POSTERIOR ... 93
MÚSCULOS EN ARCOSAURIOS ACTUALES Y RECONSTRUCCIÓN EN *SKORPIOVENATOR* ... 104
Grupo Triceps Femoris ... 108
M. iliofibularis (ILFB) ... 111
Grupo Dorsal Profundo ... 114
Grupo flexor cruris ... 120
Mm. adductores femores ... 123
Mm. puboischiofemorales externi (PIFE) ... 124
M. ischiotrochantericus (ISTR) ... 126
Mm. caudofemorales ... 127
Mm. gastrocnemii (G) ... 130
Grupo Flexor Digital ... 133
Grupo extensor digital ... 140
Mm. fibulares ... 144
Músculos menores del sector inferior del miembro posterior ... 145
Correlatos de tejidos blandos no miológicos ... 150
DISCUSIÓN ... 154
Músculos inferidos y comparación con reconstrucciones previas en terópodos ... 154
Correlatos presentes en *Skorpiovenator* y su distribución en Abelisauridae ... 164
Correlatos y extensión de los *mm. caudofemorales* en *Skorpiovenator* ... 168
El autopodio de los abelisáuridos: morfología y musculatura pedal ... 170
Inserción de los mm. gastrocnemii y semejanzas con el hipotarso aviano ... 174
Comparación con Tyrannosaurus y Australovenator ... 175
Comentarios sobre las implicancias funcionales de la musculatura en abelisáuridos ... 177
CAPÍTULO 6: NEUMATICIDAD ... 180
INTRODUCCIÓN ... 180

NEUMATICIDAD CRANEANA: ANTECEDENTES Y GENERALIDADES 183
Generalidades de la neumatización craneana: definiciones y clasificaciones 185
NEUMATICIDAD POSTCRANEANA: ANTECEDENTES Y GENERALIDADES.... 188
Generalidades de la neumatización postcraneana: presencia en aves actuales, identificación en fósiles y clasificación 192
TERMINOLOGÍA Y MÉTODOS 194
NEUMATICIDAD DE *SKORPIOVENATOR* 196
CRÁNEO 196
Maxilar 199
Lacrimal 200
Nasales 201
Basiesfenoides 203
Basioccipital 204
Cuadrado 205
Escamoso 205
Articular y surangular 207
Frontales 207
POSTCRÁNEO: VERTEBRAS Y COSTILLAS 208
Vértebras cervicales 209
Vértebras dorsales 213
Costillas cervicales 220
Costillas dorsales 221
DISCUSIÓN 224
NEUMATICIDAD CRANEANA DE *SKORPIOVENATOR* Y DISTRIBUCIÓN EN ABELISAURIDAE Y OTROS TERÓPODOS 224
Incidencia de los senos aéreos paranasales 225
Incidencias del seno paratimpánico y del seno faríngeo medio 229
Cavidades enigmáticas del articular 232
Consideraciones finales de la neumaticidad craneana de Abelisauridae 232
NEUMATIZACIÓN POSTCRANEANA DE *SKORPIOVENATOR*: PRINCIPALES CORRELATOS, PATRONES Y DISTRIBUCIÓN EN OTROS ABELISAURIDAE.... 234
Correlatos y patrones de neumaticidad general de *Skorpiovenator* 234
Variación en la neumaticidad vertebral de Abelisauridae y otros Theropoda 238
Neumatización de *Skorpiovenator* en el esquema de Benson et al. (2011) 241
Regionalización de la neumaticidad e inferencias de sacos aéreos pulmonares y pulmones 244
CAPÍTULO 7: SÍNTESIS GENERAL Y CONCLUSIONES 248
BIBLIOGRAFÍA 260

APÉNDICE **296**

RESUMEN

Los abelisáuridos constituyeron uno de los grupos de dinosaurios carnívoros más exitosos que habitaron EuroGondwana durante el periodo Cretácico. Gran parte de la diversidad taxonómica de este grupo ha sido documentada en Patagonia. La anatomía de estos dinosaurios es bien conocida y existen numerosos estudios filogenéticos del grupo. Sin embargo, el conocimiento relativo a la paleobiología de los Abelisauridae es relativamente escaso. En particular, estudios integrales que involucren análisis paleohistológicos y reconstrucciones miológicas son aún más escasos. Por tal razón, en la presente tesis doctoral se investigan diferentes aspectos de la paleobiología de Abelisauridae a partir del estudio del ejemplar tipo *Skorpiovenator bustingorryi* Canale et al. 2009 proveniente de la Formación Huincul (Cenomaniano tardío-Turoniano temprano), provincia de Neuquén. Los objetivos principales del presente estudio son: 1) caracterizar la paleohistología de diversos elementos óseos a fin de determinar la estrategia de crecimiento, estadio ontogenético y edad relativa, presencia de tejidos metaplásicos, y tipo de ornamentación craneana; 2) reconstruir la musculatura de la cintura pélvica y miembro posterior, mediante la identificación de correlatos óseos asociados; y, 3) determinar el grado de neumatización craneana y postcraneana, y su relación causal con los tejidos blandos de origen.

La paleohistología de *Skorpiovenator* fue analizada a partir de elementos craneanos, vertebrales y apendiculares. Aunque se observó cierta histovariabilidad entre las muestras, el tejido cortical se caracteriza en general por ser fibrolamelar, con mucha vascularización, y en las capas externas tiende a ser pseudolamelar avascular. No obstante, exhibe abundantes áreas con tejido Haversiano denso. El tejido cortical está atravesado por numerosas líneas de crecimiento detenido, y en una muestra, un Sistema Fundamental Externo está presente en la periferia cortical. Estos resultados indican que el crecimiento de *Skorpiovenator* era de carácter cíclico, siendo relativamente rápido en las primeras etapas de crecimiento y desacelerándose conforme avanzaba la ontogenia. Además, el espécimen constituye un adulto somáticamente maduro, con una edad mínima de 15 años. La histología también permitió corroborar la histogénesis de ciertos tejidos como: 1) presencia de una dermis osificada asociada a una cubierta queratinosa muy gruesa de huesos craneanos ornamentados; 2) costillas cervicales con un origen

parcialmente periosteal, lo cual no permite descartar completamente un origen bifásico (por osificación metaplásica y periosteal en dos etapas); y, 3) presencia de un ligamento supraespinal calcificado que une las espinas neurales del sacro.

Para la reconstrucción muscular, se utilizó la metodología del Soporte Filogenético Viviente para la identificación de correlatos óseos en arcosaurios actuales (cocodrilos y aves) y *Skorpiovenator*. Un total de 40 músculos apendiculares fueron reconstruidos donde se obtuvieron Niveles de Inferencia I y I´ de 65% para los orígenes y 77% para las inserciones; indicando una elevada cantidad de correlatos observados. Varios músculos protractores, retractores, abductores y aductores de la cintura pélvica y miembro posterior fueron inferidos, así como varios extensores y flexores de la rodilla y el autopodio, incluyendo *mm. iliotibiales*, *mm. adductores femores*, *mm. femorotibiales*, *mm. iliofemorales*, *mm. caudofemorales*, *mm. gastrocnemii* y *mm. puboischiofemorales*. Los resultados indican que *Skorpiovenator* presenta varios caracteres osteológicos compartidos con cocodrilos y aves. Entre ellos, estos caracteres indican que varios grupos musculares poseen orígenes topográficamente similares en el esqueleto a lo que ocurre en aves. Sin embargo, se observaron algunas inserciones que presentan patrones similares a los que se ven en cocodrilos.

Por otro lado, la metodología aplicada permitió reconstruir la musculatura del pie, la cual suele estar ausente en reconstrucciones miológicas de terópodos en general. De esta manera, varios grupos musculares extensores (*m. extensor digitorum longus*, *m. extensor digitorum brevis*), flexores (*m. flexor digitorum brevis*, *m. flexor digitorum longus*), abductores (*m. abductor II et IV*), pronadores (*m. pronator profundus*) e interdigitales (*mm. interdigitii*), fueron reconstruidos en conjunto por primera vez para el pie de un terópodo, los cuales incluyen la musculatura pedal intrínseca. El arreglo muscular tiene cosas en común con ambos grupos de Archosauria actuales pero presenta algunas diferencias relacionadas con la morfología autopodial. La presencia de metatarsianos II-IV sin fusionar, aunque estrechamente articulados, indicaría inserciones separadas del *m. tibialis anterior*. De manera similar, los *mm. gastrocnemii* tendrían una inserción en la proyección proximoplantar del metatarso, que es funcionalmente similar al hipotarso aviano. No obstante, la presencia del metatarsiano V indica que estos músculos retendrían inserciones separadas, como ocurre en cocodrilos. Además, la morfología del metatarso distal indica que los músculos intrínsecos del pie estarían presentes y bien desarrollados con vientres carnosos, a diferencia de los paquetes mayormente tendinosos y agrupados en canal de las aves.

Finalmente, la neumaticidad fue analizada tanto en el cráneo como en el esqueleto postcraneano. En primer lugar, el cráneo exhibe, externa e internamente, numerosos correlatos relacionados a neumaticidad. Las tomografías computadas revelaron varios recesos neumáticos (maxilar, lacrimal, basiesfenoidal, lateral timpánico) generados por la acción de divertículos derivados de los senos paranasales y paratimpánicos. Algunas cavidades presentes en ciertos elementos (e.g., nasales, articular) no tendrían un origen neumático. Sin embargo, la evidencia presente indica que la neumatización craneana de *Skorpiovenator* está relativamente menos desarrollada que la presente en otros terópodos ceratosaurios. Esto se debe a la ausencia de recesos nasales y frontales, los cuales en otros abelisáuridos se hayan ampliamente presentes en relación a la neumatización del seno paranasal.

La neumaticidad postcraneana fue analizada en base a caracteres externos e internos. La serie cervicodorsal postatlantal se encuentra fuertemente neumatizada particularmente en los arcos neurales; mientras que los centros se caracterizan por pleurocelos presentes de manera variable en las cervicales, y de manera continua en las vértebras dorsales proximales y medias. Además, en general las costillas cervicales y dorsales están neumatizadas. La estructura interna de las vértebras cervicales y dorsales es camerada en los arcos neurales. Se observó cierta regionalización de la neumaticidad en los centros de la última vértebra cervical y las dorsales proximales-medias. Como fue hipotetizado previamente para otros terópodos no avianos, estas características constituyen correlatos que sustentan la presencia de pulmones ubicados en la región dorsomedial de la cavidad torácica y firmemente unidos al aspecto ventral de la columna, de manera similar a los pulmones avianos. Por otro lado, la presencia y extensión de los pleurocelos en las vértebras dorsales medias y posteriores de abelisáuridos estaría relacionado con el tamaño corporal variable entre diferentes taxones, en concordancia con estudios previos.

El estudio integral del ejemplar tipo de *Skorpiovenator bustingorryi* utilizando tres aproximaciones diferentes arrojó información novedosa sobre la paleobiología de este taxón y de los abelisáuridos en general, siendo un precursor para futuros estudios de índole similar en este grupo de dinosaurios. Además, también provee de numerosos caracteres potencialmente útiles para futuros estudios filogenéticos. Este trabajo constituye el primer análisis donde se utiliza muchos elementos esqueléticos en la caracterización histológica en un abelisáurido en particular; así como la primera y más completa reconstrucción muscular del miembro posterior en un terópodo del hemisferio Sur.

ABSTRACT

Abelisaurids constituted one of the most successful groups of carnivorous dinosaurs that inhabited EuroGondwana during the Cretaceous period. Much of the taxonomic diversity of this group has been documented in Patagonia. The anatomy of these dinosaurs is well known and numerous phylogenetic studies of the group have been made. However, knowledge about the paleobiology of the Abelisauridae is relatively scarce. In particular, comprehensive studies based on paleohistological analysis and myological reconstructions are even scarcer. For this reason, in the present thesis, several aspects of paleobiology of abelisaurids are investigated using the holotype of *Skorpiovenator bustingorryi* Canale, Agnolín, Scanferla and Novas 2009 from the Huincul Formation (Late Cenomanian-Early Turonian), Neuquén province, as the object of study. The main objectives of this study are: 1) characterize the histology of different bone elements in order to determine the growth strategy, ontogenetic stage and relative age, presence of metaplastic tissues, and type of cranial ornamentation; 2) make a muscle reconstruction of the pelvic girdle and hindlimb, through the identification of bony correlates; and, 3) determine the degree of cranial and postcranial pneumatization, and its causal relationship with the soft tissues of origin.

The paleohistology of *Skorpiovenator* was analyzed from cranial, vertebral and appendicular skeletal elements. Although some histovariability was observed among the samples, the cortical bone tissue is generally characterized by being fibrolamellar, highly vascularized, and showing a tendency to be pseudolamellar in the outer cortical layers. Nevertheless, it exhibits abundant areas of dense haversian tissue. The bone cortex has numerous lines of arrested growth, and in one sample, an External Fundamental System is present in the outer cortex. These results indicate that *Skorpiovenator* had a cyclical growth strategy, being relatively faster in early stages of growth, with a gradually slowing down as the ontogeny progressed. Furthermore, the specimen constitutes a somatically mature adult, with a minimum age of 15 years. Histology also allowed to confirm the histogenesis of several tissues such as: 1) the presence of an ossified dermis associated to a very thick keratinous covering on the

ornamented cranial bones; 2) cervical ribs with a partial periosteal origin, which does not allow to rule out the possibility of a biphasic origin (by metaplastic and periosteal ossification in two stages); and, 3) the presence of a calcified supraspinal ligament joining the sacral neural spines.

For muscle reconstruction, the Extant Phylogenetic Bracket methodology was used to identify bone correlates in extant archosaurs (crocodiles and birds) and *Skorpiovenator*. A total of 40 appendicular muscles were reconstructed with Inference Levels I and I' of about 65% for the origins and 77% for insertions; indicating a high amount of recognized correlates. Several protractor, retractor, abductor and adductor muscles of the hindlimb were inferred, as well as several extensors and flexors of the knee and the autopodium, including *mm. iliotibiales*, *mm. adductores femores*, *mm. femorotibiales*, *mm. iliofemorales*, *mm. caudofemorales*, *mm. gastrocnemii* and *mm. puboischiofemorales*. The results indicate that *Skorpiovenator* presents numerous osteological characters shared with crocodiles and birds. Some of these features indicate that several muscle groups have topographically similar origins as those present in birds, while others show the presence of muscle insertions similar to those seen in crocodiles.

On the other hand, the applied methodology allowed the reconstruction of the foot musculature, which is usually absent in myological reconstructions of theropods in general. Thus, several muscle groups such as extensors (*m. extensor digitorum longus, m. extensor digitorum brevis*), flexors (*m. flexor digitorum brevis, m. flexor digitorum longus*), abductors (*m. abductor II et IV*), pronator (*m. pronator profundus*) and interdigital (*mm. interdigitii*) were reconstructed for the first time in a theropod foot, which include intrinsic pedal musculature. The muscle arrangement has some features in common with living groups of Archosauria, but also shows some differences related to the autopodial morphology. The presence of unfused, but tightly articulated, metatarsals II-IV would indicate separate insertions of the *m. tibialis anterior*. Similarly, the *mm. gastrocnemii* would have an insertion over the proximoplantar projection of the metatarsus, which is functionally similar to the avian hypotarsus. However, the presence of metatarsal V indicates that these muscles would retain separate insertions, as occurs in crocodiles. In addition, the morphology of the distal metatarsus shows that intrinsic muscles of the foot would be present and well-developed, unlike the muscle bundles reduced to tendons in birds.

Finally, the cranial and postcranial skeletal pneumaticity were studied. At first glance, the skull exhibits several pneumatic correlates on the external and internal surfaces. CT scans revealed some pneumatic recesses (maxillary, lacrimal, basisphenoidal, lateral tympanic) probably formed by the action of diverticulae derived from the paranasal and paratympanic sinuses. In turn, certain cavities present in some elements (e.g., nasal, articular) would not have a pneumatic origin. Still, the present evidence indicates that cranial pneumatization of *Skorpiovenator* is relatively less-developed than the condition reported in other ceratosaur theropods. This is due to the absence of nasal and frontal recesses, which in other abelisaurids are variably present related to the pneumatization of the main paranasal sinus.

The postcranial pneumaticity was analyzed based on external and internal features. The postatlantal cervicodorsal series is strongly pneumatized mostly in the neural arches; whereas the centra are characterized by pleurocoels variably present in cervicals, but are common in proximal and middle dorsal vertebrae. In addition, most cervical and dorsal ribs are pneumatized. The internal structure of the cervical and dorsal vertebrae is camerate, particularly in the neural arches. All this indicate that the pneumaticity has a somewhat regionalization, which is observed in the centra of the last cervical and dorsal proximal-middle vertebrae. As it was previously hypothesized for other non-avian theropods, these characteristics constitute correlates that support the inference of the presence of lungs firmly attached to the ventral aspect of the vertebral column and located in the dorsomedial region of the thoracic cavity; similarly to the condition of avian lungs. On the other hand, variation on the presence and extent of pleurocoels, in middle and posterior dorsal vertebrae, would be related to differences in body sizes among taxa, in agreement with previous studies.

The comprehensive study of *Skorpiovenator bustingorryi* using three different approaches yielded novel information on the paleobiology of this taxon and of abelisaurids in general, being a precursor for future studies of the same nature in this group of dinosaurs. It also provides numerous new characters potentially useful for future phylogenetic studies. This work constitutes the first analysis in which numerous skeletal elements are used in the histological characterization of a ceratosaur theropod; as well as the first and most complete muscular reconstruction of the hindlimb in a theropod from Southern hemisphere.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

Los terópodos abelisáuridos constituyeron uno de los grupos más exitosos de carnívoros que habitaron los ambientes continentales cretácicos del supercontinente Gondwana, alcanzando incluso ambientes perigondwánicos, como el sur europeo (Bonaparte, 1991; Carrano y Sampson, 2008; Agnolín et al., 2010; Novas et al., 2013; Tortosa et al., 2013). Su rango temporal se extendió desde el Cretácico temprano (Valanginiano) hasta el Cretácico tardío (Maastrichtiano), siendo uno de los linajes de carnívoros que sobrevivirían hasta el final de la era Mesozoica (Novas, 2009; Zaher et al., 2020).

La gran mayoría de las especies conocidas provienen de Patagonia, aunque algunos abelisáuridos se encuentran bien documentados en Brasil, África, Madagascar e India (Sampson et al., 1998; Sereno et al., 2004; Novas et al., 2004, 2010; Farke y Sertich, 2013; Delcourt, 2018; Zaher et al., 2020). Del Cretácico Inferior bajo solo se conocen algunos restos fragmentarios (Le Loueff et al., 2010; Canale et al., 2017). Sin embargo, recientemente fue publicado *Spectrovenator ragei* Zaher et al. 2020 de Brasil, que proviene del Cretácico Inferior medio, siendo la única especie de abelisáurido formalmente descripta para este intervalo geológico (Zaher et al., 2020). Por contraste,

la gran mayoría de las especies de abelisáuridos se registran en capas del Cretácico Superior. Varias formas se conocen del Cretácico Superior bajo (Cenomaniano-Turoniano) como *Ilokelesia aguadagrandensis* Coria y Salgado 1998, *Xenotarsosaurus bonapartei* Martínez et al. 1986, *Ekrixinatosaurus novasi* Calvo et al. 2004, *Rugops primus* Sereno et al. 2004, *Skorpiovenator bustingorryi* Canale et al. 2009, y *Dahalokely toscana* Farke y Sertich 2013 (Martínez et al., 1986; Coria y Salgado, 1998; Calvo et al., 2004; Sereno et al., 2004; Canale et al., 2009; Farke y Sertich, 2013). Mientras que algunos abelisáuridos también se han recuperado de capas del Santoniano como *Viavenator exxoni* Filippi et al. 2016 (Filippi et al., 2016). No obstante, la mayoría de las especies, incluyendo aquellas más conocidas, como *Abelisaurus comahuensis* Bonaparte y Novas 1985, *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985, *Aucasaurus garridoi* Coria et al. 2002, y *Majungasaurus crenatissimus* Depéret 1896, entre otras, se registran en capas del Campaniano-Maastrichtiano (Krause et al., 2007; Novas et al., 2013). *Eoabelisaurus mefi* Pol y Rauhut 2012 es un taxón proveniente del Jurásico Medio de Patagonia el cual ha sido considerado como la forma más temprana de abelisáurido (Pol y Rauhut, 2012). Sin embargo, varios análisis filogenéticos lo han posicionado como un ceratosaurio basal por fuera del clado Abelisauroidea (Tortosa et al., 2013; Filippi et al., 2016). No obstante, recientemente fue recuperado nuevamente como un abelisáurido basal (Zaher et al., 2020), por lo que la posición filogenética de este taxón es motivo de debate constante.

La familia Abelisauridae abarcó una amplia gama de tamaños con formas relativamente pequeñas (ca. 4 metros), medianas (ca. 6 metros) y de gran tamaño (8-9 metros), incluyendo algunas especies morfológicamente llamativas y dispares como *Carnotaurus*, *Majungasaurus* y *Rugops* (Novas et al., 2013; Canale et al., 2016; Grillo y Delcourt, 2016). La familia Abelisauridae posee numerosas características importantes desde el punto de vista filogenético y funcional entre las que se pueden citar: cráneo con hocico alto, tendencia a la hipermineralización de huesos craneanos, lacrimal y postorbital excluyendo al frontal de la órbita, dientes de corona baja, vértebras cervicales con epipófisis prominentes, costillas cervicales con procesos aliformes proximales y procesos estiliformes distales, vértebras caudales con procesos transversos distalmente expandidos, miembro anterior extremadamente reducido, cresta cnemial de la tibia muy desarrollada, tubérculo iliofibular prominente, proyección proximoplantar del metatarso, y doble surco vascular en falanges ungueales, entre otras (Bonaparte y

Novas, 1985; Bonaparte, 1991; Novas, 1997; Coria et al., 2002; Canale et al., 2009, 2016; Carrano y Sampson, 2008; Pol y Rauhut, 2012). La anatomía de los abelisáuridos es bien conocida gracias a numerosos materiales, tanto craneanos como postcraneanos, incluyendo esqueletos exquisitamente bien preservados (Bonaparte, 1985; Sampson et al., 1998; Coria et al., 2002; Canale et al., 2009; Zaher et al., 2020).

Abelisauridae forma parte del grupo Ceratosauria (Fig. 1.1), el cual se define filogenéticamente como "todos los taxones más cercanos a *Ceratosaurus* Marsh 1884 que a las Neornithes" (Padian et al., 1999: 70). Las relaciones internas de los clados dentro de este grupo continúan en debate hasta el día de hoy (Coria et al., 2002; Carrano y Sampson, 2008; Pol y Rauhut, 2012; Novas et al., 2013; Farke y Sertich, 2013; Wang et al., 2017; Baiano et al., 2020), pero se reconoce una agrupación consolidada de ceratosaurios derivados llamada Abelisauroidea (según Wilson et al., 2003). Este último grupo fue originalmente propuesto por Bonaparte (1991), sin embargo, estudios filogenéticos ulteriores respaldaron la división en dos ramas principales (Wilson et al., 2003; Carrano y Sampson, 2008; Rauhut y Carrano, 2016; Langer et al., 2019). Por un lado, Noasauridae, conformado por formas pequeñas y gráciles (e.g., *Noasaurus* Bonaparte y Powell 1980, *Masiakasaurus* Sampson et al. 1998), y por otro lado, Abelisauridae, de formas robustas de mediano a gran tamaño como *Carnotaurus*, *Skorpiovenator* y *Majungasaurus*.

Hasta el día de hoy, el grado de conocimiento referido a la anatomía craneana, axial y apendicular de los Abelisauridae es notable y ha dado pie a numerosas descripciones y análisis filogenéticos subsecuentes del grupo (Wilson et al., 2003; Canale et al., 2009; Carrano y Sampson, 2008; Pol y Rauhut, 2012; Tortosa et al., 2013; Filippi et al., 2016; Zaher et al., 2020). Sin embargo, los estudios acerca de su paleobiología son relativamente escasos, estando relegados mayormente a la reconstrucción de la neuroanatomía y oído medio (Paulina-Carabajal y Succar, 2014; Paulina-Carabajal y Filippi, 2017; Cerroni y Paulina-Carabajal, 2019), y a aspectos de la neumatización y vascularización craneana (Sampson y Witmer, 2007; Snively et al., 2011; Witmer y Ridgely, 2008; Porter y Witmer, 2020) Sin embargo, otras aproximaciones importantes como lo son la paleohistología, las reconstrucciones musculares y la incidencia de la neumatización son relativamente escasas.

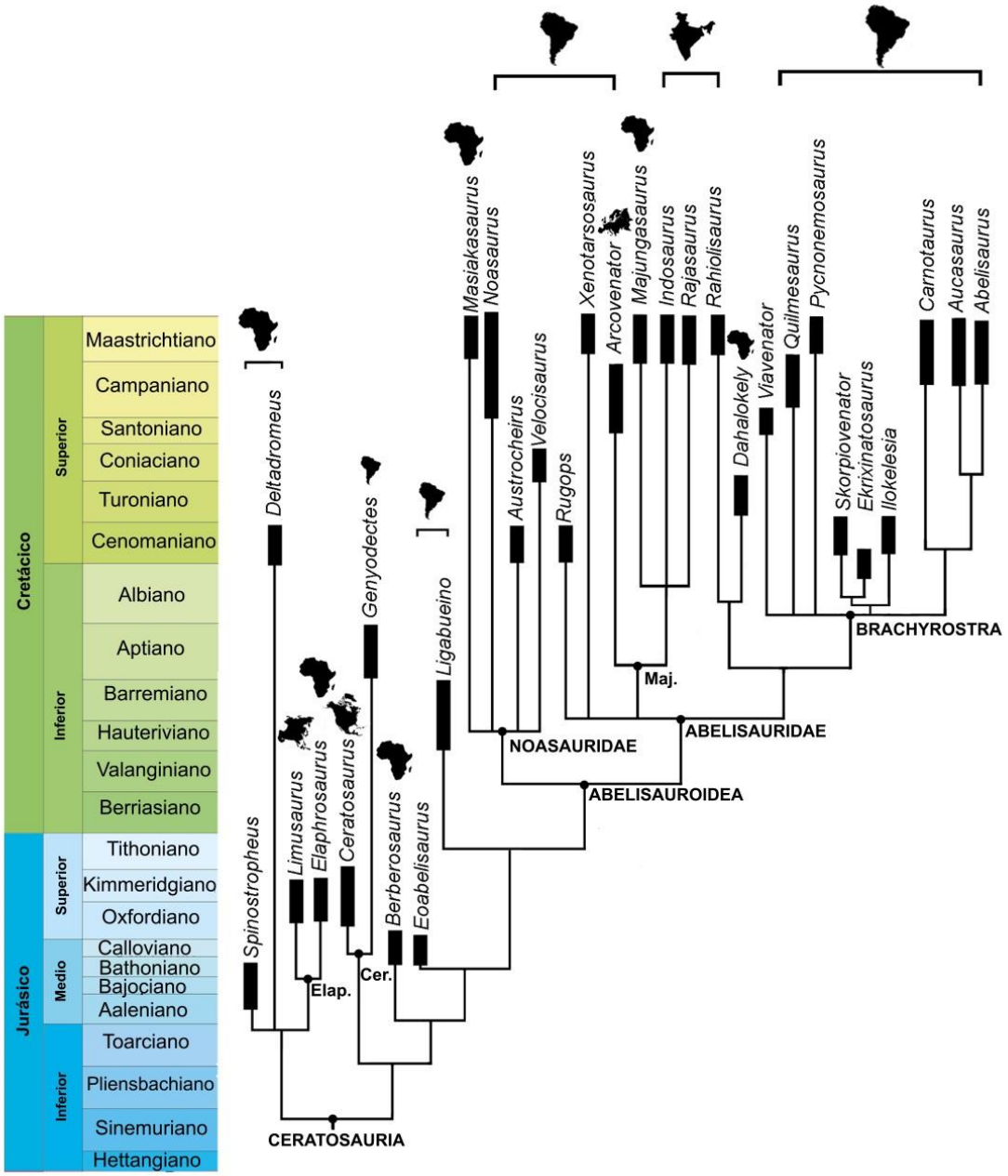

Figura 1.1. Relaciones filogenéticas de los dinosaurios Ceratosauria en la línea que conduce a Abelisauridae, bajo el contexto cronoestratigráfico (escala a la izquierda) y paleobiogeográfico (siluetas de los continentes arriba) Modificado de Tortosa et al. (2013) y Filippi et al. (2016). **Abreviaturas**: **Cer.** Ceratosauridae; **Elap**. Elaphrosaurinae; **Maj**. Majungasaurinae.

Skorpiovenator bustingorryi es un abelisáurido proveniente de los niveles inferiores de la Formación Huincul (Cenomaniano superior-Turoniano inferior), de Villa El Chocón, provincia del Neuquén (Canale et al., 2009). Este taxón está representado por un ejemplar casi completo y muy bien preservado, el cual invita a

efectuar inferencias paleobiológicas en base a sus características paleohistológicas y neumáticas, así como a la reconstrucción muscular derivada del análisis de correlatos óseosy su comparación con arcosaurios actuales.

En primer lugar, la paleohistología es una rama del conocimiento fundamental para conocer la historia del organismo, la cual permite identificar tasas de crecimiento (Chinsamy 1990; Chinsamy-Turan, 2005; Cerda et al., 2017), edad relativa (Erickson, 1997; Horner et al., 2009), madurez somática (Klein y Sander, 2008; Erickson, 2014; Cerda et al., 2019) y paleoecología (Padian et al., 2015; García Marsá et al., 2018), entre otras características. Tanto a nivel mundial como en Argentina, el conocimiento paleohistológico de los abelisáuridos se encuentra actualmente relegado a algunas pocas contribuciones sobre inserciones dentarias (Cerda y Porfiri, 2018; D'Emic et al., 2019), mientras que aquellas relacionadas con la dinámica de crecimiento y determinación de estadio ontogenético están restringidas a unos pocos trabajos y comunicaciones en congresos (Cerda, 2015; Canale et al., 2016; Baiano y Cerda, 2017; D'Emic et al., 2017). La información hasta ahora publicada plantea que los abelisáuridos exhibían un modo de crecimiento cíclico (esto es, con ceses periódicos, parciales o completos del crecimiento), siendo relativamente rápido al comienzo y luego se desaceleraba al alcanzar la madurez somática. Por tal razón, es interesante conocer la estrategia de crecimiento y el estadio ontogenético del ejemplar tipo de *Skorpiovenator* ya que, además de ampliar el conocimiento paleobiológico, la histología permite hacer generalizaciones acerca de la dinámica de crecimiento en Abelisauridae en general. Por otro lado, la paleohistología también permite reconocer la histogénesis de varios elementos óseos previamente no analizados en este grupo de terópodos, como lo son los tejidos asociados a la ornamentación craneana, el origen de las costillas cervicales elongadas y la naturaleza de las espinas neurales sacras.

Por otra parte, la identificación de correlatos osteológicos es importante para las reconstrucciones musculares y la inferencia del grado de desarrollo de los músculos (Witmer, 1995a; Carrano y Hutchinson, 2002; Otero, 2018). Esto además constituye el punto de partida para estudios sobre biomecánica y morfología funcional (Hutchinson, 2006, Bates y Schachner, 2012; Hutchinson et al., 2005, 2012), así como también contribuye como base para estudios filogenéticos y formulación de nuevos caracteres (Hutchinson, 2001a, b, 2002; Otero, 2018). Actualmente, la miología en dinosaurios terópodos ha sido estudiada en diferentes regiones del esqueleto como el cráneo (Bakker

et al., 1988; Snively y Russell, 2007), vértebras (Gatesy, 1990, 1995; Persons y Currie, 2011a,b; Motta et al., 2017), miembro anterior (Bakker et al., 1992; Jasinoski et al., 2006; Remes, 2008; Burch, 2014; Cuesta, 2018) y miembro posterior (Romer, 1923b; Russell, 1972; Hutchinson 2001a, b, 2002; Carrano y Hutchinson, 2002). A nivel mundial, solo existen algunos trabajos documentando la miología detallada del miembro anterior y posterior en determinados taxones, como por ejemplo *Tyrannosaurus* Osborn 1905 (Carrano y Hutchinson, 2002), *Saurornitholestes* Sues 1978 (Jasinoski et al., 2006), *Tawa* Nesbitt et al. 2009 (Burch, 2014), *Majungasaurus* (Burch, 2017), *Concavenator* Ortega et al. 2010 (Cuesta, 2018) y *Australovenator* Hockull et al. 2009 (White et al., 2016). Sin embargo, hasta el día de hoy es llamativa la escasez de trabajos completos de reconstrucción muscular, no solo del miembro posterior, sino de cualquier otra región del esqueleto en terópodos de Argentina.

Hablando estrictamente de abelisáuridos, las contribuciones relacionadas con la reconstrucción miológica han estado enfocadas en otras regiones como el miembro anterior (*Majungasaurus*, Burch, 2017) y el esqueleto axial (Méndez 2012a, b, 2013; Persons y Currie, 2011a). Esta situación genera una falta de conocimiento miológico en lo concerniente al esqueleto apendicular posterior de este grupo, siendo además que la única reconstrucción muscular del miembro posterior en un terópodo no aviano fue realizada para *Tyrannosaurus* (Carrano y Hutchinson, 2002), un tetanuro celurosaurio filogenéticamente alejado de la línea Ceratosauria. Por esta razón, la caracterización de los correlatos y la inferencia muscular (derivada de la comparación con arcosaurios actuales, cocodrilos y aves), son importantes para entender los principales cambios producidos en las distintas líneas de terópodos, así como proveer un marco para la formulación de nuevos caracteres de importancia filogenética y sentar las bases para futuros estudios sobre morfología funcional (Hutchinson, 2002; Otero, 2018).

Finalmente, un último aspecto paleobiológico concierne a la interpretación de los rasgos neumáticos en el esqueleto axial. Este campo de estudio ha sido ampliamente abordado en los últimos años, particularmente en dinosaurios saurisquios. En este sentido, este enfoque se refiere a la presencia de ciertos tejidos blandos (i.e., sacos aéreos) que generaron excavaciones y cavidades en diferentes elementos del esqueleto axial y apendicular (Britt, 1993; Witmer 1997a; Wedel, 2006; Witmer y Ridgely, 2008; Sereno et al., 2008; Benson et al., 2011; Cerda et al., 2012). Por un lado, el estudio de la neumatización craneana se ha visto fuertemente estudiada en años recientes gracias a la

información derivada de las tomografías computadas, y por consiguiente son varias las contribuciones referidas a la interpretación de los tejidos blandos de origen (e.g., senos aéreos, divertículos subsidiarios) intervinientes en la formación de cavidades (Witmer, 1997a; Witmer y Ridgely, 2008; Leone Gold et al., 2013; Aranciaga-Rolando et al., 2019). El análisis de los rasgos neumáticos del cráneo permite inferir el grado de desarrollo relativo de estos tejidos, los cuales tienen íntima relación con el sistema respiratorio.

En cuanto a la neumatización postcraneana varios trabajos recientes han puesto foco en la caracterización, distribución y variabilidad de los rasgos neumáticos en vértebras y costillas de dinosaurios y la comparación con la morfología presente en arcosaurios actuales (O'Connor y Claessens, 2004; O'Connor, 2006, 2007; Sereno et al., 2008; Benson et al., 2011). La identificación y caracterización de correlatos neumáticos, y su morfología han demostrado ser aproximaciones ideales para inferir los tejidos de origen. En primer lugar, la invasión de divertículos neumáticos derivados de sacos aéreos pulmonares similares a los de las aves son hipótesis que datan de hace más de 50 años para dinosaurios saurisquios y son numerosas las evidencias que le brindan sustento (Longman, 1933; Janench, 1947; Romer, 1966). Sin embargo, recientemente varios autores han postulado que los terópodos no avianos (por ej., incluyendo ceratosaurios como los abelisáuridos) tendrían un sistema respiratorio con pulmones similares a los presentes en aves modernas y que tal complejo habría sido adquirido tempranamente en la evolución de Theropoda (Paul, 2001; Perry, 2001). Segundo, son varios los trabajos recientes que dan sustento a estas hipótesis en base a la caracterización de correlatos neumáticos, la morfología axial (vertebral y costal) y la identificación de patrones de neumaticidad (O'Connor, 2004, 2006; O'Connor y Claessens, 2004; Schachner et al., 2009; Brocklehurst et al., 2020). Varias de estas contribuciones utilizaron como objeto de estudio al abelisáurido *Majungasaurus* (O'Connor y Claessens, 2004; O'Connor, 2006, 2007), por lo que el análisis de la neumaticidad axial de *Skorpiovenator* es relevante debido a que la inferencia de tejidos blandos (e.g., sacos aéreos, pulmones rígidos) puede estar sujeta a la variación corporal en los correlatos asociados a neumaticidad. En este sentido, uno de los objetivos principales será evaluar el grado de neumatización de *Skorpiovenator*, así como inferir la presencia y el desarrollo relativo de los tejidos blandos de origen.

Historia del hallazgo de *Skorpiovenator*

El hallazgo del holotipo y único ejemplar conocido de *Skorpiovenator bustingorry* se produjo a comienzo del año 2005 en el marco de una exploración conjunta entre el Laboratorio de Anatomía Comparada y el Museo Ernesto Bachmann. El descubrimiento lo realizó el Dr. Agustín Scanferla a 5 kilómetros al norte de Villa El Chocón, en el campo Bustingorry (Fig. 1.2), en los niveles bajos de la Formación Huincul (Cenomaniano superior-Turoniano inferior). Después de la extracción en el campo, el esqueleto fue preparado en el Área Laboratorio e Investigación del Museo Paleontológico "Ernesto Bachmann". En el año 2008, este terópodo fue finalmente publicado por Juan Canale, Agustín Scanferla, Federico Agnolín y Fernando Novas, quiénes lo llamaron *Skorpiovenator bustingorryi*. *Skorpiovenator*, junto con *Carnotaurus*, *Aucasaurus* y *Spectrovenator,* constituyen, probablemente, los abelisáuridos más completos de Sudamérica.

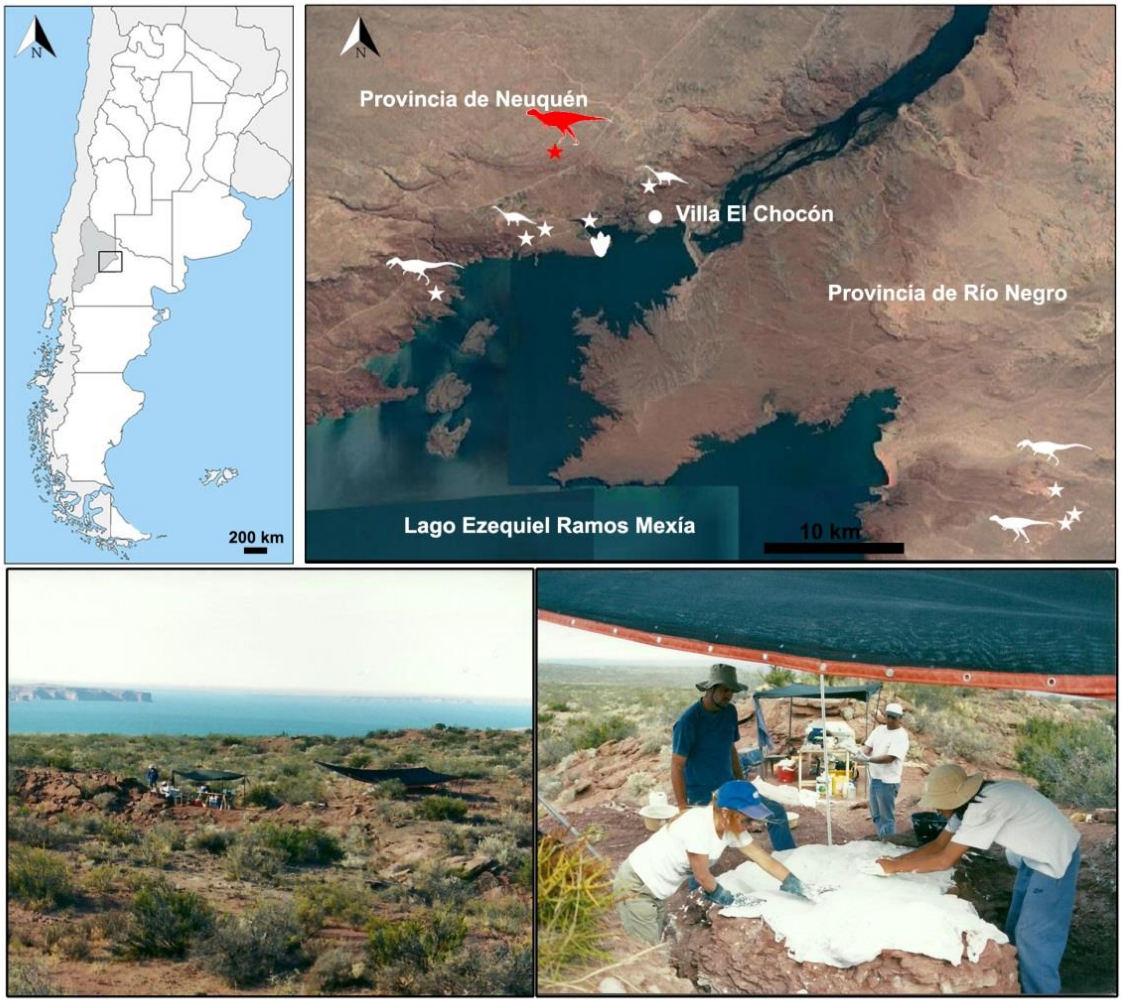

Figura 1.2. Arriba, mapa de la zona de Villa El Chocón con los principales hallazgos en las cercanías (marcados con estrellas blancas) y el lugar donde se halló *Skorpiovenator bustingorryi* (figura y estrella en rojo). Abajo, fotos de la excavación de *Skorpiovenator*, en el campo Bustingorry.

CAPÍTULO 2

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El presente trabajo de tesis doctoral comprende el estudio paleobiológico del ejemplar tipo de *Skorpiovenator bustingorryi*, incluyendo varios enfoques como lo son la paleohistología, la reconstrucción muscular de cintura y miembro posterior, y la evaluación de la neumaticidad del cráneo y postcráneo (Fig. 2.1).

OBJETIVO GENERAL

- Contribuir al conocimiento paleobiológico de los dinosaurios terópodos Abelisauridae, a partir de un estudio integral de un representante del grupo a través de inferencias acerca de su anatomía blanda y su microestructura ósea.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Objetivo 1: Caracterizar la microestructura ósea del esqueleto craneano y postcraneano del ejemplar tipo de *Skorpiovenator bustingorryi* MMCh-PV 48. Particularmente, determinar la estrategia de crecimiento y estadio ontogenético, y analizar histovariabilidad ósea intra e interelemental del ejemplar (Capítulo 4).

- Objetivo 2: establecer los mecanismos de formaciónde la ornamentación craneana a partir de las características histológicas (Capítulo 4).
- Objetivo 3: Determinar si las costillas cervicales hipertrofiadas constituyen verdaderos tendones osificados (Capítulo 4).
- Objetivo 4: Identificar la existencia y desarrollo de estructuras (correlatos óseos) que revelen las características de la musculatura asociada de la cintura pélvica y miembro posterior. A partir de esto, conocer el desarrollo relativo de los grupos musculares inferidos, en relación a Abelisauridae y otros grupos de terópodos; así como también la comparación con arcosaurios actuales (aves y cocodrilos) (Capítulo 5). Los correlatos óseos identificados en *Skorpiovenator* serán la base para la formulación de nuevos caracteres filogenéticos, así como para modificar caracteres ya existentes, tanto en su enunciado, como en los estados.
- Objetivo 5: Determinar del grado de neumatización del material craneano y postcraneano de *Skorpiovenator* y su comparación con Abelisauridae y otros terópodos donde los rasgos neumáticos se encuentran bien estudiados (Capítulo 6).

HIPÓTESIS DE TRABAJO

- Hipótesis 1: En base a los estudios histológicos realizados en *Aucasaurus garridoi* y el abelisáurido MMCh-PV 69 (Canale et al., 2016), se infiere que *Skorpiovenator* tendría una estrategia de crecimiento de tipo cíclico, periódicamente interrumpido.
- Hipótesis 2: En cuanto a la ornamentación craneana, en base a lo que se conoce en *Majungasaurus crenatissimus* (Hieronymus, 2009) se estima que *Skorpiovenator* poseería una dermis osificada que contribuye con la ornamentación.
- Hipótesis 3: Las costillas cervicales hipertrofiadas serían tendones osificados, como fue hipotetizado por O'Connor (2007), y presentarían patrones similares a los reportados en saurópodos (Cerda, 2009).
- Hipótesis 4: La presencia de correlatos osteológicos en arcosaurios vivientes (cocodrilos y aves) son comparables a los presentes en el ejemplar a estudiar, por lo que sus tejidos blandos inferidos serían equivalentes, cuando no homólogos. La cintura pélvica y los miembros posteriores de *Skorpiovenator*, en cuanto a presencia y desarrollo relativo de la musculatura inferida, evidencian una similitud más marcada con las aves actuales que con los cocodrilos actuales. Esta similitud se basa en la morfología general de la lámina ilíaca y la adaptación de los miembros posteriores

para una marcha del tipo parasagital, así como la presencia de correlatos óseos en la cintura pélvica, fémur, tibia, fíbula, metatarsianos y falanges.

- Hipótesis 5: De acuerdo a lo conocido en Abelisauridae (*Majungasaurus)*, otros terópodos (*Aerosteon riocoloradensis*), y aves actuales, *Skorpiovenator* posee recesos neumáticos en el dermatocráneo y neurocráneo, así como tiene forámenes, fosas y cámaras internas en las vértebras cervicales y dorsales, así como en sus costillas asociadas; todas estructuras relacionadas a la presencia de divertículos aéreos.

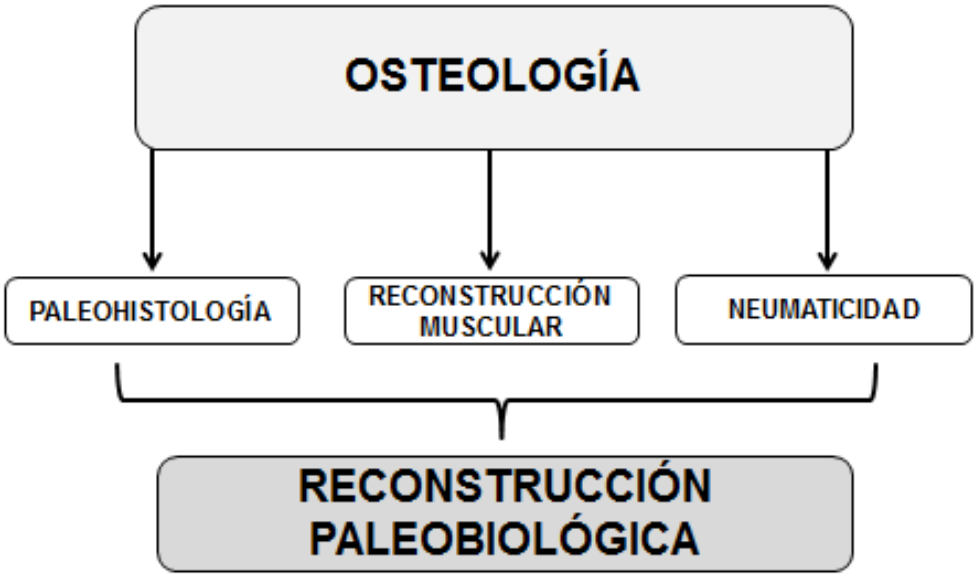

Figura 2.1. Diagrama de los diferentes enfoques abordados en la presente tesis derivados de la osteología como marco fundamental, para inferir paleobiología.

La presente tesis doctoral continúa su organización de la siguiente manera: Capítulo 3 "Materiales y Métodos", donde se detallan los materiales de *Skorpiovenator*, material referido, especímenes fósiles consultados, materiales de ejemplares actuales analizados, definiciones anatómicas, así como todos los métodos utilizados en cada capítulo. En el Capítulo 4 "Paleohistología" se describe la microanatomía de las muestras seccionadas, incluyendo tasa de crecimiento, marcas de crecimiento, vascularización, edad relativa, entre otras. Así como también se estudian los huesos craneanos ornamentandos, costillas cervicales, y las espinas neurales sacras para evaluar

si corresponden o no a tejidos de origen metaplásico. En el Capítulo 5 “Reconstrucción muscular” se identifican los principales correlatos óseos en la cintura pélvica y miembro posterior de *Skorpiovenator*, infiriendo sitios de origen e inserción muscular. Luego, fueron comparados los grupos musculares inferidos en con aquellos presentes en grupos externos al taxón de estudio (cocodrilos y aves), y se reconstruyen los principales grupos musculares de la cintura pélvica, cola y miembro posterior. En el Capítulo 6 “Neumaticidad” se describen los patrones de neumatización tanto en el cráneo como en el postcráneo. Primeramente, en cuánto al cráneo, se describen tanto los rasgos neumáticos externos así como los internos, información aportada por tomografías computarizadas. En segundo lugar, se analizan todos los caracteres neumáticos presentes en las vértebras y costillas, así como su posible origen. En el Capítulo 7 “Síntesis general y conclusiones” se ponen a consideración los resultados obtenidos en los capítulos previos, haciendo énfasis en las comparaciones con otros abelisáuridos así como también en formas cercanas filogenéticamente (i.e. noasáuridos, ceratosaurios basales, tetanuros basales), así como también las principales limitaciones y expectativas a futuro. Además, se resumen las conclusiones generales de la presente tesis.

CAPÍTULO 3

MATERIALES Y MÉTODOS

MATERIALES

MATERIALES DEL ESPÉCIMEN TIPO

Los materiales del espécimen tipo MMCh-PV 48 de *Skorpiovenator bustingorryi* corresponden a un esqueleto prácticamente completo y en articulación (Fig. 3.1), en el que los únicos elementos faltantes corresponden a la cintura escapular, miembro anterior y el extremo distal de la cola.

Cráneo. El cráneo se encuentra preservado por completo y de forma tridimensional, aunque con un grado alto de deformación en cizalla, lo que resulta en que tanto lado derecho e izquierdo no se encuentren al mismo nivel (i.e., el aspecto derecho se encuentra desplazado dorsalmente con respecto al lado izquierdo). Numerosas áreas del cráneo están afectadas por la erosión y la invasión y crecimiento de raíces, por ejemplo, la cavidad endocraneana está prácticamente colapsada por las mismas.

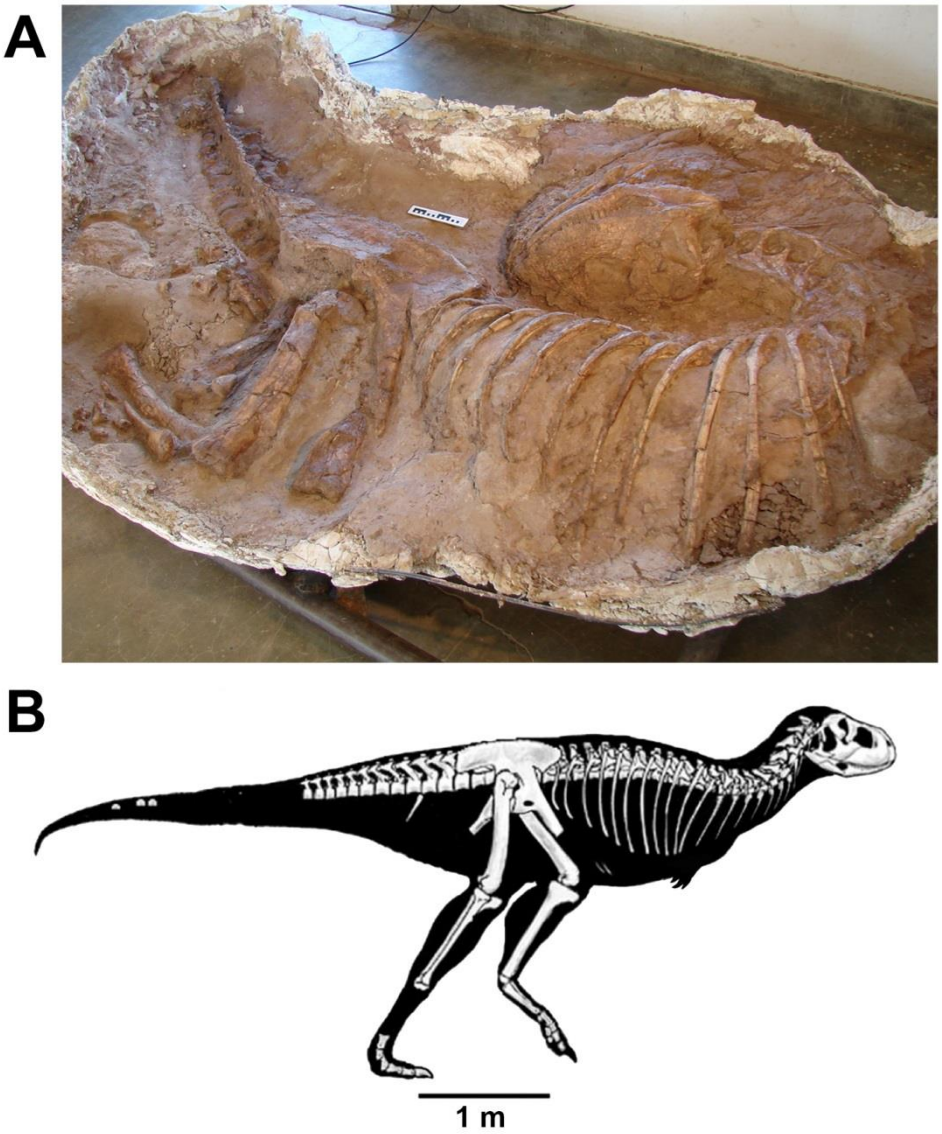

Figura 3.1. (A) Esqueleto articulado de *Skorpiovenator bustingorryi* (holotipo, MMCh-PV 48). (B) esquema de los elementos esqueléticos preservados en el holotipo (modificado de Canale et al., 2009).

Secuencia vertebral. Esta secuencia incluye todas las vértebras cervicales, dorsales, sacras y caudales en articulación, aunque gran parte de las cervicales y las dorsales anteriores están deformadas debido a la marcada posición opistotónica del espécimen (Faux y Padian, 2007), donde la secuencia vertebral se encuentra arqueada posteriormente acercando el aspecto dorsal del cráneo casi al nivel de los iliones. Las vértebras sacras se encuentran muy mal preservadas y frágiles; debido a esto su preparación mecánica se vio imposibilitada. En cuanto a las vértebras caudales solo

faltan los elementos medio-distales y distales, así como gran mayoría de los arcos hemales.

Cintura pélvica y miembro posterior. La cintura pélvica, aunque prácticamente completa, se encuentra mejor preservada en el lado derecho. Sin embargo, los extremos distales de pubis e isquion no están preservados. Los miembros posteriores están casi completos, incluyendo fémur, tibia, fíbula, metatarsianos y falanges. Algunos elementos no se han preservado como en el caso del astrágalo-calcáneo, metatarsiano I, algunas falanges pre-ungueales y la mayoría de las ungueales.

MATERIAL DEL ESPÉCIMEN REFERIDO

MMCh-PV 255. Recientemente fue hallada una tibia (Fig. 3.2) que proviene de los mismos niveles estratigráficos donde fue descubierto el holotipo de *Skorpiovenator* (10 metros por encima del contacto entre la Formación Candeleros y Formación Huincul). Además, esta tibia proviene del mismo sector y fue encontrada a, aproximadamente, 2 kilómetros al oeste del sitio de excavación del holotipo (Canale et al., 2019). Tanto la proveniencia estratigráfica como sus características anatómicas son coincidentes con las del holotipo incluyendo la misma autapomorfía (Fig. 3.3): ambos cóndilos muestran un contorno subcuadrangular en vista proximal con margenes posteriores rectos. Por lo cual, el material MMCh-PV 255 es asignado con seguridad como espécimen referido de *Skorpiovenator*. En la descripción del Capítulo 5, la tibia será tratada como un solo hueso en base al holotipo y material referido.

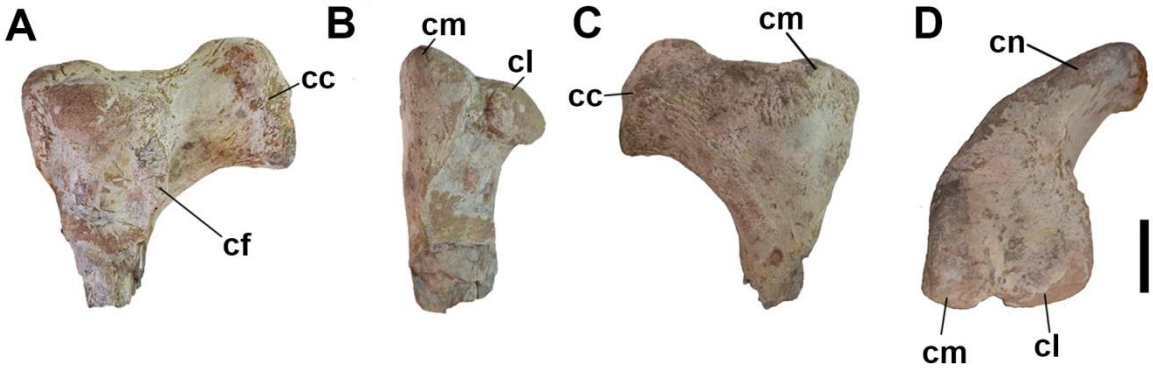

Figura 3.2. Tibia perteneciente al material referido de *Skorpiovenator bustingorryi* (MMCh-PV 255) en vista (A) lateral, (B) posterior, (C) medial, y (D) proximal. **Abreviaturas**: **cc**, cresta cnemial; **cf**, cresta fibular; **cl**, cóndilo lateral; **cm**, cóndilo medial. Escala 5 cm.

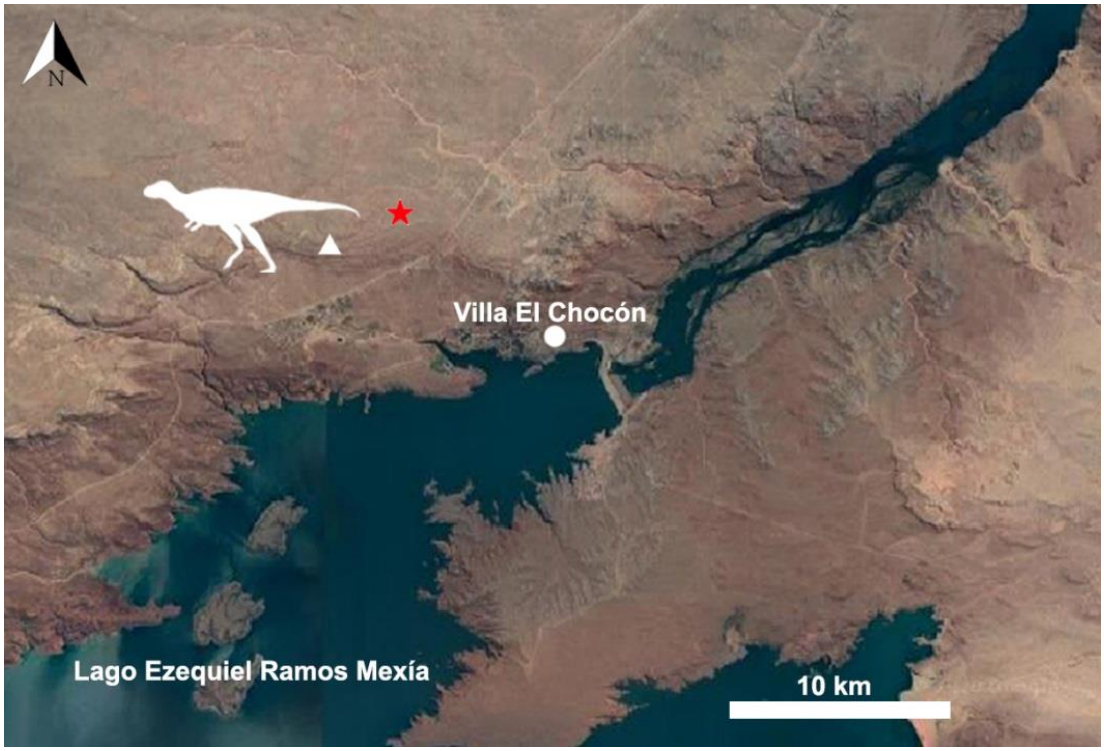

Figura 3.3. Mapa de la zona aledaña a Villa El Chocón donde se encontró *Skorpiovenator bustingorryi*. Holotipo (estrella roja), material referido (triángulo blanco).

MATERIALES CONSULTADOS

A modo de marco comparativo, se consultaron varios taxones de dinosaurios terópodos. Estos incluyeron ejemplares de otros abelisáuridos (*Aucasaurus*, *Abelisaurus*, *Carnotaurus*, *Ilokelesia*, *Ekrixinatosaurus*, *Majungasaurus*, *Quilmesaurus* Coria 2001, *Tralkasaurus* Cerroni et al. 2020, *Xenotarsosaurus*), neoterópodos basales (*Eoabelisaurus*, *Piatnitzkysaurus* Bonaparte 1986) terópodos con afinidades inciertas (*Gualicho* Apesteguía et al. 2013), noasáuridos (*Ligabueino* Bonaparte 1996, *Noasaurus*, *Velocisaurus* Bonaparte 1991), carcardontosáuridos (*Giganotosaurus* Coria y Salgado 1995), así como diversos taxones celurosaurianos (*Aerosteon* Sereno et al. 2008, *Aoniraptor* Motta et al. 2016, *Bicentenaria* Novas et al. 2012, *Buitreraptor* Makovicky et al. 2005, *Unenlagia* Novas y Puerta 1997, *Overoraptor* Motta et al. 2020). La lista completa de los terópodos fósiles examinados se resume en la Tabla 1.

Tabla 3.1. Lista de especímenes fósiles consultados. Todos corresponden al holotipo, cuando no está aclarado entre paréntesis.

TABLA 3.1

Grupos taxonómicos y taxones	Número de colección
ABELISAURIDAE	
Abelisaurus comahuensis	MPCA 11098
Aucasaurus garridoi	MCF-PVPH 236
Carnotaurus sastrei	MACN-PV 894
Ekrixinatosaurus novasi	MUCPv-294
Ilokelesia aguadagrandensis	MCF-PVPH 35
Majungasaurus crenatissimus	MACN 19776 (replica)
Quilmesaurus curriei	MPCA 100
Tralkasaurus cuyi	MPCA 815
Xenotarsosaurus bonapartei	(MACN-réplica sin numerar)
CARCHARODONTOSAURIDAE	
Giganotosaurus carolinii	MUCPv-CH-1
COELUROSAURIA INCERTAE SEDIS	
Bicentenaria argentina	MPCA 865
MEGARAPTORIDAE	
Aerosteon riocoloradensis	MCNA-PV 313
Aoniraptor libertatem	MPCA 804/1-804/25
NOASAURIDAE	
Ligabueino andesi	MACN-N 42

Noasaurus leali *Velocisaurus unicus*	PVL 4061 MUCPv-41 (Holotipo) MPCN-PV 370 (material referido)
TETANURAE *Gualicho shinyae* *Piatnitzkysaurus floresi*	 MPCN-PV 0001 MACN-CH 895
UNENLAGIIDAE *Buitreraptor gonzalezorum* *Unenlagia comahuensis*	 MPCN-PV 598 MCF-PVPH 78

Listado de materiales innominados mencionados en el texto

CPP 174, fémur y una vértebra dorsal de abelisauroideo indeterminado (Novas et al., 2008); MAU-Pv LI 547, ilion de abelisáurido indeterminado (Méndez et al., 2017); MMCh-PV 66, proximal de tibia (Canale et al., 2017); MMCh-PV 69, pubis y metatarsianos II y III (Canale et al., 2016); MCT 1783-R, tibia de abelisauroideo indeterminado (Machado et al., 2013). UNPSJB-PV247, maxilar de abelisáurido indeterminado (Lamanna et al., 2002); GSI K271538, maxilar de abelisáurido indeterminado (Novas et al., 2004).

ABREVIACIONES INSTITUCIONALES

CPP: Centro de Pesquisas Paleontologicas "Llewellyn Ivor Price", Peirópolis

GSI: Geological Survey of India, Calcuta, India.

MMCh-PV: Museo Municipal "Ernesto Bachmann", Villa El Chocón, Neuquén, Argentina

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina.

MAU-Pv: Museo Argentino Urquiza, Rincón de los Sauces, Neuquén.

MCF-PVPH: Museo "Carmen Funes", Paleontología de Vertebrados, Plaza Huincul, Neuquén, Argentina

MCNA: Museo de Ciencias Naturales "Cornelio Moyano," Mendoza, Argentina;

MCT: Museu de Ciências da Terra, Departamento Nacional de Produção Mineral, Brasília, Brasil

MPEF-PV: Museo Paleontológico "Egidio Feruglio", Colección Paleontología de Vertebrados, Trelew, Chubut, Argentina;

MPCA-Pv, Colección Paleontología de Vertebrados, Museo Provincial "Carlos Ameghino", Cipolletti, Río Negro, Argentina

MUCPv: Colección de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina

PVL: Instituto "Miguel Lillo", Tucumán, Argentina;

UMNH: Utah Museum of Natural History, Salt Lake City, Utah, Estados Unidos.

UNPSJB: Universidad Nacional de Patagonia ''San Juan Bosco'' Comodoro Rivadavia, Argentina.

USNM: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC, Estados Unidos.

DEFINICIONES ANATÓMICAS Y FILOGENÉTICAS

Todas las vistas son referidas al plano parasagital del esqueleto usando la orientación tradicional empleada por Romer (1956), en lugar de la propuesta de Baumel y Witmer (1993). Así, a lo largo del texto se usaran términos como anterior y posterior, a diferencia de craneano y caudal, respectivamente.

La hipótesis filogenética seguida en este estudio corresponde a propuestas recientes que definen a Archosauria como un clado compuesto por dos grupos principales: Pseudosuchia, que incluye a Ornithosuchidae, Aetosauria y Paracocodrilomorpha, esta última línea es la que conduce a los cocodrilos actuales (Crocodylia); y por otro lado, Avemetatarsalia, que incluye a Aphanosauria y Ornithodira, este último conteniendo a Dinosauromorpha y Pterosauria. Así, Dinosauromorpha es la línea que lleva a los dinosaurios, en la cual se incluyen las aves (Benton, 2004; Nesbitt, 2011; Ezcurra, 2016).

En este contexto, Dinosauria incluye a Ornithischia y Saurischia, el cual a su vez se divide en Sauropodomorpha y Theropoda (Seeley, 1887; Benton, 2004; Langer et al., 2010). Theropoda es un grupo de dinosaurios ancestralmente carnívoros (Marsh, 1884; Gauthier, 1986; Novas, 1996; Carrano et al., 2012; Ezcurra y Novas, 2016), habiendo formas que adquirieron secundariamente la herbivoría (Zanno y Makovicky, 2011; Novas et al., 2015). Dentro de Theropoda existe cierta controversia respecto a las relaciones filogenéticas de los taxones más basales (e.g., *Eodromaeus* Martínez et al. 2011, *Tawa*) aunque existe consenso generalizado en cuanto a que *Dilophosaurus* Welles 1970, *Zupaysaurus* Coria y Arcucci 2003, y Coelophysoidea son terópodos basales, y que los mismos son grupos hermanos de Averostra, el clado que agrupa a dos linajes bien diferenciados de terópodos: Ceratosauria y Tetanurae (Marsh, 1884; Carrano y Sampson, 2008; Carrano et al., 2012; Pol y Rauhut, 2012). En este esquema filogenético, los terópodos abelisáuridos como *Skorpiovenator*, se ubican en el grupo Ceratosauria (Padian et al., 1999; Carrano y Sampson, 2008; Canale et al., 2009).

En cuanto a las relaciones de parentesco de los abelisauroideos, se sigue la propuesta de Bonaparte (1991), la cual fue definida formalmente por Wilson et al. (2003). Así, Abelisauroidea es un clado de terópodos ceratosaurios que se divide en dos clados subsecuentes: los Noasauridae, de formas pequeñas y gráciles, y los Abelisauridae que incluyen animales robustos de tamaño mediano a grande; en esta familia se incluye *Skorpiovenator*. Siguiendo esta definición, a lo largo del texto se los nombrará informalmente como *abelisáuridos*. A su vez, *Skorpiovenator* forma parte de un clado más inclusivo de abelisáuridos sudamericanos llamado Brachyrostra, según la hipótesis propuesta por Canale et al. (2009).

METODOLOGÍAS

PALEOHISTOLOGÍA

Cortes histológicos. Las secciones delgadas de diversos huesos de *Skorpiovenator bustingorryi* corresponden al cráneo, así como numerosas secciones provenientes del esqueleto apendicular y elementos vertebrales (Fig. 3.4). Mayores detalles de la locación específica y criterio de selección se mencionan en el Capítulo 4 ("Paleohistología"). Las láminas delgadas están alojadas en la colección paleohistológica del Museo "Ernesto Bachmann" de Villa El Chocón, Neuquén

(MMCh-Pv/Ph). El listado completo de los materiales seccionados se muestra en el Apéndice.

Métodos. La preparación de las secciones histológicas fue llevada a cabo en el Laboratorio de Cortes del Departamento de Geología de la Universidad Nacional de San Luis y en el Instituto de Recursos Minerales (INREMI) de la Universidad Nacional de La Plata. Debido a la naturaleza destructiva de las técnicas paleohistológicas, previamente se realiza un molde y una copia en resina de la porción seccionada del hueso. Posteriormente, el procedimiento técnico que se utilizó es el esbozado por Chinsamy y Raath (1992), por el cual los elementos óseos seleccionados se embeben en una resina transparente la cual se deja fraguar 24 horas; durante este tiempo se dejan las muestras en una cámara de vacío para eliminar impurezas; luego estos bloques de resina con los elementos embebidos son desbastados mecánicamente con series decrecientes de polvos abrasivos de carburo de silicio. Las secciones de cada bloque fueron pulidas alcanzando un espesor aproximado de 60 µm, mediante papeles abrasivos de tamaño grano creciente.

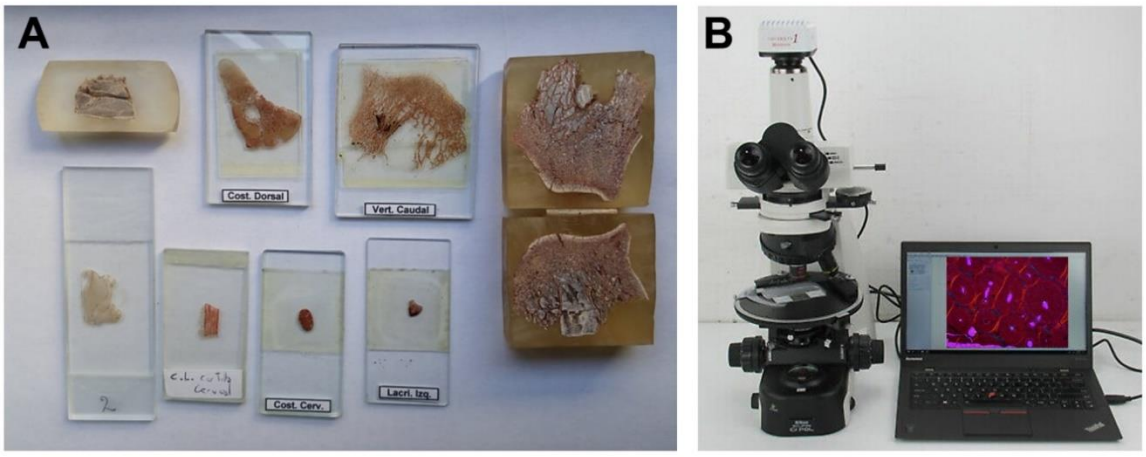

Figura 3.4. Técnicas paleohistológicas: (A) muestras embebidas en resina y portaobjetos con secciones delgadas. (B) Microscopio petrográfico *Zeiss*® Axio Scope.A1.

Las secciones delgadas resultantes fueron analizadas con varios equipamientos. Por un lado, para la caracterización microanatómica general se utilizó un microscopio estereoscópico binocular *Zeiss*® Stemi (iluminación transmitida e incidente). Para observar mayores detalles de los cortes (tipo de matriz, vascularización, presencia de fibras extrínsecas, marcas de crecimiento) fue utilizado un microscopio petrográfico *Zeiss*® Axio Scope.A1, magnificaciones entre 16x y 400x, y utilizando luz normal,

polarizada y filtro lambda (Fig. 3.4). En particular, la luz polarizada y el filtro lambda son muy útiles para determinar orientación general de las fibras colágenas de la matriz. Las fotos de las muestras histológicas fueron obtenidas mediante una cámara digital Nikon® D3000 incorporada al microscopio petrográfico.

La descripción paleohistológica sigue la nomenclatura y definiciones propuestas por Francillon-Viellot et al. (1990). Otras modificaciones a estos esquemas y definiciones serán explicados en profundidad en el Capítulo 4.

RECONSTRUCCIÓN MUSCULAR

Marco teórico. Históricamente las reconstrucciones musculares se basaban fundamentalmente en impresiones fósiles y la extrapolación directa de la musculatura en sus parientes reptilianos más cercanos, los cocodrilos. Sin embargo, el método propuesto por Lawrence Witmer (1995a), llamado Extant Phylogenetic Bracket (EPB) o Soporte Filogenético Viviente, permite la optimización de caracteres en orden de inferir tejidos blandos (se recomienda ver una metodología similar propuesta por Bryant y Russell, 1992). El EPB hace énfasis en los grupos externos (cocodrilos y aves) al momento de reconstruir tejidos blandos en el taxón fósil en cuestión (*Skorpiovenator*), con el objetivo de reducir al mínimo la especulación. Este método será explicado en mayor detalle en el Capítulo 5 (Reconstrucción muscular).

Materiales diseccionados. Además de la consulta bibliográfica concerniente a reconstrucciones musculares en dinosaurios (Russell, 1972; Carrano y Hutchinson, 2002; Otero y Vizcaíno, 2008; Fechner, 2009; Grillo y Azevedo, 2011), se efectuaron disecciones en diferentes arcosaurios vivientes con el objeto de lograr un conocimiento de primera mano de los principales paquetes musculares (Fig. 3.5). Para esto se llevaron a cabo disecciones en cocodrilos (*Caiman yacare* Daudin 1802, "yacaré negro"), así como en varias aves, tanto caminadoras (*Rhea americana* Linnaeus, 1758, "ñandú común") y voladoras (*Tyto alba* Scopoli, 1769, "lechuza del campanario"; *Harpyaliaetus coronatus* Vieillot 1817, "águila coronada"), con el objetivo de ver la variación muscular en taxones con diferentes hábitos locomotores (Fig. 3.5). Los especímenes diseccionados fueron obtenidos de material colectado ya muerto y son parte de la colección de la División de Herpetología del Museo de La Plata y de la división Ornitología del Museo Argentino "Bernardino Rivadavia".

Métodos de disección. En las disecciones realizadas fueron utilizadas técnicas estándar (Villar Suárez y López Martin, 2004). La metodología consistió en remover cada músculo, desde las capas más superficiales a las más profundas. En cada instancia, se tomaron fotografías y notas, incluyendo forma general del músculo, puntos de origen e inserción, y su tipo (carnoso y/o tendinoso). Los músculos fueron identificados en base a trabajos previos en otros arcosaurios, así como se hizo énfasis en el reconocimiento de correlatos relacionados a sitios de inserción y origen: en cocodrilos se utilizaron varios estudios realizados por Romer (1923a), Cong et al. (1998), Otero et al. (2010), Suzuki et al. (2011), Allen et al. (2014), Klinkhamer et al. (2017) y Diogo et al. (2018); y en particular para los músculos autopodiales se siguió los esquemas de Brinkman (1980) y Pereyra et al. (2018). En cuanto a las aves fueron consultadas numerosas contribuciones de Hudson (1937, 1948), George y Berger (1966), Vanden Berge y Zweers (1993), Patak y Baldwin (1998), Gangl et al. (2004), Zinoviev (2006), Brinkmann (2010), Picasso (2010), Lamas et al. (2014), y Mosto (2016).

Figura 3.5. Algunos ejemplos de Archosauria diseccionados en el transcurso de la tesis doctoral. (A) disección miembro posterior de *Harpialyaetus coronatus* y comparación con correlatos en el hueso. (B) Disección del autopodio de *Harpialyaetus coronatus* mostrando la

musculatura extensora. (C) Disección de *Caiman yacare* mostrando la capa superficial de la musculatura apendicular y caudal.

NEUMATICIDAD

Neumaticidad craneana. La nomenclatura utilizada en la descripción de la neumaticidad craneana se basa en la propuesta de Witmer (1997a,b), con las modificaciones de Dufeau (2011), los detalles serán desarrollados en el Capítulo 6 ("Neumaticidad"). De esta manera, se consideran neumáticas las excavaciones en la superficie externa que estén físicamente conectadas con forámenes y/o aberturas importantes. Así, las cavidades neumáticas son llamadas *recesos*, mientras que el tejido blando, que en vida le dio origen, es un *seno aéreo* o un *divertículo* si es un derivado del seno aéreo principal (e.g., el divertículo lacrimal, es derivado del seno aéreo anteorbital; ver Witmer 1997a).

Métodos en la caracterización neumática del cráneo. La primera etapa de caracterización se realizó de manera macroscópica, reconociendo todos los rasgos neumáticos del cráneo. Por otro lado, con el objetivo de ver la presencia y la extensión de cavidades internas ligadas con la neumatización, el cráneo fue sometido a una tomografía computada de rayos X. La tomografía fue realizada en un tomógrafo médico GE® BrightSpeed Elite en la Clínica Moguillansky, ciudad de Neuquén (Fig. 3.6). Los parámetros de la tomografía fueron 140 kv y 153 mA, resultando en un número de 2236 tomogramas de 0.62 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 (Fedorov et al., 2012).

Neumaticidad postcraneana. En el caso de los elementos vertebrales los rasgos asociados con la neumaticidad incluyen excavaciones o fosas, forámenes, y cavidades. En este sentido se siguió la nomenclatura y 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 (1993). En cuanto a la nomenclatura específica de las fosas y láminas se siguió lo propuesto por Wilson et al. (2011). Los términos específicos y clasificaciones completas serán detalladas en el capítulo 6 ("Neumaticidad).

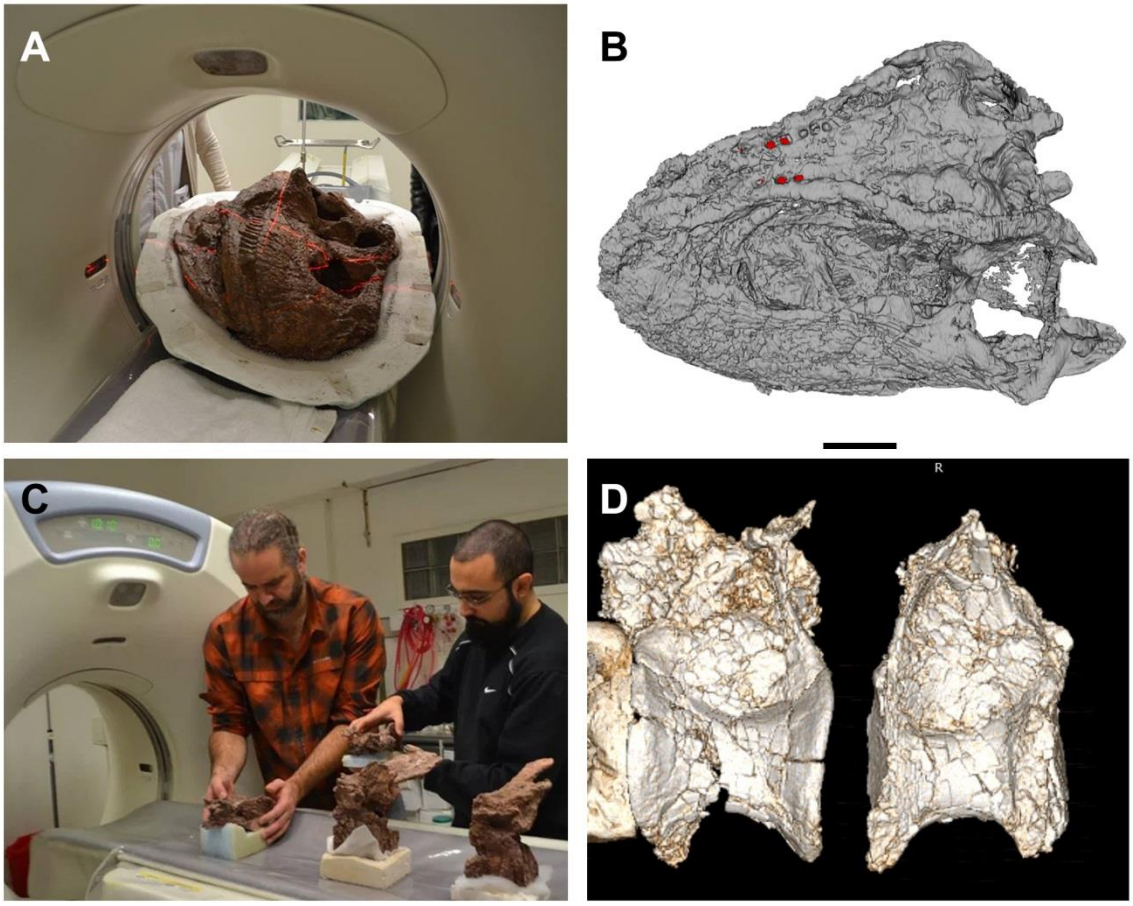

Figura 3.6. (A) Cráneo de *Skorpiovenator bustingorryi* siendo tomografiado, (B) e imagen renderizada del cráneo en 3D sin transparencia. (C) Vértebras dorsales y caudales en el tomógrafo, y (D) modelo tridimensional de las vértebras dorsales. Escala 20 cm.

CAPITULO 4

PALEOHISTOLOGÍA

INTRODUCCIÓN

La paleohistología es aquella disciplina especializada en el análisis e interpretación de los tejidos que componen el hueso a nivel microscópico en organismos extintos, siendo muy útil para realizar inferencias paleobiológicas en base a la comparación con animales actuales (Chinsamy, 1997; Bailleul et al., 2019; Cerda et al., 2020). Entre las numerosas aplicaciones de la paleohistología se encuentran: estimación de tasas de crecimiento y longevidad (Castanet, 1988; Chinsamy, 1990; Chinsamy, 1994; Erickson, 1997; Horner et al., 1999; Padian et al., 2014; Cerda et al., 2017), madurez sexual (Lee y Werning, 2008; Chinsamy et al., 2013), determinación de sexo (Schweitzer et al. 2005), plasticidad fenotípica (Starck y Chinsamy, 2002; Cerda y Pol, 2019), determinación de estadio ontogenético y madurez somática (Erickson, 1997; Chinsamy-Turan, 2005; Adams y Organ, 2005; Klein y Sander, 2008; Canale et al., 2016), histogénesis (Organ y Adams, 2005; Cerda, 2009; Cerda y Powell, 2010; Horner et al., 2015), distribución y tipo de tejidos blandos (Buffrénil, 1982; Hieronymus et al., 2009; Petermann y Sander, 2013; Cerda et al., 2019), paleogenoma (Organ et al., 2007), presencia de patologías (Hanna, 2002; Chinsamy y Tumarkin-

Deratzian, 2009; Gonzalez et al., 2018; Ekhtiari et al., 2020), y paleoecología (Buffrénil y Mazin, 1989; Ibrahim et al., 2014; Padian et al., 2015; García Marsá et al., 2018).

Las primeras menciones acerca de la histología en huesos de dinosaurios se remontan al siglo XIX, con los estudios realizados por Quekett (1849), Mantell (1850) y Owen (1850), quienes describieron supuestas "células óseas". Durante la primera mitad del siglo XX, fueron varios trabajos los que describieron cortes histológicos en una amplia gama de dinosaurios (e.g., *Allosaurus* Marsh 1877, *Apatosaurus* Marsh 1877, *Iguanodon* Mantell 1825, *Megalosaurus* Buckland 1824, *Plateosaurus* von Meyer 1837, *Stegosaurus* Marsh 1877) incluyendo las primeras diferenciaciones de tipos histológicos (osteonas primarias y secundarias, marcas de crecimiento, tendones osificados) (Seitz, 1907; Moodie, 1928; Gross, 1934; Enlow y Brown, 1956). Se destaca la utilización de la histología como herramienta en la determinación de estadios ontogenéticos en el trabajo pionero de Nopcsa (1933). Sin embargo, durante el último cuarto del siglo XX, particularmente en los años 70' y 80', la paleohistología cobró un nuevo auge con los estudios de Pawlicki y Korbel (1966), de Ricqlès (1968, 1980), Bakker (1972), Bouvier (1976), Buffrénil (1982) y Reid (1985), quienes recalcaron la importancia del metabolismo de los dinosaurios y su correspondencia con los tejidos que componen el hueso. Más importante aún es que muchos de estos estudios concluyeron que la fisiología de los dinosaurios sería similar a aquella de crecimiento rápido presente en las aves que poseen metabolismo endotérmico, y a diferencia de los cocodrilos con metabolismo ectotérmico (Bakker, 1972; de Ricqlès, 1968, 1980).

A partir de la década de 1990, los estudios histológicos en dinosaurios fueron ampliamente abordados, aumentando sustancialmente el conocimiento referido a varios tópicos como la reconstrucción de tasas y curvas de crecimiento, madurez somática, estimaciones de edad, inferencia de hueso medular, tipos de tejidos y organización, paleobiología y paleoecología. Además, pusieron en discusión la dicotomía entre endotermia y ectotermia, la cual podría haber incluido un espectro más amplio de lo que se pensaba para dinosaurios (e.g., mesotermia). Estos estudios incluyen un variado abanico de dinosaurios como ornitópodos, tireóforos, sauropodomorfos basales, saurópodos, terópodos basales y numerosos grupos de tetanuros (e.g., allosauroideos, tiranosáuridos, troodóntidos). Entre ellos, se destacan varios trabajos fundacionales como los realizados por Chinsamy (1990, 1993, 1997), Chinsamy et al. (1998), Varricchio (1993), Erickson (1997), Reid (1996, 1997), Horner et al. (1999) y Padian et

al. (2001), entre otros. Entre las características principales indicadas en estos estudios, resalta que la dinámica de crecimiento general de la mayoría de los dinosaurios es, a grandes rasgos, mayor a la observada en reptiles actuales pero no tan alta como lo que sucede en Neornithes y mamíferos placentarios, representando una condición intermedia (de Ricqlès, 1980; Erickson et al., 2001; Chinsamy y Hillenius, 2004; Chinsamy-Turan, 2005). Recientemente, se ha postulado que los terópodos cercanamente emparentados al clado Aves habrían adquirido, al parecer, estrategias de crecimiento similares a las observadas en aves actuales (Bailleul et al., 2019).

En cuanto a las características microanatómicas, los dinosaurios desarrollaron una gran diversidad de tejidos como es usual en un clado de animales tan amplio taxonómicamente y experimentaron una gran diversifición a lo largo de muchos millones de años. Pero, en general, el hueso de los dinosaurios está caracterizado por tener una corteza relativamente amplia, gran desarrollo de tejido fibrolamelar, abundante vascularización con mucha anastomosis, y presentando ceses temporarios de la osteogénesis debido a la presencia de líneas de crecimiento detenido (lcds) y Sistema Fundamental Externo (Chinsamy, 1997; Chinsamy-Turan, 2005; Erickson, 2005; de Ricqlès et al., 2003, 2008). Esto establece que el hueso de la mayoría de los dinosaurios era de crecimiento determinado (i.e., crecimiento que se detiene por completo en un estadío avanzado) y cíclico (i.e., presencia de ciclos de depositación ósea e interrupciones periódicas del crecimiento), como aparentemente caracterizaría a todos los linajes de arcosaurios (Woodward et al., 2011).

Respecto a los dinosaurios terópodos, éstos no han estado exentos de los análisis paleohistológicos en las décadas recientes. Dichos estudios se han realizado en numerosos grupos, incluyendo celofisoideos (Chinsamy, 1990; Padian et al., 2014), tetanuros basales (Bybee et al., 2006), espinosáuridos (Ibrahim et al., 2014), tiranosáuridos (Erickson et al., 2004; Horner y Padian, 2004), megaraptóridos (Porfiri et al., 2014), ornitomímidos (Zelenitsky et al., 2012), unenlágidos (Novas et al., 2018), troodóntidos (Varricchio, 1993), así como también aves mesozoicas (Chinsamy et al., 1998; de Ricqlès et al., 2003; Erickson et al., 2009; García Marsá et al., 2018). Los terópodos, así como gran parte de los dinosaurios, poseían estrategias de crecimiento similares, por las que el hueso estaba caracterizado generalmente por tejido fibrolamelar, abundante vascularización y con varios tipos de marcas de crecimiento (annuli, zonas, lcds). Además, la información histológica sugiere que a estos

dinosaurios les tomaba varios años para alcanzar el tamaño adulto (=madurez somática); mientras que, por otro lado, los datos indican que todos los terópodos no relacionados directamente con las aves modernas habrían alcanzado la madurez sexual antes de alcanzar el tamaño adulto final, similarmente a lo que ocurre en cocodrilos actuales (Erickson et al., 2009; Woodward et al., 2011; Bailleul et al., 2019).

Con referencia a los dinosaurios terópodos relacionados al objeto de esta tesis, los ceratosaurios, en años recientes la evidencia histológica comenzó a ser analizada. Los primeros datos paleohistológicos en este grupo se conocieron a partir de *Eoabelisaurus* (Pol y Rauhut, 2012) en el cual se identificó un Sistema Fundamental Externo indicando que alcanzó la madurez esqueletaria o somática. Sin embargo, en este taxón la caracterización histológica fue realizada en base a una sola muestra de un elemento aislado. Otro ceratosaurio del Jurásico inferior, *Saltriovenator* Dal Sasso et al. 2018, también fue analizado a partir de pocos huesos largos indicando la presencia de tejido fibrolamelar, abundantes marcas de crecimiento y un incipiente Sistema Fundamental Externo (Dal Sasso et al., 2018). Por otro lado, el grupo de los ceratosaurios noasáuridos ha sido investigado ampliamente en años recientes. En primer lugar, Lee y O'Connor (2013) estudiaron el noasáurido *Masiakasaurus* analizando el fémur y tibia en varios ejemplares de diferentes estadios ontogenéticos; en este estudio identificaron que tejido pseudolamelar predominaba en la corteza indicando un crecimiento relativamente lento, en concordancia con su pequeño tamaño (ca. 1.8 m de longitud), tamaño máximo determinado por la presencia de un Sistema Fundamental Externo. En segundo lugar, Souza et al. (2020) plantearon que esta estrategia de crecimiento sería común en noasáuridos derivados (e.g., *Masiakasaurus*, *Vespersaurus* Langer et al. 2019), siendo de los pocos grupos de terópodos no avianos en presentar hueso pseudolamelar en toda la corteza. No obstante, en algunos taxones, a diferencia de los noasáuridos nombrados, presentan predominancia de tejido pseudolamelar como el ejemplar ROM 64666 y el elaphrosaurino *Limusaurus* Xu et al. 2009 (Evans et al., 2015; Wang et al., 2016).

Sin embargo, en cuanto al otro gran grupo de ceratosaurios, los Abelisauridae, se ha dado a conocer evidencia paleohistológica recién en los últimos cinco años. La mayoría de estos estudios corresponden a comunicaciones breves en las que se evalúa la microestructura y dinámica de crecimiento, como en *Aucasaurus*, *Quilmesaurus* y *Majungasaurus* (Cerda, 2015; Cerda y Baiano, 2017; D'Emic et al., 2017), así como la

histología de inserciones dentarias (Cerda y Porfiri, 2018; D'Emic et al., 2019). Sin embargo, la primera publicación propiamente dicha corresponde a Canale y colaboradores (2016), quienes dieron a conocer un abelisáurido indeterminado de pequeño tamaño, del cual se confirmó que constituyó un espécimen adulto que alcanzó la madurez somática evidenciado por el Sistema Fundamental Externo; además, el tejido cortical se caracterizaba por tener una mayor organización de las fibras intrínsecas, algo característico de un animal pequeño. La evidencia presentada por Canale et al. (2016) contrasta con los resultados preliminares en *Aucasaurus* y *Quilmesaurus,* en los cuales predomina el tejido fibrolamelar, demostrando una tasa de crecimiento rápida, típica de organismos de mayor tamaño. En este contexto se sitúa el estudio paleohistológico de *Skorpiovenator* presentado aquí, donde se analizaron numerosos elementos óseos. Esto reviste gran importancia no solo para determinar patrones generales de crecimiento en abelisáuridos, sino también para poder observar la variación interelemental, la cual ayuda a eliminar el sesgo producido al generalizar patrones de crecimiento a partir de elementos óseos únicos o aislados.

Mención aparte merece el estudio realizado por Hieronymus (2009) en su tesis doctoral. En dicha disertación, determinó el tipo de ornamentación de los huesos craneanos en diferentes dinosaurios saurisquios y ornitisquios utilizando la histología. Entre estos dinosaurios, analizó la ornamentación del lacrimal del abelisáurido *Majungasaurus* de Madagascar, y concluyó que la microestructura ósea se correspondía con un tejido producto de la metaplasia (i.e., calcificación de un tejido no-óseo completamente diferenciado), indicando una dermis fuertemente mineralizada. Este antecedente constituye un buen punto de partida para realizar comparaciones con la ornamentación presente en *Skorpiovenator*, debido a que el tipo de tejidos descriptos por Hieronymus (2009) no fueron observados en otros terópodos hasta el momento.

GENERALIDADES DEL TEJIDO ÓSEO

Previo a las descripciones paleohistológicas, es necesario establecer los aspectos pertinentes al origen, formación y clasificación del tejido óseo. Con tal objetivo, fueron utilizados, para la presente tesis, tratados generales sobre histología así como varios trabajos enfocados en la descripción y clasificación de los tejidos, tanto en vertebrados vivientes como fósiles (Francillon Vieillot et al., 1990; de Ricqlès et al., 1991; Reid, 1997; Arnet, 2004; Chinsamy-Turan, 2005; Cerda, 2010; Horner, et al., 2015).

El "hueso" puede ser considerado un *órgano*, o sea, una agrupación de tejidos organizada para llevar a cabo funciones que trascienden al propio tejido (Fig. 4.1). Por lo tanto, el hueso como órgano puede estar constituido por tejido óseo propiamente dicho, con algunas porciones formadas por cartílago (mineralizado o no). Sin embargo, en este capítulo se tratará al hueso como un *tejido*, o sea una agrupación celular heterogénea que coexiste en un mismo microambiente (esto es, rodeado por músculos, otros tejidos, y/o vísceras) para desarrollar una función específica. En este sentido, hueso y cartílago constituyen dos tipos de tejido conjuntivo (Francillon Vieillot et al., 1990).

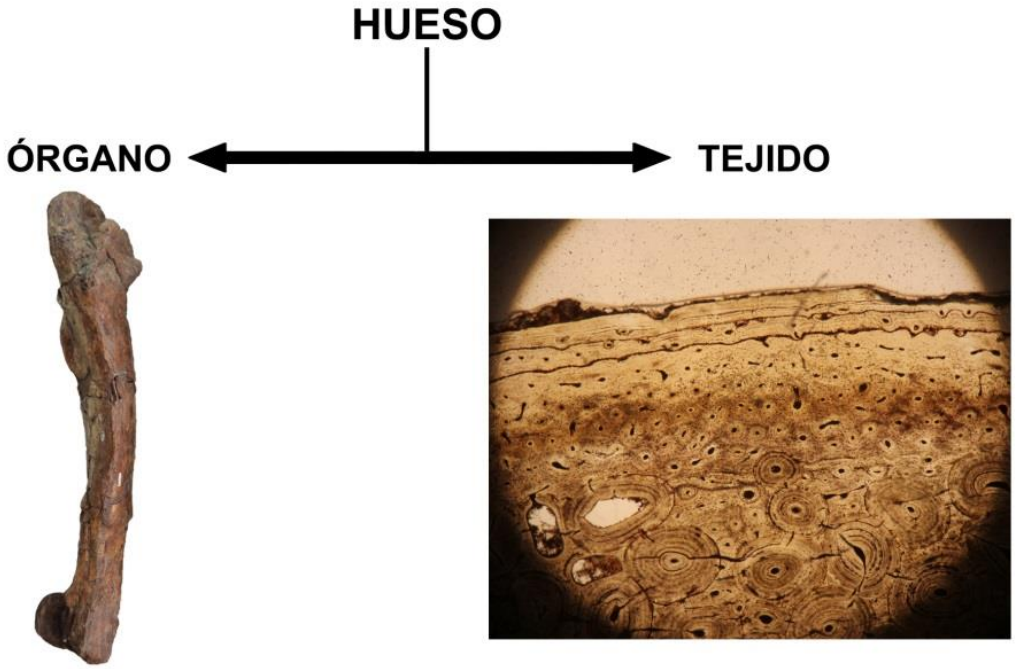

Figura 4.1. Consideraciones del hueso como órgano o como tejido. En este capítulo se tratará al hueso como tejido.

El hueso es un tipo de tejido conectivo formado por células y una matriz extracelular. La matriz extracelular está formada por una fase inorgánica formada por el depósito de fosfato de calcio, específicamente minúsculos cristales de hidroxiapatita; mientras que la fase orgánica de la matriz está formada por fibras colágenas. Los microcristales se incrustan entre las fibras de colágeno, a través de un proceso de calcificación, para formar el material que reúne las características típicas de rigidez, flexibilidad y resistencia. De estas fibras colágenas hay 2 tipos: fibras intrínsecas y

extrínsecas. Las fibras intrínsecas son las fibras de la matriz que sirven de soporte a los cristales de hidroxiapatita durante la calcificación. Por otro lado, las fibras extrínsecas son aquellas asociadas a las inserciones entre el hueso y tejidos blandos como dermis, tendones, o músculos. Estas fibras están inmersas en la matriz y su mineralización puede extenderse fuera del hueso. Usualmente se las encuentra en forma de manojos fuertemente agrupados y orientadas en diferentes posiciones (perpendicular, oblicua). Las fibras extrínsecas, también son comúnmente llamadas fibras de Sharpey (Francillon Vieillot et al., 1990), término que se utilizará a lo largo de este trabajo.

En cuanto a los tipos celulares en el tejido óseo se pueden citar los siguientes: osteoblastos, osteocitos y osteoclastos. Los osteoblastos son las células que sintetizan la matriz extracelular y además generan los osteocitos, al encontrarse rodeados de matriz. Los osteocitos se encuentran embebidos en la matriz extracelular, y a su vez, se encuentran alojados en una cavidad denominada *lacuna* (laguna). Los osteocitos se comunican entre ellos mediante conexiones citoplasmáticas las cuales están contenidas en conductos llamados *canaliculi.* La función de los osteocitos es la del mantenimiento del hueso, debido a que vía las conexiones citoplasmáticas, estos permiten circular el oxígeno y los nutrientes necesarios. Finalmente, los osteoclastos son un grupo de células multinucleadas encargadas de la reabsorción del tejido óseo preexistente; funcionan tanto en la remodelación ósea durante el crecimiento como así también en la reparación de los huesos. Los espacios resultantes de la reabsorción son las llamadas lagunas de Howship.

PROCESOS DE FORMACIÓN Y DESARROLLO DEL HUESO

En cuanto a la osteogénesis del hueso, crece por aposición generando tejidos de revestimiento externo e interno. Por un lado, la depositación puede ser *periosteal*, en la cual es resultado de la actividad del periostio en la superficie del hueso y se caracteriza por generar tejido de manera centrífuga. Por otro lado, la depositación también puede ser *endosteal*, en la cual el endostio que reviste las cavidades internas del hueso genera tejido de manera centrípeta. El hueso endosteal es el que reviste típicamente la cavidad medular.

En cuanto a los principales procesos de histogénesis del hueso, estos pueden darse a través de varios tipos de osificación. La osificación es un tipo de calcificación particular (típicamente presente en vertebrados) donde la matriz de fibras colágenas se

mineralizan mediante el depósito de microcristales de hidroxiapatita (como se dijo previamente), formando el hueso primario (ver abajo). Sin embargo, puede haber diferentes procesos de osificación. Entre los principales mecanismos se encuentran:

- *Osificación pericondral:* mediante este proceso el hueso comienza su formación contactando directamente con un elemento cartilaginoso preformado. Las células del pericondrio que rodean al cartílago adquieren propiedades osteogénicas, y el pericondrio se convierte en un periostio funcional que produce hueso. Esta osificación es típica de las diáfisis de huesos apendiculares cuando comienzan a mineralizarse.
- *Osificación endocondral*: es la sustitución de un elemento cartilaginoso preformado que se lleva a cabo a partir de la destrucción parcial del mismo, con la subsiguiente depositación de hueso. Los condroclastos producen la erosión interna de un molde de cartílago, el cual sufrió la hipertrofia de los condrocitos y la calcificación de su matriz. La erosión condroclástica produce una estructura esponjosa con numerosas trabéculas de cartílago calcificado. Estas trabéculas sirven como el sustrato para que los grupos de osteoblastos se asienten y comiencen a depositar hueso. La osificación endocondral se la encuentra mayormente en huesos apendiculares principalmente en las epífisis, interviniendo en la elongación del elemento.
- *Osificación intramembranosa* (=dérmica): la formación de hueso se produce directamente a partir de células del mesénquima, sin la intervención de un molde de cartílago. Es un tipo de osificación que interviene en la formación de elementos óseo particulares como clavículas, osteodermos, huesos planos ornamentados del cráneo.
- *Metaplasia*: Es un tipo de osificación de un tejido completamente diferenciado que no se debe a factores patológicos. En la misma no intervienen osteoblastos, ni hay multiplicación de células o hipertrofia, sino que es la completa transformación de un tipo celular en otro. Como ejemplos de tejidos metaplásicos se encuentran los tendones osificados, y la dermis osificada de osteodermos y huesos craneanos ornamentados.

Procesos de remodelación y modelación

- Remodelación: es el proceso por el cual el tejido óseo existente (tejido primario) es reemplazado por uno nuevo (tejido secundario). La remodelación ocurre

temprano en la ontogenia y a lo largo de la misma. En este proceso, los osteoclastos actúan reabsorbiendo el tejido primario, y los osteoblastos depositan nuevo tejido (secundario).

- Modelación: es un proceso que lleva a cabo la transformación del hueso como órgano y no como tejido. En este proceso, el hueso mantiene su forma durante el crecimiento (e.g., huesos largos). De esta forma, ocurren varios otros procesos como la reabsorción y depositación de tejidos, con cambios locales en las tasas de depositación. Durante la modelación tiene lugar el desplazamiento de distintas partes del hueso.

COMENTARIO SOBRE LAS PROPIEDADES ÓPTICAS

La caracterización histológica incluye terminología sobre las propiedades ópticas observadas bajo luz polarizada. Por lo que se hará un breve comentario de cada una:

Monorrefringencia. Se denominan estructuras monorrefringentes o anisotrópicas aquellas cuyo arreglo de las fibras de hidroxiapatita les confiere un mismo índice de refracción. Tal disposición espacial impide que las ondas luminosas polarizadas puedan ser giradas.

Birrefringencia. La birrefringencia de una estructura depende de la disposición asimétrica regular de los cristales; las estructuras birrefringentes cuando son iluminadas con luz polarizada brillarán intensamente sobre un fondo oscuro.

CLASIFICACIÓN DEL TEJIDO ÓSEO

Debido a la gran diversidad estructural del hueso, existen varios criterios de clasificación para describir la microanatomía y la histología, según lo tratado por numerosos autores (e.g., Enlow y Brown, 1956; Francillon Vieillot et al., 1990; Ricqlès et al., 1991; Reid, 1997; Chinsamy-Turan, 2005). La clasificación siguiente es una síntesis de los criterios formulados por Francillon Vieillot et al. (1990) sobre la base de la microanatomía y de la histología.

Tejido óseo: nivel microanatómico

El primer nivel de organización es aquel que se puede ver a ojo desnudo o a pocas magnificaciones. Así, el tejido óseo puede clasificarse a nivel microanatómico de acuerdo con su porosidad y topografía en los siguientes tipos:

- *Hueso compacto y esponjoso:* este criterio es uno de los más comunes y está basado en el grado de porosidad del tejido. Lo que define al hueso compacto es el volumen: aquí el volumen del tejido óseo es mayor que el ocupado por los poros, mientras que en el hueso esponjoso ocurre a la inversa (Fig. 4.2). Ambas clasificaciones, esponjoso y compacto, no hacen referencia al estadio ontogenético. Particularmente, el hueso esponjoso se define por ser un retículo tridimensional de espículas óseas ramificadas (trabéculas) que forman un laberinto de espacios intercomunicados. A su vez, el hueso esponjoso tiene una subclasificación en base a su grado de porosidad: finamente esponjoso, fuertemente esponjoso, y trabecular.
- *Región cortical y región medular:* otra clasificación común del tejido óseo sigue un criterio topográfico. La región cortical (o Corteza) es aquella que ocupa la zona periférica de un hueso; en cambio, la regiónmedular (o Médula) se encuentra en la zona central o profunda (Fig. 4.2). Ambas regiones no dependen del grado de porosidad. La región medular no necesariamente constituye un espacio vacío ya que puede estar representado por tejido esponjoso.

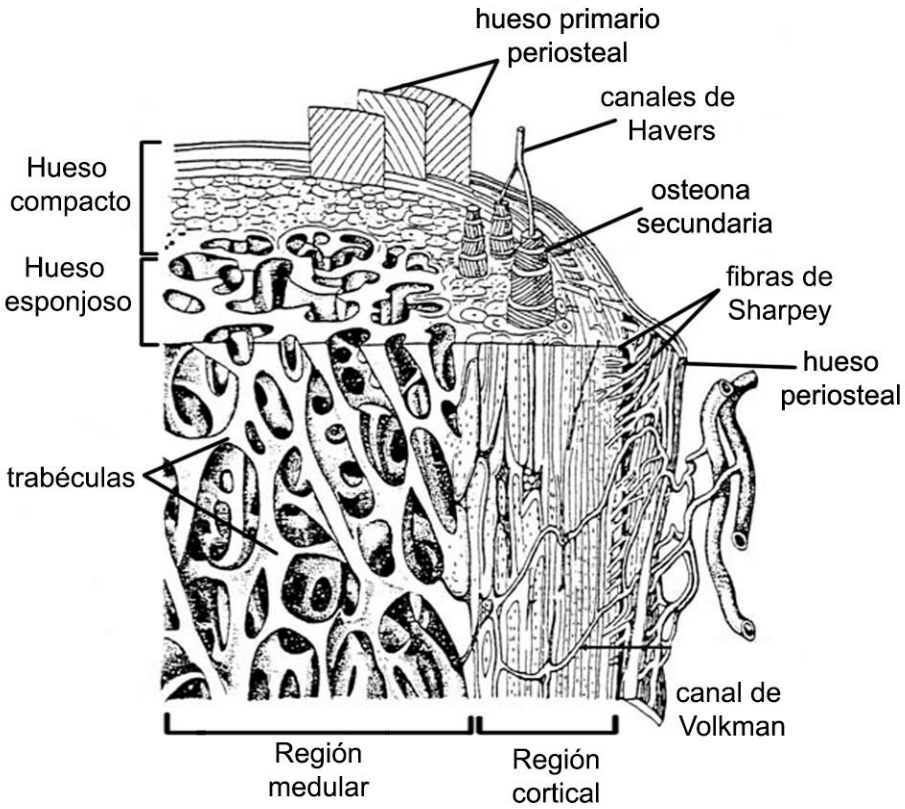

Figura 4.2. Microestructura del tejido óseo (modificado de Francillon Vieillot et al., 1990).

Tejido óseo: nivel histológico

El hueso es un tejido muy complejo y variable en el cual es necesario efectuar clasificaciones en torno a varios criterios, en el cual se nombran: 1) organización de la matriz de las fibras colágenas, 2) vascularización (tipo, patrón, grado), 3) y la presencia de marcas de crecimiento a lo largo de la ontogenia (Fig. 4.3). A su vez, algunos de estos aspectos pueden ser integrados para generar otras clasificaciones del tejido óseo (ver Clasificación tipológica de tejidos óseos).

1) Organización de la matriz

Las fibras de colágeno son las principales constituyentes de la fase orgánica de la matriz ósea, y su disposición condiciona el depósito de los cristales de hidroxiapatita. Por lo tanto, esta clasificación está basada en la disposición de las fibras, las cuales definen 3 tipos principales de matrices:

- Matriz entretejida: en este tipo de matriz el empaquetamiento de las fibras está distribuido de una manera muy irregular. Es la matriz con el menor grado de organización. Las lagunas que contienen a los osteocitos también están desordenados y poseen forma irregular. Bajo luz polarizada, la matriz entretejida se caracteriza por ser monorrefringente en empaquetamientos muy finos, pero puede exhibir zonas birrefringentes debido a empaquetamientos más gruesos. El hueso con matriz entretejida se asocia con un crecimiento relativamente rápido, de entre 5 y 50 μm (micrones) por día. Es un tejido típico de embriones, fracturas, hueso alveolar, hueso medular, y matriz del hueso fibrolamelar.
- Matriz lamelar: es una matriz con grado de organización muy alto. Esto es debido a que la misma está construida por capas sucesivas de fibras (*lamelas*), las cuales pueden alternar su aspecto entre claro y oscuro bajo luz polarizada. Esto es debido a que, aunque las fibras están muy ordenadas y dispuestas paralelamente en cada lamela, la orientación puede variar en cada lamela sucesiva. Por ello, las propiedades ópticas del tejido lamelar pueden ser birrefringente o monorrefringente. Las lagunas de osteocitos de cada lamela pueden tener la forma de un esferoide aplanado. La matriz lamelar indica una tasa de crecimiento muy lento (<0.04 μm/día). Este tipo de matriz se encuentra en todos los elementos óseos, siendo parte importante del hueso compacto y el que reviste las cavidades internas (e.g., cavidad medular).
- Matriz pseudolamelar: en este caso la matriz está conformada por fibras de colágeno donde la mayoría de ellas están orientadas en la misma dirección y son

mayormente paralelas o subparalelas entre sí; pero no se organiza en lamelas como la matriz lamelar. Las lagunas de osteocitos son generalmente fusiformes, dispersas de forma aleatoria; aquí el eje mayor de los osteocitos tiende a ser paralelo a la dirección de las fibras colágenas. Bajo luz polarizada, esta matriz puede ser monorrefringente o birrefringente, dependiendo del plano de sección. La velocidad de depositación es de 0.1-0.5 μm por día, siendo una tasa inferior a la de la matriz entretejida. La matriz pseudolamelar es muy común encontrarla en todos los vertebrados.

Sin embargo, cabe mencionar que puede haber tipos intermedios de estas matrices. Además, existen otros tipos de fibras que se encuentran asociadas con las matrices óseas. Estas fibras son las fibras de Sharpey (=fibras extrínsecas), que son paquetes bien agrupados de fibras colágenas mineralizadas que actúan como inserción entre el hueso y diversos tejidos blandos como dermis, músculos, tendones, y ligamentos.

2) Tipos de vascularización

Este es otro criterio ampliamente utilizado para caracterizar el tejido óseo (Fig. 4.3). El tejido puede albergar un sistema de conductos que aloja vasos sanguíneos, linfáticos y nervios. Las características del mismo son útiles para hacer inferencias biológicas. Pueden clasificarse sobre la base de 3 criterios:

- Histogénesis: los canales vasculares pueden ser primarios o secundarios. Primarios se refiere a aquellos formados durante la mineralización inicial del tejido, en tanto que los canales secundarios, o canales de Havers, son aquellos formados luego de la acción reabsorbente de los osteoclastos.
- Estructura: se define según la estructura que pueden tener los canales siendo (Fig. 4.3): 1) canales simples, o, 2) canales complejos, usualmente conocidos como osteonas (primarias o secundarias). Los canales simples indican que están rodeados de la matriz ósea original sin revestimiento de tejido lamelar. Las osteonas primarias o secundarias poseen la superficie revestida por tejido pseudolamelar o lamelar depositado de forma centrípeta. Algo que diferencia osteonas primarias de secundarias es su tamaño (mayor en las osteonas secundarias), y la presencia de una línea de cemento en las osteonas secundarias que marca el límite de acción de los osteoclastos.
- Orientación: este criterio se basa en la disposición de los canales en relación al eje mayor del hueso. Cuando están distribuidos en una única dirección pueden ser *longitudinal* (dirección paralela al eje mayor del hueso), *circular* (concéntrica al eje mayor del hueso), o *radial* (perpendicular al eje mayor del hueso). En cambio, cuando

los canales se orientan en más de una dirección pueden adquirir diferentes patrones como: *laminar* (canales circulares y longitudinales ordenados en "laminas"), *plexiforme* (donde además de canales circulares y longitudinales, se agregan canales radiales), y *reticular* (entramado de canales interconectados sin una orientación única). Cabe aclarar que algunos elementos seccionados en la presente tesis, como los fragmentos de huesos craneanos ornamentados, no presentan una morfología típicamente cilíndrica como la de huesos largos, por lo que los canales vasculares se describen en base a su relación con la superficie interna y externa.

3) Marcas de crecimiento

Las mismas se definen como cualquier modificación histológica producto de una variación de la tasa de crecimiento. En general estas marcas muestran una periodicidad acorde al ritmo de crecimiento. Las marcas de crecimiento se ven como capas sucesivas, mostrando un patrón estratificado (Fig. 4.3). Son muy importantes para determinar edad y tasa de crecimiento general del organismo.

- Líneas de crecimiento detenido (lcds): también llamadas LAGs (abreviatura de *lines of arrested growth*, en inglés); estas líneas representan un cese completo, pero temporario, de la depositación ósea. Tales se observan como una de línea cementante a lo ancho de la corteza. La presencia de estas marcas tendría un origen estacional, formándose durante períodos desfavorables del año. Estos se han registrado en numerosos grupos de tetrápodos (anfibios, reptiles, mamíferos). En caso de reconocerse líneas de crecimiento detenido dobles, dichas estructuras serán consideradas como un único evento de interrupción del crecimiento (Francillon Vieillot et al., 1990; Castanet et al., 1993).
- *Annuli*: son marcas que reflejan periodos de disminución en la tasa de crecimiento óseo sin que haya una cesación completa. Están formados por tejido pseudolamelar o lamelar, a veces con líneas de crecimiento detenido. Además suelen estar poco vascularizados o ser completamente avasculares. Son de un espesor menor cuando se los compara con las zonas.
- Zonas: reflejan periodos de mucha depositación ósea, por lo cual el espesor es mayor al de los annuli. Están formadas por tejido entretejido o pseudolamelar. Si está vascularizado, los canales vasculares son muy abundantes o exclusivos de las zonas.
- Sistema Fundamental Externo (SFE): o Capa Circunferencial Externa (CCE), es un tejido periosteal depositado en la región periférica de la corteza. Está formado por

matriz pseudolamelar o lamelar, avascular o pobremente vascularizado y puede presentar varias líneas de crecimiento detenido fuertemente agrupadas. La presencia de un Sistema Fundamental Externo indica la madurez somática del individuo.

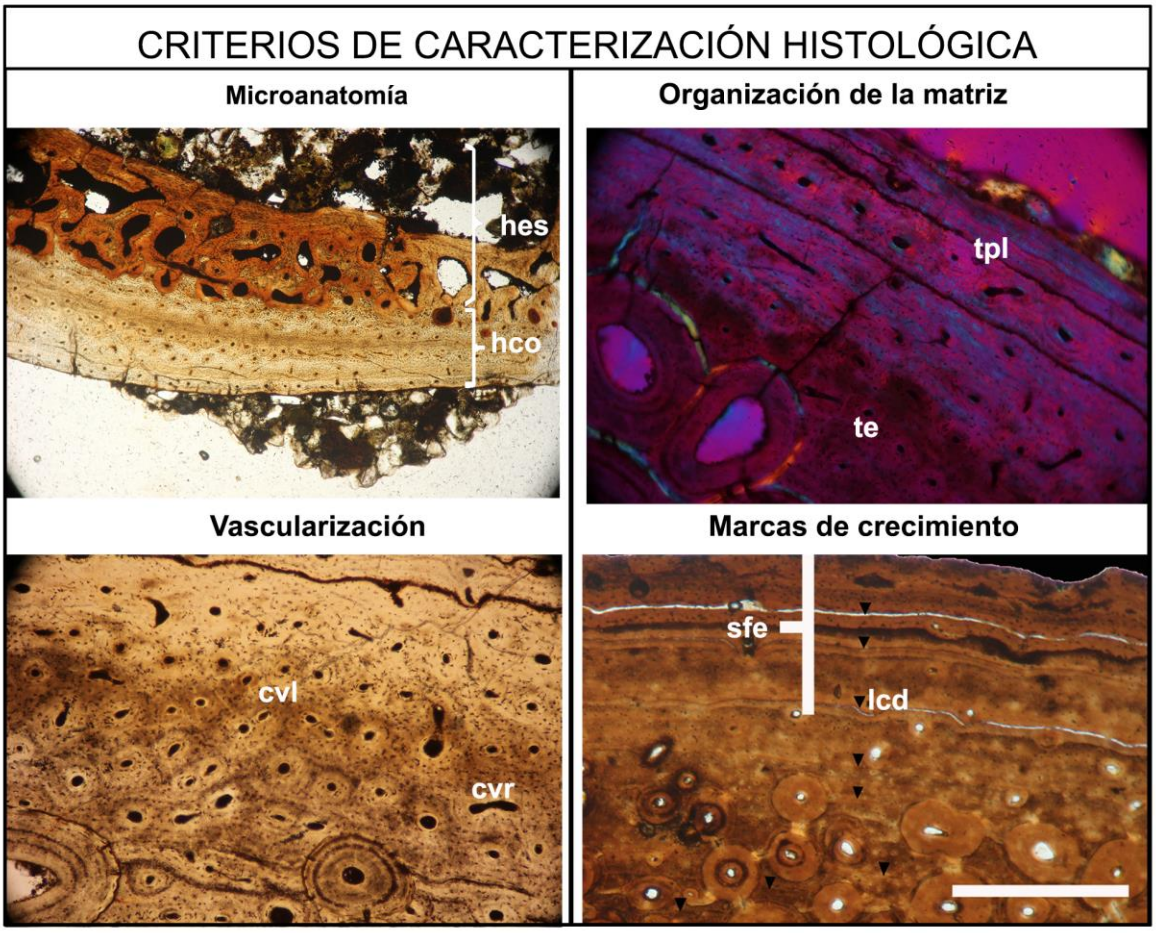

Figura 4.3. Criterios en la caracterización del nivel histológico: Microanatomía, corte transversal de fémur de plesiosaurio innominado MPM-PV 10004, mostrando la región con hueso compacto (**hco**) y esponjoso (**hes**). **Organización de la matriz,** corte trasversal de costilla dorsal de *Skorpiovenator bustingorryi* mostrando la presencia de diferentes tipos de matrices de fibras primarias (**te**, tejido entretejido; **tpl**, tejido pseudolamelar). **Vascularización,** costilla dorsal de *Skorpiovenator bustingorryi* mostrando los diferentes tipos de canales vasculares (**cvl**, canal vascular logitudinal; **cvr**, canal vascular radial). **Marcas de crecimiento,** sistema fundamental externo (**sfe**) y líneas de crecimiento detenido, marcadas por triángulos (**lcd**) en la costilla dorsal del abelisáurido MPCN-PV 796.

Clasificación tipológica de tejidos óseos

La siguiente clasificación está basada en los términos definidos previamente, las cuales pueden ser integradas en los siguientes tipos de hueso:

- *Hueso fibrolamelar*: se trata de un tejido primario de matriz entretejida, altamente vascularizado y de origen periosteal. Los canales vasculares están revestidos de tejido pseudolamelar o lamelar, formando las osteonas primarias. Es un tipo de tejido ampliamente presente en vertebrados actuales (aves, mamíferos, algunos cocodrilos) así como en numerosos fósiles, incluyendo arcosaurios ornitodiros.
- *Hueso zonal y azonal:* el hueso zonal se refiere a aquel tejido que muestra un patrón estratificado de la corteza formado por zonas delimitadas por *annulus* o líneas de crecimiento detenido, denotando un crecimiento cíclico; el hueso zonal es típico de reptiles, anfibios y numerosos mamíferos. En cambio, el hueso azonal es aquel que no muestra interrupciones durante el crecimiento, lo cual indica que es continuo a lo largo de la ontogenia. Hueso azonal se puede encontrar en numerosos ejemplos de aves y mamíferos.
- *Hueso haversiano*: tal hueso consiste en tejido secundario compuesto exclusivamente de osteonas secundarias (o de Havers) de generaciones sucesivas y sin restos de tejido primario intersticial. Además, las osteonas secundarias pueden comunicarse entre sí mediante canales de Volkman. La formación de hueso haversiano puede deberse a muerte celular, reparación de fracturas, presencia de músculos, y en respuesta a fuerzas mecánicas. Una clasificación particular que se usará en la presente tesis es aquella que diferencia tipos de osteonas secundarias siguiendo la propuesta de Curry Rogers y Kulik (2018): 1) osteonas secundarias *simples* (de un solo canal vascular y diámetro relativamente pequeño), y 2) osteonas secundarias *irregulares* (las cuales son notablemente mayores en diámetro alcanzando hasta cuatro veces el diámetro de las simples, engloban varios canales vasculares enmarcados bajo una sola línea de cemento).

RESULTADOS

El análisis paleohistológico realizado en la presente tesis se basó en 16 muestras óseas provenientes de elementos craneanos, vertebrales y apendiculares de *Skorpiovenator* MMCh-Pv 48 (Fig. 4.4). Este caso constituye la primera contribución realizada en un ceratosaurio abelisauroideo, analizando en detalle la histovariabilidad

interelemental. En la literatura existente sobre estos terópodos se han analizado separadamente para diversos taxones, la ornamentación de huesos craneanos (*Majungasaurus*, Hieronymus, 2009), y huesos apendiculares (*Aucasaurus*, Cerda, 2015; MMCh-PV 69, Canale et al., 2016; *Quilmesaurus*, Baiano y Cerda, 2017)

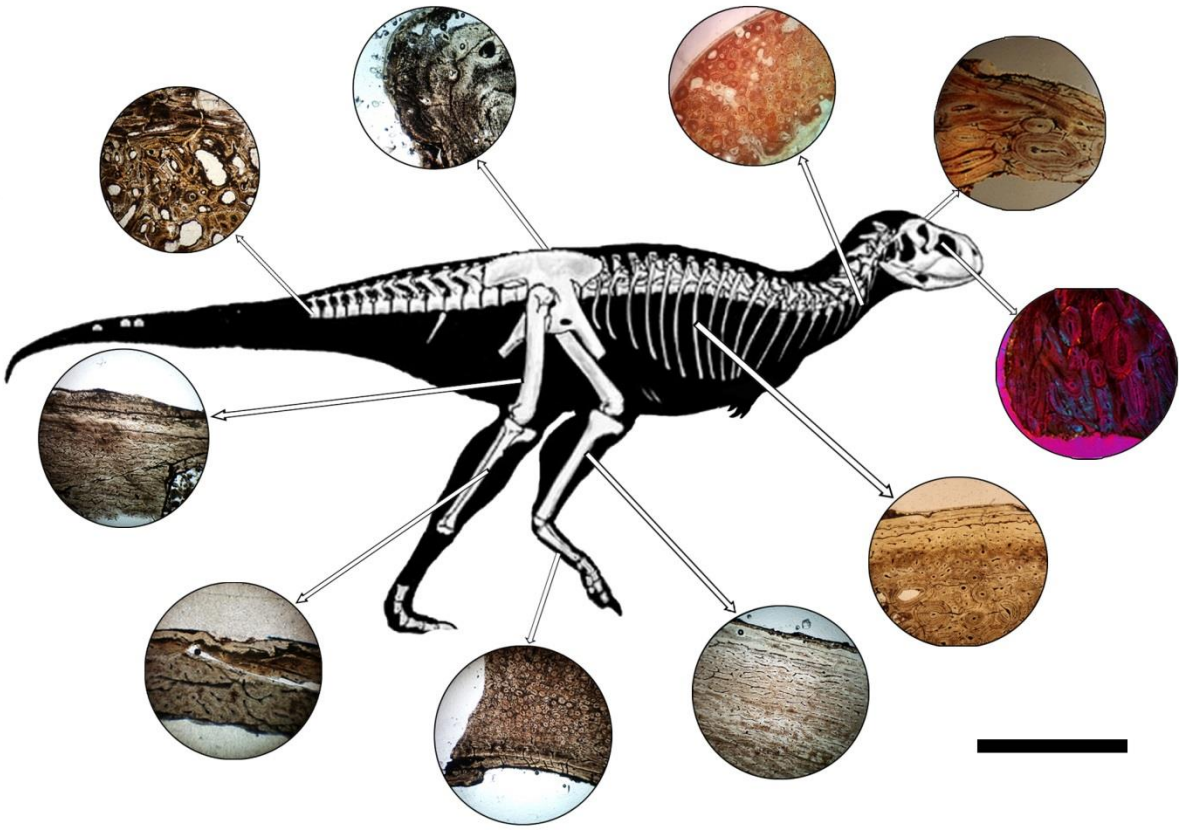

Figura 4.4. Elementos seccionados de *Skorpiovenator bustingorryi* (MMCh-PV 48). Escala 1 m.

La información sobre los elementos seccionados se encuentra resumida en el Apéndice. Las secciones delgadas de los huesos seleccionados corresponden a aquellos elementos óseos mejor preservados, focalizando en aquellas zonas de los huesos donde la remodelación ósea no se encuentra extensivamente desarrollada como la diáfisi de huesos largos (e.g., fémur, fíbula, metatarsiano). Sin embargo, también fueron incorporadas a la descripción secciones delgadas provenientes de la ornamentación del cráneo, cuerpos vertebrales, costillas cervicales y dorsales y espinas sacras. En el caso de los cortes histológicos de los huesos craneanos ornamentados, al no existir cavidades internas que delimiten un "espacio medular", las muestras fueron caracterizadas utilizando el criterio de tejido compacto interno y externo.

FRONTAL

Aspecto externo. La zona de donde se extrajo el fragmento representa la superficie externa del frontal (Fig. 4.5), la cual está fuertemente ornamentada con rugosidades, formadas por crestas anchas y bajas separadas por valles o surcos.

Histología. Fueron analizadas dos secciones delgadas (corte sagital, MMCh-PV 48/Ph 1; corte horizontal, MMCh-PV 48/Ph 2). Aunque externamente los elementos óseos poseen un grado variable de fracturas, la microestructura ósea es visible. Al ser un fragmento de la superficie externa del hueso, el corte sagital en particular, no refleja el carácter engrosado de la totalidad del frontal. En el área más externa del hueso compacto, existen algunas fracturas y sectores alterados diagenéticamente. Aquí, se observan ciertos oscurecimientos de color rojizo, probablemente debido a óxidos ferrosos, que dificultan la observación bajo luz polarizada de las características microanatómicas; pese a tales dificultades fue posible caracterizar la mayor parte de la sección delgada.

La sección MMCh-PV 48/Ph 1, desde el punto de vista microanatómico está compuesta por completo de hueso compacto, dominado por el tejido secundario que se encuentra muy desarrollado en casi toda la sección; por lo cual, no se aprecian espacios trabeculares internos (Fig. 4.5). El hueso compacto está formado por tejido primario y secundario, con mayor desarrollo de este último debido a la presencia de abundantes osteonas de Havers. Este tejido está muy desarrollado internamente, y en algunos sectores alcanza la superficie subperiosteal. El tejido primario se dispone en la región externa del tejido compacto, aunque hay algunos sectores intersticiales donde también se puede observar. En estos sectores intersticiales el tejido está poco vascularizado. En términos generales, la mayor parte del tejido primario se compone de matriz pseudolamelar que se ubica en la región externa aunque hay algunas áreas internas que contienen este tipo de matriz, la cual posee una alta birrefringencia bajo luz polarizada (Fig. 4.5). Por otra parte, la matriz entretejida está ubicada en algunos sectores del hueso compacto interno y se corresponde con un entramado fino de fibras colágenas levemente monorrefringentes; además, las fibras tienen abundantes lagunas de osteocitos, las cuales poseen formas irregulares y su disposición es al azar. También es posible observar *canaliculi* conectando lagunas de osteocitos entre sí.

En el margen lateral del corte, cercano a la superficie externa, existe un sector con fibras sub-perpendiculares entre sí, casi entrecruzadas, pero sin llegar a formar una matriz entretejida propiamente dicha. Este tejido, además, está asociado a abundantes fibras de Sharpey agrupadas, paralelas entre sí (Fig. 4.5 B), cuya orientación general es oblicua respecto a la superficie externa. Hay muy pocos canales vasculares asociados a este tejido en particular, aunque si los hay tienen orientación mayormente longitudinal (i.e., transversales a esta sección delgada en particular, ya que no es posible tomar un eje mayor como en huesos largos). En las regiones intersticiales, el tejido pseudolamelar observado está profusamente desarrollado respecto al tejido entrecruzado descripto previamente; la distribución del tejido pseudolamelar se da tanto en la superficie externa como interna, aunque el mismo está obliterado por el abundante tejido haversiano. Las fibras del tejido pseudolamelar se disponen en orientaciones mayormente paralelas entre sí, con una marcada birrefringencia; las lagunas de osteocitos son predominantemente fusiformes, en las cuales también se observan *canaliculi*. La vascularización de este sector está restringida a algunos canales longitudinales (de sección ovalada) y canales concéntricos (i.e., se observan con sección alargada), los cuales están restringidos desde el áreasubyacente a la superficie externa hasta ciertos sectores de la superficie interna. En la región media de la muestra (cercana a la corteza externa), existe un sector con matriz pseudolamelar birrefringente con muy pocas lagunas de osteocitos (Fig. 4.5 C).

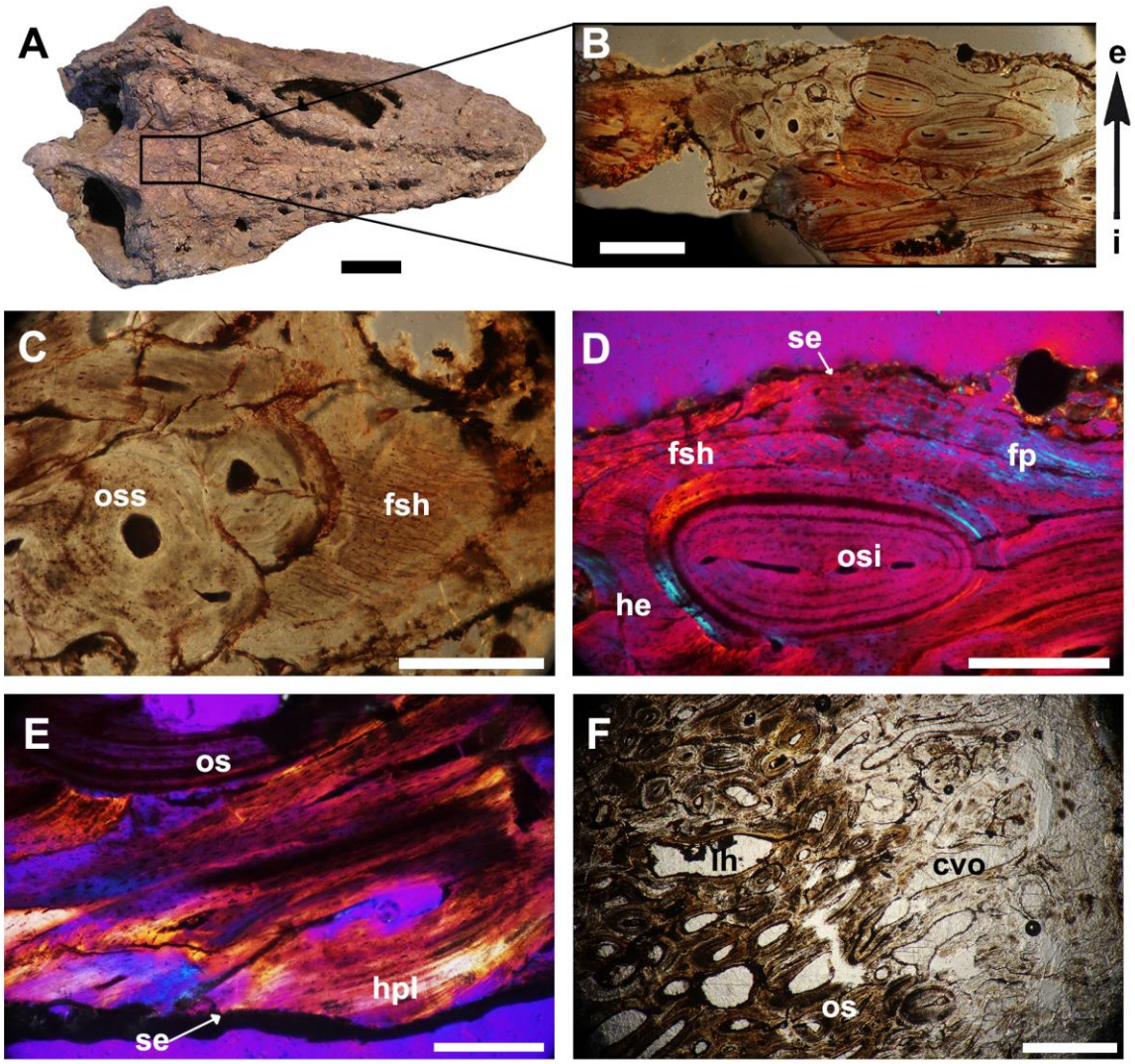

Figura 4.5. Histología del frontal de *Skorpiovenator bustingorryi* (MMCh-PV 48/Ph 1). (A) Cráneo en vista dorsal mostrando el sector de procedencia de la muestra. (B) Recuadro mostrando la sección completa. (C) Área con abundantes fibras de Sharpey. (D) Región externa de la corteza bajo luz polarizada (filtro lambda). (E) Región externa con tejido pseudolamelar, bajo luz polarizada. (F) Corte horizontal (MMCh-PV 48/Ph2) mostrando el abundante tejido haversiano y espacios de erosión. **Abreviaturas**: **cvo**, canal de Volkmann; **e,** externo; **fp**, fibras perpendiculares; **fsh**, fibras de Sharpey; **he**, hueso entretejido; **hpl**, hueso pseudolamelar; **i**, interno; **lh**, laguna de Howship; **os**, osteona secundaria; **osi**, osteona secundaria irregular; **oss**, osteona secundaria simple; **se**, superficie externa. Escala 10 cm (A), 10 mm (B), 200 µm (E), y 500 µm (C-D, F).

En cuanto a las generalidades del tejido secundario, está caracterizado por numerosas osteonas de Havers ampliamente distribuidas, pero no alcanza a conformar un tejido haversiano denso. Estas osteonas están mayormente dispersas en toda el área de la muestra, pero no alcanzan la superficie externa. Hay numerosos canales vasculares secundarios orientados perpendicular y paralelamente respecto a la superficie del hueso. Aunque algunas osteonas secundarias son simples (con tamaños regulares de 250 µm), hay numerosas osteonas irregulares de gran tamaño (500 µm hasta 800 µm; incluso las mayores registradas pueden tener hasta 1250 µm). Estas últimas tienen dos o más (hasta seis) canales vasculares recubiertos por capas sucesivas de tejido lamelar y agrupados bajo una sola línea cementante que las engloba. Tales osteonas secundarias con múltiples canales vasculares son notablemente mayores en tamaño (hasta 4 veces mayores en diámetro) que las osteonas típicas con un único canal vascular. Sin embargo, los canales vasculares de las primeras son pequeños, en comparación con el único canal vascular de las osteonas secundarias simples. Algunas de estas osteonas secundarias se conectan mediante canales de Volkman. Además, la remodelación secundaria general esta evidenciada por la presencia de varias lagunas de Howship; habiendo algunas muy amplias, lo que denota que al momento del deceso del animal la remodelación en este sector del cráneo era muy activa. En cuanto a marcas de crecimiento, la sección analizada muestra al menos dos líneas de crecimiento detenido; ambas muy cercanas a la corteza más externa.

La muestra MMCh-PV 48/Ph 2 corresponde a un corte horizontal y se observaron las mismas características microanatómicas e histológicas de la sección sagital analizada previamente: en general, tejido primario pseudolamelar en la periferia y abundantes osteonas secundarias multigeneracionales. Aunque se destaca la presencia de numerosas y amplias lagunas de Howship en el tejido haversiano denso (Fig. 4.5 D).

LACRIMAL

Aspecto externo. La zona de donde proviene la sección delgada corresponde al borde anterior de la rama horizontal del lacrimal (Fig. 4.6 A), que se corresponde con la lámina lateral (según Sampson y Witmer, 2007). Esta lámina es propia del sobrecrecimiento dérmico que caracteriza a varios elementos del cráneo de los abelisáuridos, en este caso el lacrimal. La ornamentación se compone de pequeños tubérculos delimitados por surcos. Dicha ornamentación es menos marcada que la presente en el frontal.

Histología. La sección delgada, en términos generales, tiene forma subtriangular, donde los lados que forman la cúspide de este "triángulo" conforman la superficie externa del elemento, y el lado que formaría la base corresponde a la superficie interna del hueso compacto (Fig. 4.6 B). En varias áreas de la sección, la superficie externa se encuentra oscurecida debido a la alteración diagenética y además existen algunas fracturas internas, rasgos que dificultan en gran medida la interpretación de ciertas áreas.

Microanatómicamente, el tejido del lacrimal (MMCh-PV 48/Ph 3-4) está compuesto enteramente por hueso compacto, siendo en mayor parte de origen secundario (Fig. 4.6 B). No hay indicios de espacios internos ni trabéculas. El tejido primario se encuentra mayormente circunscripto a la superficie externa del elemento aunque existen remanentes en algunas regiones intersticiales. La remodelación secundaria está evidenciada por la notable abundancia de osteonas de Havers (Fig. 4.6 F).

A grandes rasgos, la matriz se caracteriza por ser lamelar tanto en la región interna como externa. El tejido lamelar reviste las áreas compactas más internas, la cual posee una marcada birrefringencia bajo luz polarizada normal y con filtro lambda (Fig. 4.6 E). Este tejido lamelar se compone de capas sucesivas de abundantes lagunas de osteocitos orientadas en la misma dirección; tales lagunas son fusiformes o aplanadas y cuentan con muchos *canaliculi* que conectan entre ellas. En cuanto a la vascularización del hueso compacto interno, este es muy pobre y se compone de algunos canales vasculares orientados perpendicularmente (i.e., respecto a la dirección de este corte en particular).

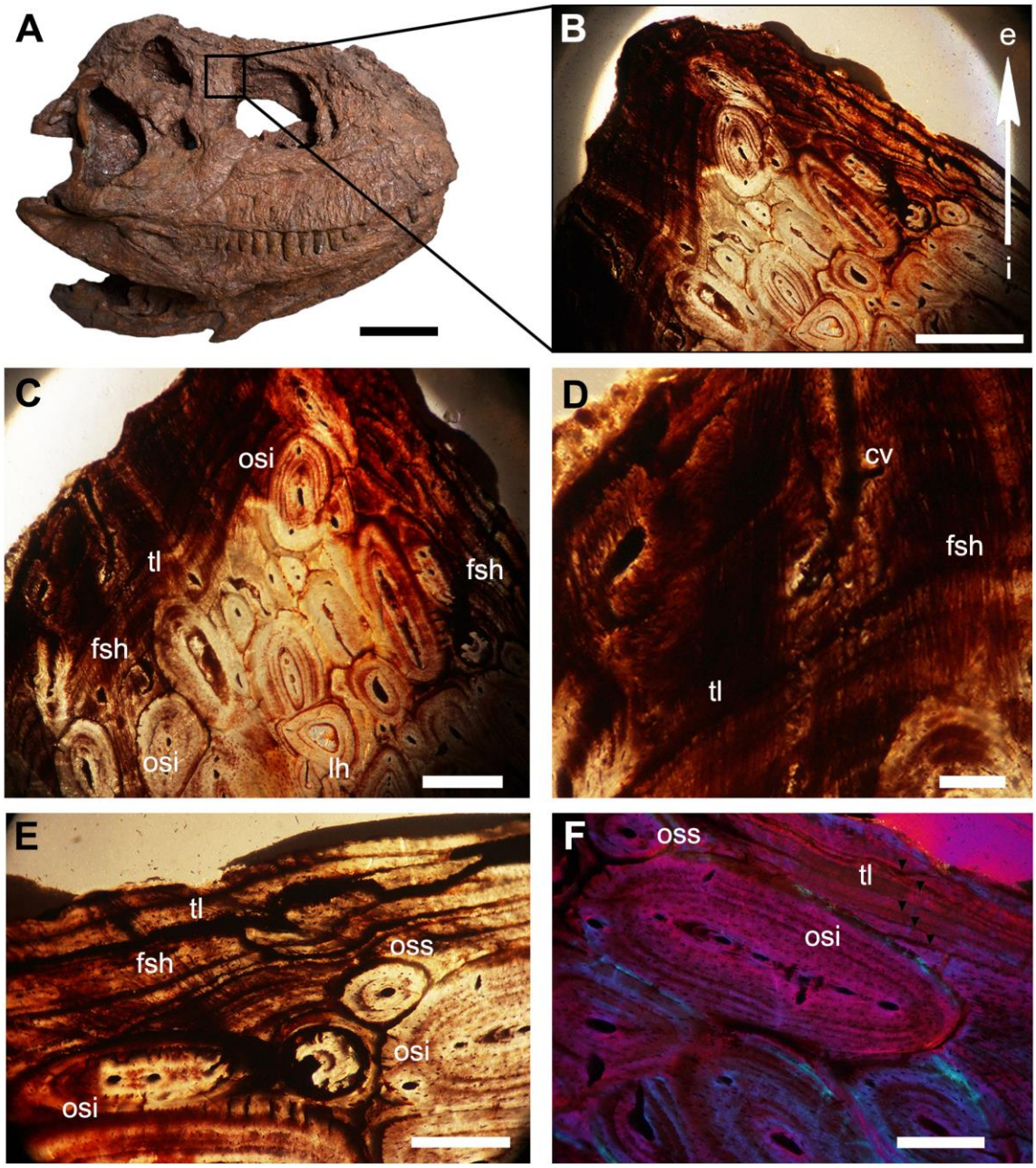

Figura 4.6. Histología del lacrimal (MMCh-PV 48/Ph 3). (A) Cráneo de *Skorpiovenator bustingorryi* en vista lateral mostrando el lugar de la sección, y (B) vista general de la sección delgada. (C) Sección mostrando la abundancia de fibras de Sharpey, y (D) misma vista a mayores magnificaciones. (E) Detalle mostrando la región de fibras de Sharpey y osteonas secundarias irregulares. (F) Detalle del subperiósteo mostrando la organización de la matriz y las marcas de crecimiento en este sector, bajo luz polarizada. Líneas de crecimiento detenido marcadas con triángulos negros. **Abreviaturas**: **cv**, canal de Volkman; **fsh**, fibras de Sharpey; **lh**, laguna de Howship; **osi**, osteona secundaria irregular; **oss**, osteona secundaria simple; **tl**, tejido lamelar. Escala 10 cm (A), 1 mm (B), 500 µm (C), 300 µm (E-F) y 250 µm (D).

En cuanto a la región externa de la muestra, también se caracteriza por una matriz lamelar, con poca abundancia de osteocitos fusiformes a globulares que tienden a estar casi ausentes hacia el sector más exterior; además, hay muy poco desarrollo de la vascularización. Los canales vasculares son mayormente longitudinales, aunque se observaron dos canales oblicuos que desembocan en la superficie externa. Particularmente en esta área del tejido lamelar, se observa un fuerte empaquetamiento de fibras de Sharpey gruesas a lo largo de toda la superficie externa. Estas fibras se encuentran muy contiguas, con poca separación entre ellas, tienen una gran longitud, y alcanzan una gran profundidad al llegar a la región interna. La orientación general es en dirección perpendicular a la superficie, aunque existen algunos paquetes de fibras de orientación oblicua (45º respecto de la superficie) y con menor longitud. Es interesante destacar, un grupo de pequeñas estructuras sub-esféricas cercanas a la superficie externa (Fig. 4.6 C) que podrían corresponderse con los remanentes de lagunas de osteocitos.

El tejido secundario está formado por numerosas osteonas secundarias que indican que al momento del deceso del animal, la remodelación era activa. Esto se evidencia por los amplios canales vasculares, aunque existen otras osteonas bien desarrolladas, algunas de las cuales poseen numerosas capas de tejido lamelar. Algunas de estas osteonas secundarias son multigeneracionales pero sin llegar a formar un tejido haversiano denso. Tal como ocurre con la sección histológica del hueso frontal, aquí también se observan osteonas secundarias simples e irregulares. Las primeras son relativamente pequeñas (~250 µm) y contienen un canal vascular, mientras que las segundas son mucho mayores (600-800 µm) y contienen múltiples canales vasculares (hasta seis canales) con orientaciones mayormente longitudinales (Fig. 4.6 C, D), y algunos paralelos a la superficie del hueso. Por otro lado, se observan algunos canales de Volkman, y pocas, pero amplias lagunas de Howship.

Respecto a las marcas de crecimiento, el corte histológico muestra algunas líneas de crecimiento detenido, donde se registra un máximo de cinco aunque probablemente hayan sido más, que luego fueron obliteradas por la intensa remodelación secundaria (Fig. 4.6 D). Las líneas de crecimiento detenido se encuentran sobre la superficie más externa, y aunque el tejido lamelar es casi avascular, no llega a formar un *annulus*. Las franjas rojizas que se observan dan la impresión de ser algún

tipo de zonación, aunque esto último en realidad podría deberse a alteración diagenética.

COSTILLA CERVICAL

Aspecto externo. Los sectores analizados corresponden al proceso posterior de la costilla atlántica y postatlantal que consiste en un estilete fino que se extiende posteriormente (Fig. 4.7 A). Además, en su porción media es ovalado en sección transversal y en su extremo distal es de sección subrectangular reflejando que el extremo distal de la costilla es aplanado transversalmente. En tanto la superficie es lisa y no se distinguen estriaciones.

Histología. Fueron analizadas varias muestras, tanto en cortes transversales (MMCh-PV 48/Ph 5, Ph 8-9) como longitudinales (MMCh-PV 48/Ph 6-7). En la muestra MMCh-PV 48/Ph 5, tomada del sector central de la diáfisis de la costilla, el tejido óseo ha sufrido alteración diagenética, por lo cual, en algunas zonas se observa un oscurecimiento del mismo lo cual dificulta en estos sectores la caracterización de las propiedades ópticas bajo luz polarizada.

Microanatómicamente, el tejido óseo se compone exclusivamente de hueso compacto. Además, no se observa ningún tipo de cavidad medular, por lo que se referirá a corteza interna y externa al detallar las características histológicas.

Histológicamente, la muestra se encuentra intensamente, por lo que el tejido primario se encuentra relegado a la región externa de la corteza y no hay remanentes del mismo entre los intersticios de las osteonas secundarias (Fig. 4.7 A). La organización de las fibras intrínsecas del tejido primario indica que se trata de una matriz pseudolamelar, que bajo luz polarizada normal se caracteriza por ser birrefringente. Por lo tanto, las fibras colágenas se disponen concéntricamente respecto del eje principal del estilete cervical (Fig. 4.7 B, C). Debido a la alteración diagenética y la elevada remodelación secundaria, el carácter predominantemente concéntrico de las fibras se observa mejor en la corteza externa; mientras que las zonas ubicadas en la corteza externa “profunda” se encuentran muy oscurecidas, y se logran observar algunos “parches” birrefringentes (Fig. 4.8 C). Esto desmostraría que el tejido primario preservado posee esta propiedad. El grado de vascularización es prácticamente nulo, no se observan canales vasculares simples o primarios, por lo cual el tejido primario es completamente avascular. Las lagunas de células óseas de la matriz pseudolamelar

varían entre ovaladas a redondeadas, y su patrón de organización no es completamente al azar, sino que posee cierto grado de organización sin llegar a formar filas discretas. En la región superficial de la corteza externa, la densidad de las lagunas de células óseas disminuye notablemente. En algunos sectores de la muestra aparecen empaquetamientos pequeños de fibras de Sharpey.

Respecto al tejido secundario, las muestras de las costillas cervicales poseen en general una avanzada remodelación secundaria que afecta a gran parte de la costilla (Fig. 4.7). Las osteonas secundarias están considerablemente desarrolladas, con múltiples generaciones solapándose y en diferentes estadios de desarrollo. Las osteonas predominan ampliamente en la muestra, inclusive en algunos sectores extendiéndose hasta la capa periférica. Como están formadas por múltiples generaciones, constituye un tejido haversiano denso. Aunque la mayoría de las osteonas secundarias son simples, existen algunas pocas osteonas irregulares (con hasta tres canales vasculares). La dirección predominante de los canales es longitudinal. Ocasionalmente, algunos canales de Volkman conectan entre sí algunas osteonas secundarias, y además es notable la presencia de espacios de erosión lo cual sugiere que al momento de la muerte del animal la remodelación era activa.

La alteración diagenética también dificulta el discernimiento de marcas de crecimiento, aunque es posible observar al menos siete líneas de crecimiento detenido en el tejido primario (Fig. 4.7 B-D). La línea más externa se encuentra cercana a la superficie periférica, y la otra en la región profunda de la corteza. Hay numerosas franjas más oscuras, producto seguramente de la alteración diagenética que no deben confundirse con verdaderas líneas de crecimiento. En estas “franjas oscuras” observadas a grandes magnificaciones (Fig. 8 D) puede verse claramente que no representan *annuli* o zonas, e incluso pueden observarse lagunas de células óseas distribuidas entre las mismas.

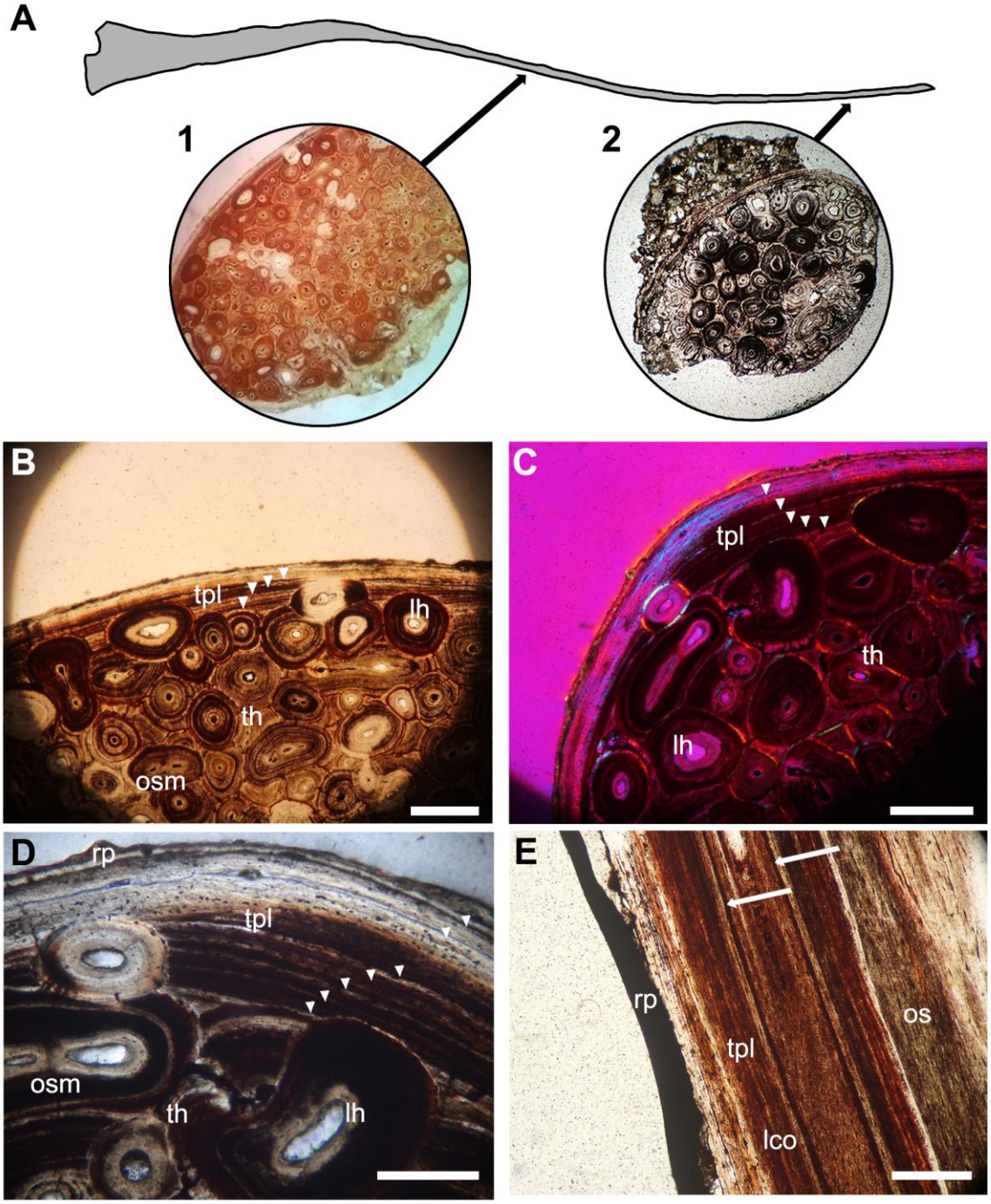

Figura 4.7. Histología de costilla cervical de *Skorpiovenator bustingorryi.* (A) Costilla cervical generalizada mostrando los sitios exactos de procedencia de las muestras (**1**, sector medial, **2**, sector distal)**.** (B) Detalle de la región periférica del tejido compacto mostrando la matriz primaria y el tejido haversiano denso. (C) Detalle del tejido compacto bajo luz polarizada (filtro lambda). (D) Corteza externa mostrando el tejido haversiano invadiendo la zona externa. (E) Corte longitudinal (MMCh-PV 48/Ph 8) bajo luz polarizada normal mostrando las lagunas de células óseas orientadas longitudinalmente; flechas denotan líneas de cemento. **Abreviaturas**: **lco**, lagunas de celulas óseas, **lh**, laguna de Howship; **os**, osteona secundaria; **osm**, osteona

secundaria multivascular; **rp,** región periférica; **th**, tejido Haversiano; **tpl**, tejido pseudolamelar. Escala 500 µm (B-C), 250 µm (D) y 200 µm (E).

Las secciones transversales de la región distal de la costilla (MMCh-PV 48/Ph 6; MMCh-PV 48/Ph 8-8´), también están caracterizadas por ser enteramente de tejido compacto, pero se observa una clara disminución de la remodelación secundaria, donde el tejido primario compuesto de matriz pseudolamelar posee una mayor proporción, cuando es comparado con las secciones transversales de la región media del estilete cervical.

En los cortes longitudinales (MMCh-PV 48/Ph 6-7), efectuados a la mitad del estilete, también se observa la vasta predominancia de las osteonas de Havers en relación al tejido primario relegado a la corteza más externa (Fig. 4.7 E). En esta vista, las osteonas de Havers se disponen longitudinalmente, donde se puede observar la propiedad birrefringente distintiva de las lamelas que rodean a los canales. Además, en varias osteonas secundarias se observa en detalle algunos espacios de erosión. En la corteza externa, es posible observar una capa totalmente oscura y monorrefringente; esta región correspondería a la matriz pseudolamelar del tejido primario. Como consecuencia de que esta sección delgada fue realizada perpendicularmente a la dirección predominante de las fibras (i.e., que se disponen concéntricamente al eje principal de la costilla como se observó en corte transversal), la propiedad resultante en el corte longitudinal es su carácter monorrefringente.

En el corte transversal de la costilla postatlantal (MMCH-PV 48/Ph 9) se vieron características similares a las descriptas en los cortes transversales previos: tejido primario circunscripto a la periferia de la corteza y formado por matriz pseudolamelar, tejido haversiano denso predominando (aunque con más sectores intersticiales donde se ve matriz pseudolamelar), amplios espacios de erosión, pocas osteonas secundarias irregulares, y presencia de algunas líneas de crecimiento detenido (cinco) en cercanías de la periferia.

COSTILLA DORSAL

Aspecto externo. La sección descripta corresponde a la sección media de la diáfisis de la costilla izquierda correspondiente a la vértebra dorsal 12 (Fig. 4.8 A). Externamente, el elemento posee textura lisa y en sección transversal la diáfisis posee forma de "T" (Fig. 4.8 B), representada por la superficie lateral convexa y la superficie medial cóncava.

Histología. La muestra analizada corresponde a un corte transversal (MMCh-PV 48/Ph 10). El tejido óseo es, en mayor medida, compacto y muy grueso; la región central está ocupada por una región medular relativamente reducida compuesta por hueso esponjoso que se desarrolla en sentido mayormente anteroposterior (Fig. 4.8 A). El tejido trabecular interno ha sufrido cierta alteración diagenética, evidenciada por la destrucción parcial de las trabéculas. Además, la misma alteración afectó diferentes sectores de la corteza incluyendo la región externa de la misma donde se observan bandas oscuras. Además, existen fracturas que recorren el tejido cortical.

El tejido primario de origen periosteal se encuentra muy desarrollado a lo largo de la corteza interna y externa, particularmente en el sector anterior (Fig. 4.8 D). Sin embargo, amplias áreas de la corteza interna están compuestas de tejido haversiano denso, el cual, en algunos sectores alcanza la superficie subperiosteal de la corteza.

La matriz del hueso primario se compone en mayor parte de tejido entretejido. Esta matriz entretejida se encuentra desarrollada en gran parte de la corteza interna y posee fibras colágenas altamente desorganizadas; lo que es reflejado por su carácter monorrefringente (Fig. 4.8 C, D). Las lagunas de osteocitos de la matriz entretejida son mayoritariamente globulares, aunque algunas posean contornos irregulares, y en muchos casos se observan numerosos *canaliculi* conectando las lagunas. Además, la matriz entretejida se encuentra altamente vascularizada con abundantes osteonas primarias Los canales vasculares son en su gran mayoría longitudinales, aunque existen algunos canales radiales de poca longitud; los canales vasculares no exhiben ningún patrón particular en la corteza interna. Los canales longitudinales tienden a ordenarse en capas aproximadamente circunferenciales e intercaladas hacia la periferia. Por lo tanto, gran parte del tejido primario constituye un hueso fibrolamelar (matriz entretejida con abundante vascularización). Las lagunas que circundan las osteonas primarias

suelen ser fusiformes. La densidad de las osteonas primarias es alta a lo ancho de la corteza, aunque hay una tendencia a reducirse hacia la periferia cortical (Fig. 4.8 E).

Finalmente, hacia las capas más externas de la corteza incluyendo el subperiósteo, el tejido óseo exhibe una matriz de fibras más organizadas, birrefringentes, de tipo pseudolamelar (Fig. 4.8 D, E). La densidad de lagunas de osteocitos es muy baja en este tejido, con formas fusiformes a irregulares. La matriz pseudolamelar, aunque está ligeramente vascularizada por algunos canales longitudinales, hacia la periferia se vuelve completamente avascular.

En cuanto al hueso secundario, este se encuentra presente tanto en forma de osteonas de Havers como así también revistiendo a las trabéculas como tejido endosteal (Fig. 4.8 F). Las osteonas secundarias están ampliamente desarrolladas en torno a la cavidad medular, aunque ocupan algunos sectores de la corteza. Hay osteonas multigeneracionales que forman un tejido haversiano denso en ciertos sectores. La mayor parte de las osteonas secundarias son simples, aunque existen algunas osteonas irregulares que pueden contener hasta tres canales vasculares; estos son mayormente longitudinales y con algunos canales de Volkman conectando entre sí. También se observaron algunas osteonas secundarias en formación, evidenciado por los grandes espacios de erosión, por lo que al momento del deceso del animal el hueso se encontraba en remodelación activa. En el caso del tejido trabecular, este se compone de amplias trabéculas revestidas por lamelas de origen endosteal (Fig. 4.8 G). Algunas trabéculas están compactadas y rellenas por sedimento, como consecuencia de la acción diagenética.

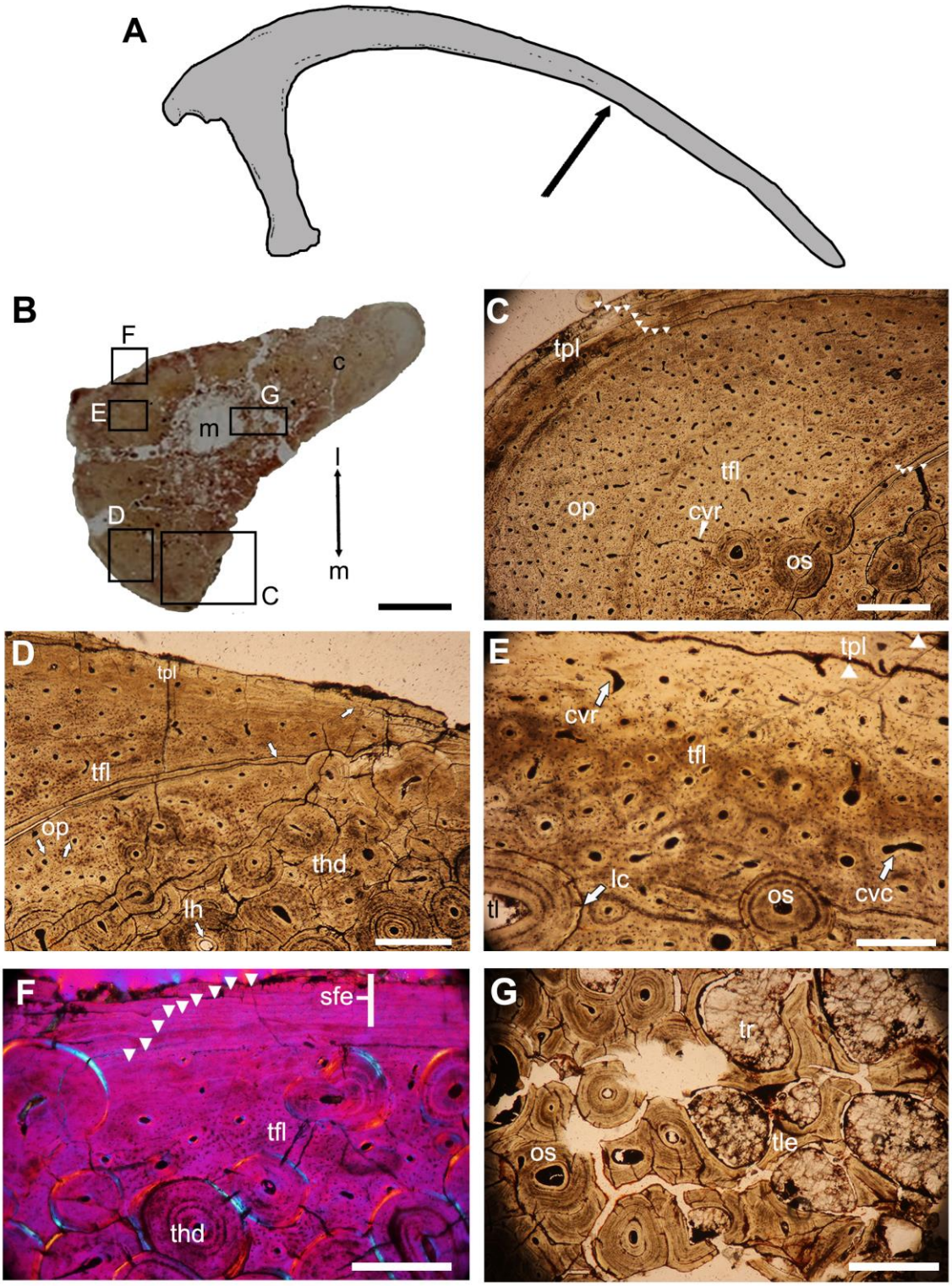

Figura 4.8. Histología de costilla dorsal de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) Esquema de la costilla dorsal en vista anterior y flecha mostrando sitio del corte. (B) Vista general de la sección MMCh-PV 48/Ph 10; los recuadros muestran la ubicación de B-F. (C) Región media de la corteza mostrando el abundante tejido fibrolamelar. (D) Sector posterior de la corteza con tejido primario y secundario, y líneas de crecimiento detenido afectadas por la modelación del

hueso (flechas blancas de la derecha). (E) Detalle de la corteza mostrando los canales vasculares primarios. (F) Región lateral, detalle de la corteza externa mostrando el incipiente sistema fundamental externo (**sfe**); (G) Detalle de la región medular con trabéculas. Líneas de crecimiento detenido están indicadas en todas las figuras con triángulos blancos. **Abreviaturas: c**, corteza; **cvc**, canal vascular circunferencial; **cvr**, canal vascular radial; **lc**, línea de cemento; **lh**, laguna de Howship; **m**, médula; **op**, osteona primaria; **os**, osteona secundaria, **tfl**, tejido fibrolamelar, **thd**, tejido haversiano denso; **tle**, tejido lamelar endosteal; **tpl**, tejido pseudolamelar; **tr**, trabécula. Escala 1 cm (A), 500 µm (B-C), 250 µm (D, F) y 200 µm (E).

En cuanto a marcas de crecimiento, la corteza muestra una gran cantidad de líneas de crecimiento detenido (catorce en total) mayormente simples, aunque existen algunas dobles (Fig. 4.8 C, D). Tales líneas suelen demarcar planos de debilidad, por lo que muchas de las fracturas observadas en la muestra expresan el carácter de debilidad. Además, algunas de estas líneas recorren la corteza interna de la costilla, y otras recorren la corteza media alcanzando la región cortical externa (Fig. 4.8 C, D); esta deriva en la posición de las líneas probablemente responda al crecimiento diferencial del hueso debido al proceso de modelación. La región subperiosteal se caracteriza por un fuerte agrupamiento de líneas de crecimiento detenido (Fig. 4.8 F), el cual marca el comienzo de un Sistema Fundamental Externo.

ESPINA NEURAL DE VÉRTEBRA SACRA

Aspecto externo. Las espinas neurales de las vértebras sacras están fusionadas, formando una placa anteroposteriormente continua, como es usual en todos los abelisáuridos (Bonaparte et al., 1990; O'Connor, 2007). Además, el tope de dicha lámina está recorrido longitudinalmente por una estructura notablemente fibrosa, la cual ha sido interpretada por varios autores como un ligamento osificado en algunos saurópodos y terópodos (Powell, 1987; Martínez et al., 2004; Farke y Sertich, 2013; Cerda et al., 2015). Aquí se analizó una muestra tomada de la porción dorsal de la tercera vértebra sacra de *Skorpiovenator* (Fig. 4.9 A).

Histología. El extremo superior de la espina neural (MMCh-PV 48/Ph 11) está constituida totalmente por hueso compacto con un alto grado de remodelación, que se observa en la región central. Tal región se caracteriza por numerosas osteonas secundarias de varias generaciones, algunas conectadas mediante canales de Volkman (Fig. 4.9)

El tejido primario está compuesto de una matriz avascular que se caracteriza por tener una textura fibrosa muy marcada, donde se observan abundantes lagunas de células óseas transversalmente gruesas (~15-20 µm), con formas que varían entre ovalada o elongada, orientadas longitudinalmente (Fig. 4.9 B, C), y monorrefringentes (Fig. 4.9 E). Estas lagunas gruesas están embebidas en una matriz de fibras colágenas finas, las que en cambio, son birrefringentes y poseen una dirección transversal al eje de la lámina. Así, esta disposición intercalada de ambas estructuras histológicas le da al tejido primario un patrón "estriado" de birrefringencia (Fig. 4.9 E). Este tipo de tejido contrasta notablemente con el tejido óseo compuesto por lagunas de osteocitos.

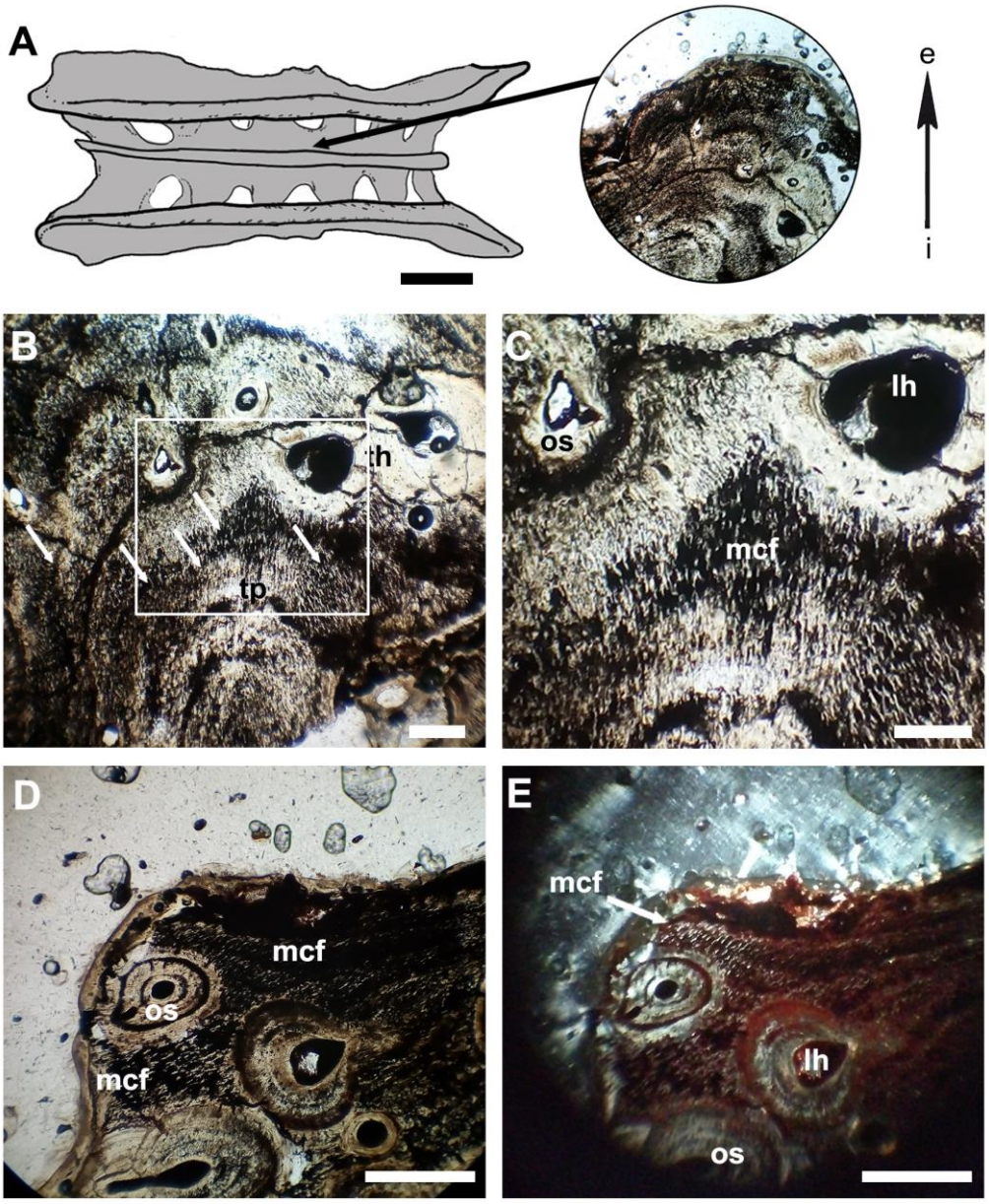

Figura 4.9. Histología ósea de la espina sacra de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) Vista dorsal del sacro (izquierda) y sector de procedencia de la muestra (derecha). (B) Tejido compacto mostrando la abundante cantidad de lagunas de células óseas transversalmente de gran tamaño (flechas blancas). (C) Detalle del tejido primario mostrando la matriz de lagunas óseas gruesas y las fibras colágenas intercaladas. (D) Tejido compacto mostrando el tejido primario y tejido haversiano. (E) Detalle de la vista anterior bajo luz polarizada normal, donde se observa la birrefringencia de las fibras colágenas que le dan aspecto "estriado". **Abreviaturas**: **e**, superficie externa; **i**, superficie interna; **lh**, laguna de Howship; **mcf**, matriz de células óseas y fibras; **os**, osteona secundaria, **th**, tejido haversiano; **tp**, tejido primario. Escala 10 cm (A), 300 µm (B, D-E), y 150 µm (C).

VÉRTEBRA CAUDAL

Aspecto externo. El corte histológico corresponde a un centro vertebral de una vértebra media posterior, particularmente de una carilla articular (Fig. 4.10 A). La superficie externa es lisa, sin ningún rasgo particular.

Histología. La muestra MMCh-PV 48/Ph 12 corresponde a un corte longitudinal del centro vertebral. En términos generales, se caracteriza por estar compuesta casi exclusivamente de tejido esponjoso, quedando relegado el tejido compacto en la periferia de la corteza (Fig. 4.10 A). Aunque reducida y rodeada de tejido trabecular, hay una región medular formada por trabéculas de gran tamaño. En particular, el hueso esponjoso está compuesto de numerosas trabéculas de diversos tamaños y formas irregulares. El espacio medular es amplio pero sin llegar a afectar la periferia de la sección. Algunas de las trabéculas perimedulares se encuentran rotas debido a la diagénesis. En ciertos sectores hay tejido esponjoso compactado.

Histológicamente, el tejido primario se compone de una matriz pseudolamelar ubicada mayormente en la periferia, evidenciada por su carácter birrefringente (Fig. 4.10 E). Las lagunas de osteocitos de la matriz son en general fusiformes u ovaladas. Además, se observan algunas osteonas primarios embebidos en la matriz, en la zona de la corteza externa.

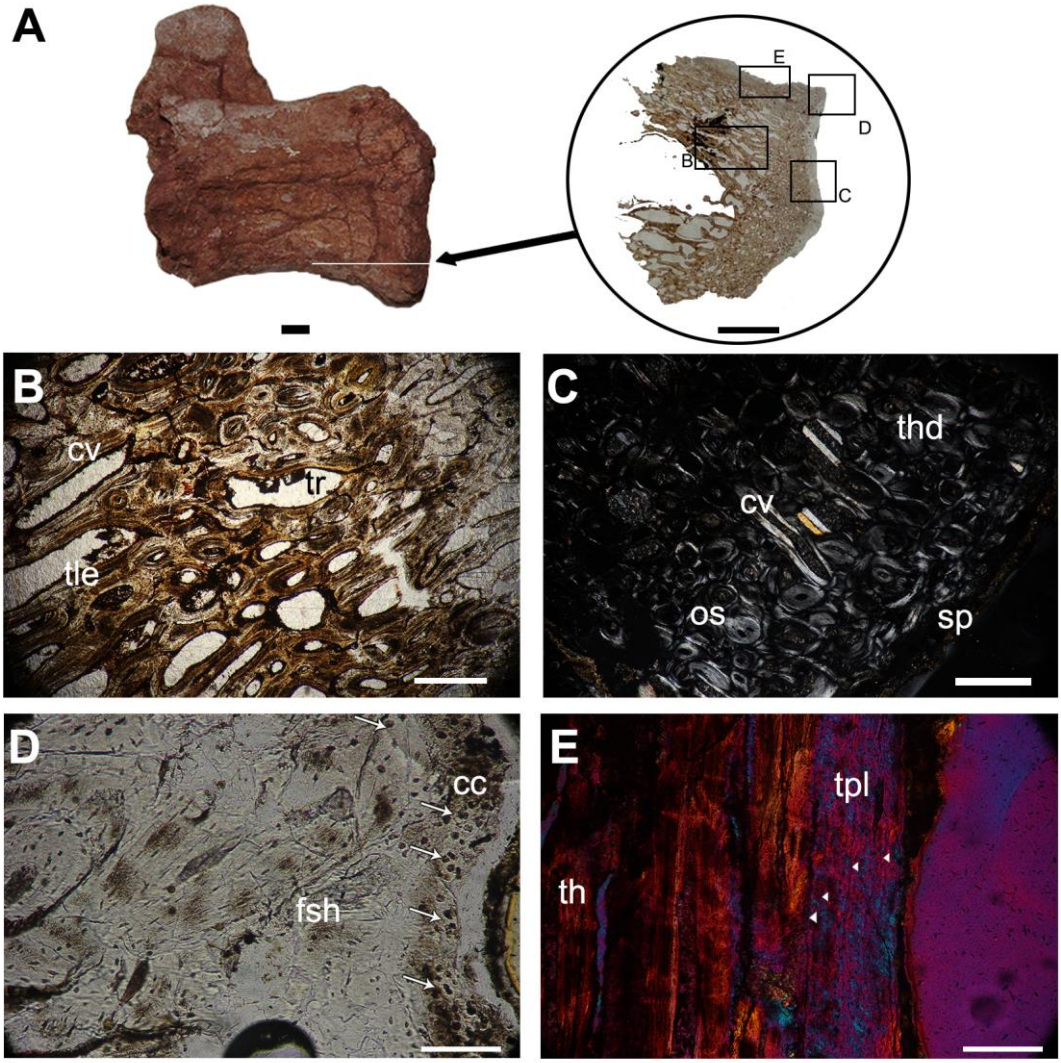

Figura 4.10. Histología de vértebra caudal de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) Vértebra en vista lateral mostrando sitio del corte (izquierda) y vista general de la sección delgada (derecha). (B) Detalle de la región con trabéculas. (C) Detalle de la corteza externa en la región de la cara articular. (D) Región lateral de la carilla articular mostrando cartílago calcificado (flechas blancas). (E) Sector lateral de la vértebra mostrando tejido primario en el subperiósteo. Líneas de crecimiento detenido marcadas con triángulos blancos. **Abreviaturas**: **cc**, cartílago calcificado; **cv**, canal de Volkman; **fsh**, fibras de Sharpey; **os**, osteona secundaria; **sp**, subperiósteo; **thd**, tejido haversiano denso; **tle**, tejido lamelar endosteal; **tpl**, tejido pseudolamelar; **tr,** trabécula. Escala 10 mm (A), 250 µm (B-C) y 100 µm (D-E).

El tejido secundario se encuentra dominando la muestra y se caracteriza por osteonas de Havers en la región trabecular, así como en la corteza (Fig. 4.10 B, C);

además, varias lagunas de Howship son visibles. En cuanto a los tipos de osteonas secundarias, se observó que mayormente corresponden a osteonas simples, aunque existen algunas osteonas irregulares (que contienen dos o tres canales vasculares). La dirección principal de las osteonas secundarias es predominantemente longitudinal, aunque existen algunos elementos de disposición radial en la región periférica del corte. El otro tejido de origen secundario, es el tejido endosteal que recubre los espacios internos trabeculares. Este tejido se caracteriza por ser lamelar, siendo marcadamente birrefringente.

Un rasgo peculiar que se observa sobre la carilla articular de la vértebra, particularmente en la zona cortical externa, es la presencia de un conjunto de estructuras esféricas aglomeradas (Fig. 4.10 D) que probablemente se correspondan con cartílago calcificado (probablemente fibrocartílago); ya que las estructuras esféricas representarían los condroblastos que adquirieron capacidad de calcificación y quedaron inmersos en la matriz del hueso. Este cartílago calcificado probablemente tenga relación con la carilla articular de la vértebra que podría estar relacionado con el disco cartilaginoso intervertebral.

En cuanto a las marcas de crecimiento, solo fueron observadas cuatro líneas de crecimiento detenido que se ubican muy cercanamente a la superficie subperiosteal (Fig. 4.10 E).

FÉMUR

Aspecto externo. La muestra fue tomada en la superficie posterior de la diáfisis, distalmente al trocánter cuarto (Fig. 4.11 A). La superficie externa muestra algunas estriaciones, probablemente cicatrices musculares.

Histología. La sección preservada (MMCh-Pv/Ph 13) corresponde a un corte transversal de la diáfisis. La corteza está bien representada, mientras que la médula solo está representada por un fragmento con tejido trabecular (Fig. 4.11 A), el cual se encuentra revestido de tejido lamelar endosteal, fuertemente birrefringente. La capa subperiosteal no está preservada.

La corteza se compone por completo de tejido compacto, y se caracteriza por tener abundante tejido primario y secundario (Fig. 4.11 D, E). El tejido primario se compone casi exclusivamente de hueso fibrolamelar, con una gran abundancia de

lagunas de osteocitos dispersas al azar, y con un alto grado de vascularización, mayormente reticulada a lo ancho de la corteza (Fig. 4.11B, D-F). Sin embargo, la región cortical inmediatamente perimedular presenta algunos canales vasculares radiales y longitudinales (Fig. 4.11 B). La corteza media, aunque abundantemente vascularizada como se observa en el patrón reticular, exhibe algunos canales vasculares simples dispersos de orientación longitudinal. La vascularización de la corteza disminuye hacia la periferia, donde comienzan a verse canales radiales y longitudinales dispersos (Fig. 4.11 E, F). Seguidamente, se analizará con mayor detalle los rasgos histológicos de las cortezas externa y media del hueso.

La región cortical externa (que no corresponde al subperióstio, el cual no está preservado) exhibe las siguientes particularidades: la región más interna, es completamente avascular, compuesta de una matriz pseudolamelar, y caracterizada por un fuerte agrupamiento de numerosas fibras de Sharpey extendiéndose a lo largo del corte (Fig. 4.11 F). Respecto a la región más externa, el tejido está fuertemente vascularizado (aunque con un patrón reticulado y con canales radiales dispersos); no obstante, la matriz parece ser entretejida y se observa que los canales radiales son reemplazados por canales longitudinales dispuestos concéntricamente. Además, también hay fibras de Sharpey pero menos numerosas. La primera capa avascular constituiría un *annulus*, mientras que la otra capa bien vascularizada constituiría una zona, aunque no está preservada por completo (Fig. 4.11 F, G). El *annulus* y la zona están delimitados por un par de líneas de crecimiento detenido. La falta de preservación del subperiósteo está evidenciada por la discontinuidad abrupta del tejido entretejido de la zona descripta.

En cuanto al hueso secundario, está compuesto por tejido haversiano denso que ocupa la mayor parte de la corteza interna (Fig. 4.11 D), alcanzando las proximidades de la médula. Existen numerosas osteonas secundarias de varias generaciones, algunas de ellas conectadas mediante canales de Volkman. Además, fueron observados muy pocos espacios de erosión. Aunque las osteonas secundarias observadas suelen contener un solo canal de Havers, fueron localizadas algunas osteonas que contienen dos o tres canales vasculares. Sin embargo, no constituyen osteonas irregulares como las vistas en los huesos craneanos, ya que poseen aproximadamente el mismo diámetro que las demás osteonas.

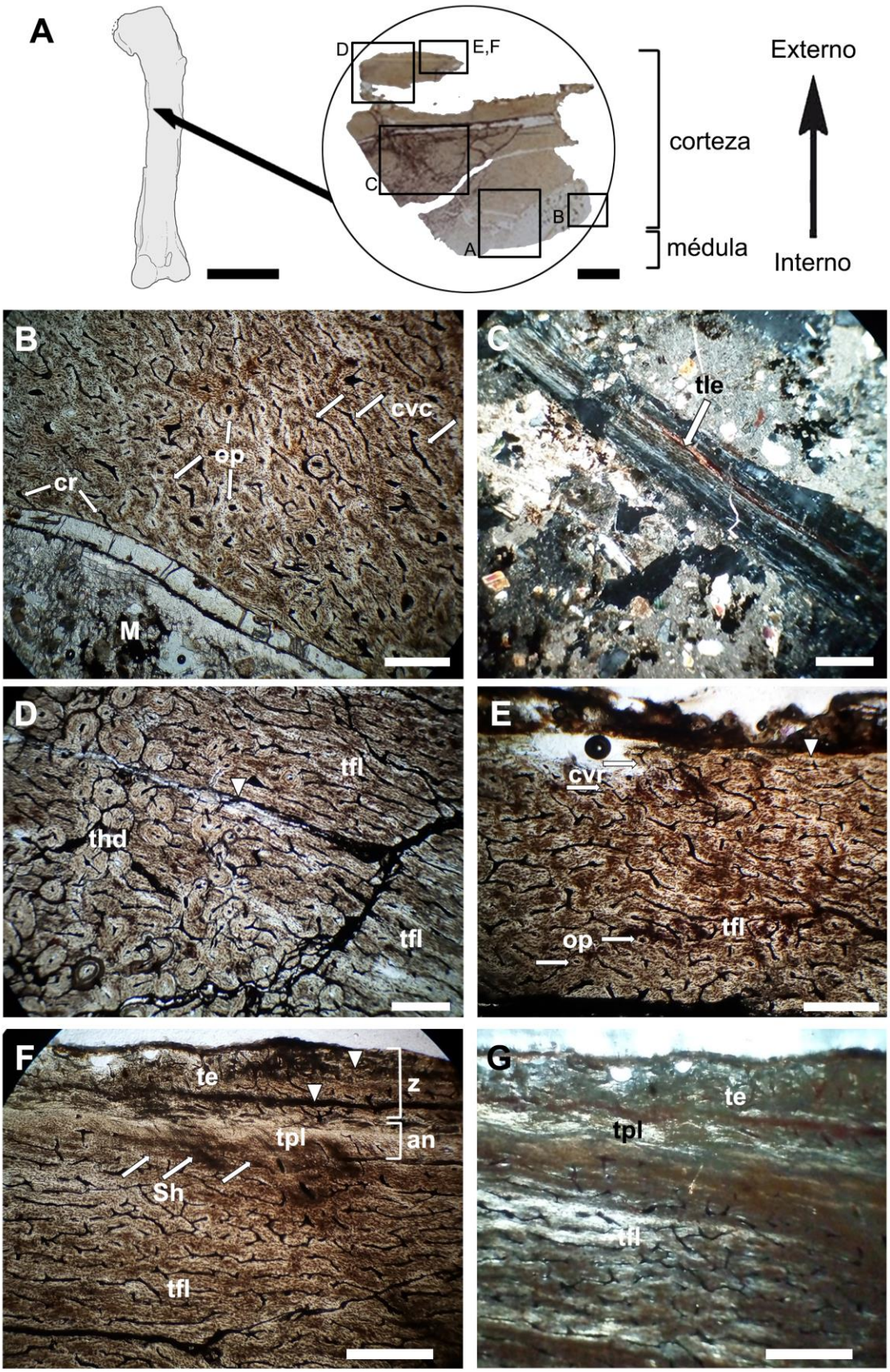

Figura 4.11. Histología del fémur de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) Sector de procedencia de la muestra. (B) Región perimedular densamente vascularizada. (C) Trabécula aislada,

formada de tejido lamelar fuertemente birrefringente. (D) Sector de la corteza media mostrando la abundancia de tejido haversiano denso y fibrolamelar. (E) Detalle de la corteza externa mostrando la abundante vascularización del hueso entretejido. (F) Corteza externa mostrando un *annulus* y una zona, nótese el fuerte agrupamiento de fibras de Sharpey en el *annulus*. (G) Imagen previa con luz polarizada normal. Triángulos blancos marcan líneas de crecimiento detenido. **Abreviaturas**: **an**, annulus; **cr**, canales radiales; **cvc**, canales vasculares circunferenciales; **M**, médula; **op**, osteonas primarias; **Sh**, fibras de Sharpey; **te**, tejido entretejido; **tfl**, tejido fibrolamelar; **thd**, tejido haversiano denso; **tle**, tejido lamelar endosteal, **tpl**, tejido pseudolamelar; **z**, zona. Escala 15 cm (A, izquierda), 5 mm (A, derecha), 500 (B-E), y 250 µm (F-G).

TIBIA

Aspecto externo. La muestra fue extraída de la superficie posterior de la diáfisis tibial (Fig. 4.12 A), en una zona relativamente lisa sin mayores rasgos.

Histología. La sección transversal (MMCh-PV/Ph 13) se caracteriza por estar compuesta de tejido primario, sin ninguna evidencia de remodelación secundaria. El hueso compacto conforma la corteza, mientras que la médula está internamente revestida por tejido endosteal (Fig. 4.12 B, C). Este último tejido se identifica por ser de matriz pseudolamelar, de carácter birrefringente, y está atravesado por algunos canales radiales en la región inmediatamente perimedular (Fig. 4.12 B).

El tejido primario de la corteza se compone predominantemente de matriz entretejida en toda la corteza (Fig. 4.12 C-E), con abundantes lagunas de osteocitos, siendo mayormente fusiformes, y en menor medida irregulares. Los *canaliculi* que conectan los osteocitos son visibles. La vascularización del tejido es muy alta, y se compone mayoritariamente de canales vasculares simples, aunque también se observaron posibles osteonas primarias en la corteza externa, las cuales no pueden definirse claramente ya que por la acción diagenética no se diferencian con nitidez las fibras de colágeno rodeando los canales vasculares. La vascularización general varía de esta manera: la región perimedular está poco vascularizada con algunos canales longitudinales y circunferenciales cortos; por fuera de esta región de la corteza, los canales vasculares son mayormente circunferenciales y longitudinales formando un esquema plexiforme, aunque algo irregular en ciertas áreas. En la corteza media, el patrón de vascularización se torna algo irregular ya que los canales vasculares tienden a

ser radiales (Fig. 4.12 D), concéntricos o longitudinales, formando un patrón cercanamente reticular que se mantiene hasta la región cortical externa.

En la región cortical externa, la matriz es pseudolamelar incluyendo al subperiósteo (Fig. 4.12 E, F). Esto además se evidencia en las lagunas de osteocitos, los cuales se ordenan de manera estratificada, y donde son relativamente aplanados y de forma alargada. Esta matriz pseudolamelar también está acompañada por una marcada reducción de la vascularización (que se observa en el resto de la corteza), la cual está formada por canales longitudinales y algunos circunferenciales. El área más cercana al subperiósteo es completamente avascular. Por otro lado, algunas fibras de Sharpey se presentan en la corteza subperiosteal.

En cuanto a las marcas de crecimiento, se encontraron cinco líneas de crecimiento detenido distribuidas de forma homogénea en la corteza. Algunas líneas de crecimiento detenido doble están en la corteza media (Fig. 4.12 D); mientras que el resto de las líneas sólo se encuentran en la región cortical externa y subperiósteo (Fig. 4.12 E, F).

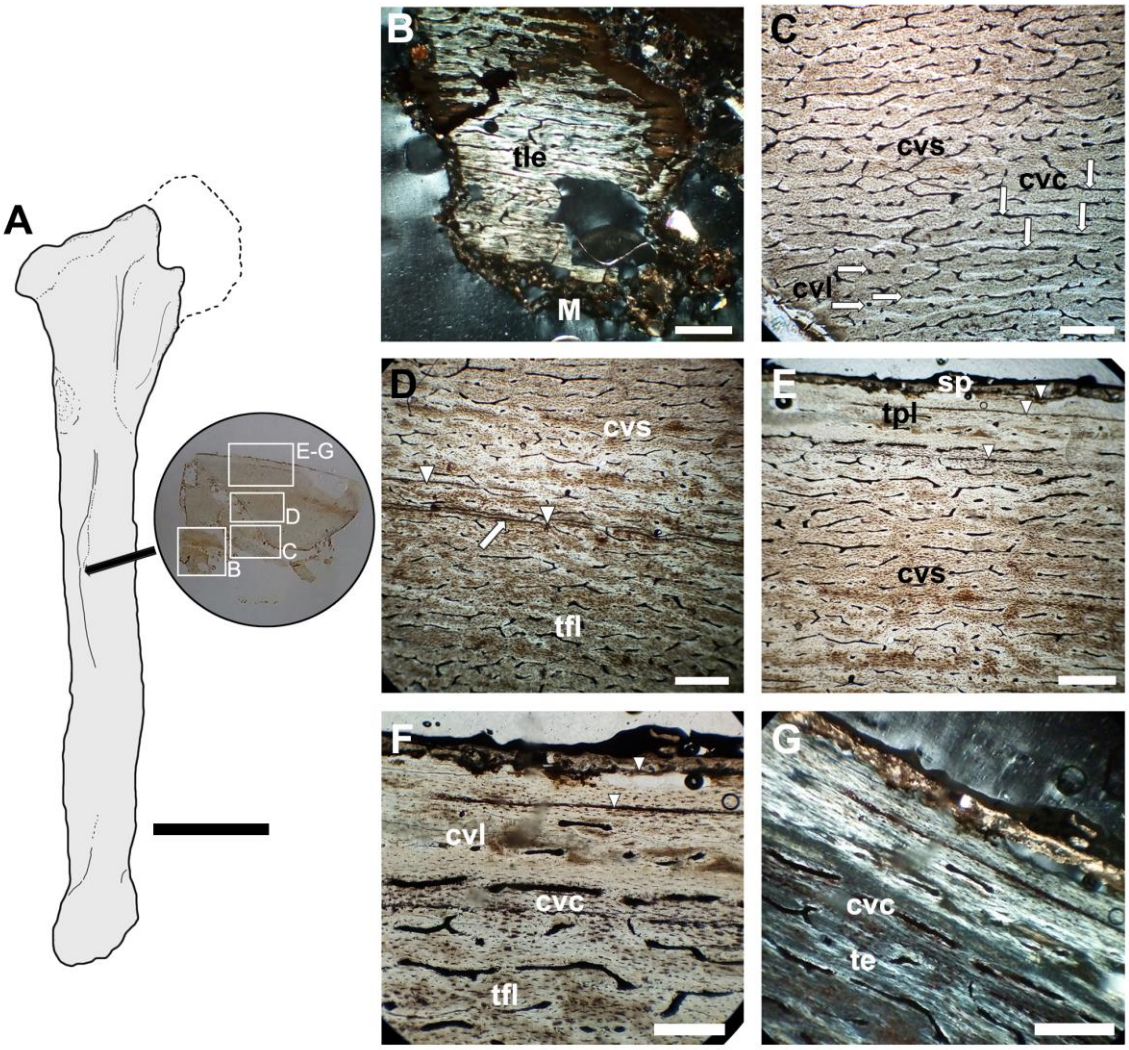

Figura 4.12. Histología ósea de la tibia de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) Sector de procedencia de la muestra y detalles de la sección (B-G). (B) Región medular. (C) Corteza perimedular mostrando el tejido fibrolamelar bien vascularizado con canales circunferenciales. (D) Sector medio de la corteza, en la cual la flecha blanca indica una línea de crecimiento doble. (E) Corteza externa mostrando el pasaje del tejido entretejido al pseudolamelar; se destacan los canales longitudinales que se disponen concéntricamente. (F) Detalle de la corteza externa donde se observa el tejido pseudolamelar en el subperiósteo. (G) Imagen anterior pero con luz polarizada normal donde se ve la birrefringencia del hueso pseudolamelar. En todas las figura las lcds están marcadas con triángulos blancos. **Abreviaturas**: **cvc**, canal vascular circunferencial; **cvl**, canal vascular longitudinal; **cvs**, canal vascular simple; **M,** médula; te, tejido entretejido; **tle**, tejido lamelar endosteal; **tpl**, tejido pseudolamelar; **sp**, subperiósteo. Escala 10 cm (A), 500 µm (B-E) y 300 µm (F-G).

FÍBULA

Aspecto externo. El sector de donde se extrajo la muestra proviene de parte de la diáfisis de la fíbula izquierda (Fig. 4.13 A); en este sector la superficie es mayormente lisa con algunas pocas estriaciones probablemente asociadas a inserción muscular.

Histología. La sección estudiada (MMCh-PV 48/Ph 15) corresponde a un corte transversal. En términos generales, el tejido se compone de hueso compacto (Fig. 4.13 A). La región perimedular de la corteza no está bien preservada. Tanto el tejido primario como el secundario están desarrollados en proporciones similares en toda la corteza.

El tejido primario está formado casi por completo por hueso fibrolamelar, excepto en la periferia de la corteza. Éste presenta una matriz ósea entretejida, con abundantes lagunas de osteocitos, en general globosos o irregulares (Fig. 4.13 B). Además, numerosas osteonas primarias se encuentran dispersas en la matriz. La vascularización es muy alta, con numerosos canales dispersos en el tejido, de orientación mayormente longitudinal aunque se observaron también numerosos canales circulares y algunos radiales. El patrón general de la vascularización es de tipo plexiforme (Fig. 4.13 B, C), debido a que canales longitudinales y circulares se anastomosan con los pocos canales radiales.

Hacia la periferia de la corteza la matriz pasa a ser de tipo pseudolamelar, reflejando un mayor ordenamiento de las fibras colágenas respecto del tejido fibrolamelar (Fig. 4.13 C). El tejido pseudolamelar también se encuentra mayormente vascularizado por canales longitudinales, aunque algunos canales circulares son observables. Sólo pudieron identificarse dos líneas de crecimiento detenido.

El tejido secundario se encuentra dominando gran parte de la corteza interna de la muestra (Fig. 4.13 C). En la misma, las osteonas secundarias se hayan profusamente desarrolladas con varias generaciones de las mismas formando un tejido haversiano denso, e indicando una remodelación activa del hueso al momento de la muerte. Algunos canales de Volkmann conectan las osteonas secundarias.

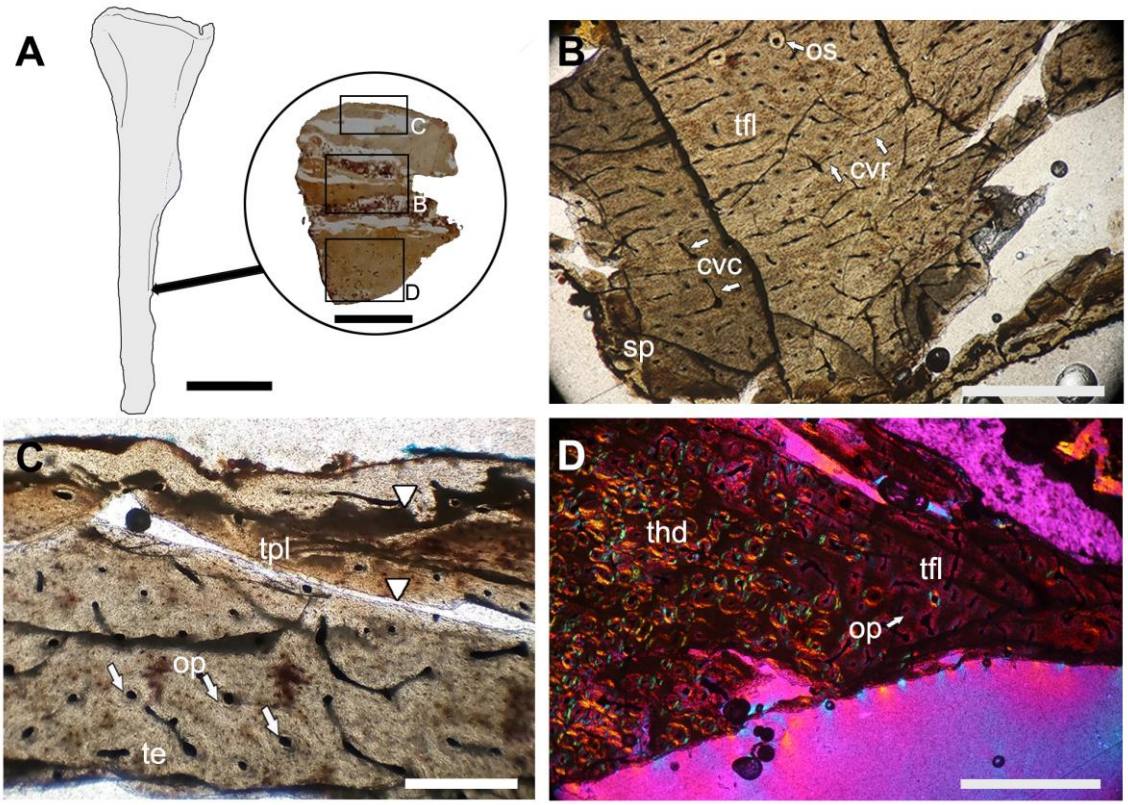

Figura 4.13. Histología de la fíbula de *Skorpiovenator* (MMCh-PV 48/Ph 15). (A) Esquema del elemento marcando el lugar donde fue efectuado el corte. (B) Corteza con abundante tejido fibrolamelar. (C) Tejido cortical externo mostrando el pasaje de tejido fibrolamelar a pseudolamelar. (D) Detalle de la corteza interna con abundante tejido haversiano denso (**thd**). Líneas de crecimiento detenido (triángulo blanco). **Abreviaturas: cvc**, canal vascular circunferencial; **cvr**, canal vascular radial; **op**, osteona primaria; **os**, osteona secundaria; **sp**, subperiósteo; **te**, tejido entretejido; **tfl**, tejido fibrolamelar; **tpl**, tejido pseudolamelar. Escala 10 cm (A, izquierda), 0.5 mm (A, derecha), 500 µm (B, D) y 300 µm (C).

METARSIANO

Aspecto externo. La sección delgada fue extraída del sector medio de la diáfisis del metatarsiano IV (Fig. 4.14 A). Esta zona en particular es completamente lisa.

Histología. La muestra (MMCh-PV/Ph 16) posee una corteza formada completamente por tejido compacto, el cual está oscurecido en algunas regiones por alteración diagenética. El sector perimedular está revestido de tejido endosteal pseudolamelar, ligeramente birrefringente (Fig. 4.14 B). Este tejido endosteal tiene una característica particular en la que se observan dos franjas delimitadas por una línea de cemento (Fig.

4.14 C). La vascularización del tejido endosteal se compone de numerosos canales radiales y algunos pocos canales bifurcados.

En cuanto al tejido primario cortical, se caracteriza por un predominio del tejido secundario respecto del primario, relegado a la periferia (Fig. 4.14 D, F). El sector más interno de la corteza se encuentra fuertemente remodelado (Fig. 4.14 D), mientras que hacia la periferia, la presencia de osteonas secundarias disminuye, donde pueden verse algunos sectores intersticiales con tejido primario pseudolamelar. La zona de la corteza más externa se caracteriza por una matriz pseudolamelar muy poco vascularizada con canales radiales, algunos bifurcados, o formando pequeñas anastomosis (Fig. 4.14 G). El tejido secundario presenta abundantes osteonas de Havers de diferentes generaciones y algunas lagunas de erosión y canales de Volkman. Fueron observadas solo cuatro líneas de crecimiento detenido en la corteza externa.

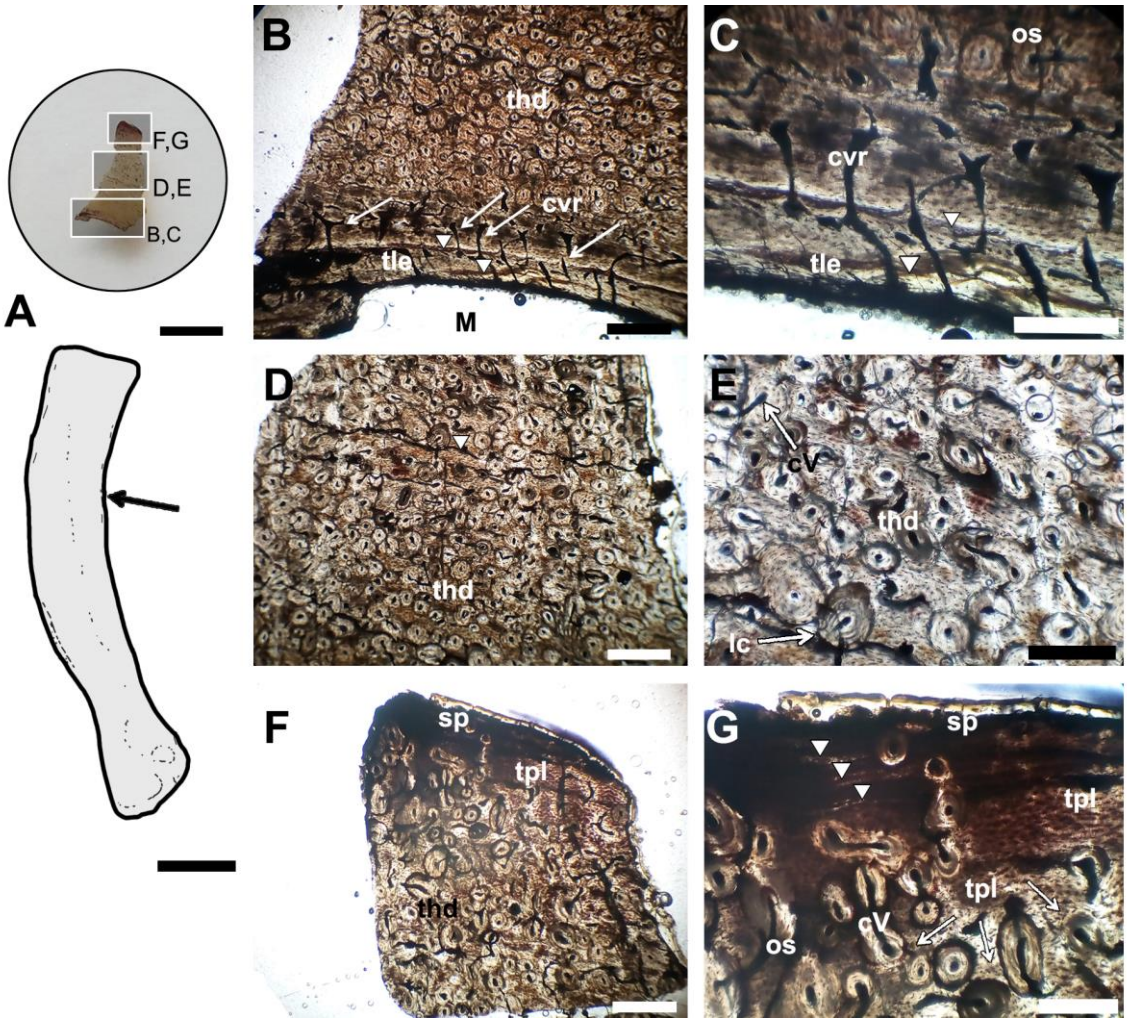

Figura 4.15. Histología del metatarsiano IV de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) arriba, sección transversal completa mostrando los recuadros (B-G) y abajo, flecha mostrando el sector

de procedencia de la muestra. (B) Región perimedular; canales radiales mostrados con flechas. (C) Detalle de la región perimedular mostrando el tejido endosteal y las líneas de cemento particulares presente en el mismo. (D) Región media de la corteza mostrando la abundante remodelación secundaria. (E) Detalles de las osteonas secundarias (10x). (F) Corteza externa donde se observa el escaso tejido primario compuesto de matriz pseudolamelar. (G) Detalle del subperiósteo donde se observan algunas lcds (triángulos). **Abreviaturas: cV**, canal de Volkman; **cvr**, canal vascular radial; **lc**, línea de cemento; **M**, médula; **os**, osteona secundaria; **sp**, subperiósteo; **thd**, tejido haversiano denso; **tle**, tejido lamelar endosteal; **tpl**, tejido pseudolamelar. Escala 0.5 mm (A, arriba), 5 cm (A, abajo), 500 µm (B,D,F) y 250 µm (C,E,G).

DISCUSIÓN

Histovariabilidad, estrategia de crecimiento y estadio ontogenético de *Skorpiovenator bustingorryi*

Luego de realizada la caracterización histológica del esqueleto del holotipo de *Skorpiovenator*, es oportuno discutir sobre la histovariabilidad representada. Aquí, la histovariabilidad se define en las diferencias histológicas observadas entre los diferentes elementos.

En cuanto a la distribución general del tejido primario y tejido secundario en todas las muestras, se observó que el tejido primario es relativamente menos abundante que el secundario; el último estando bien representado por la gran cantidad de osteonas de Havers de múltiples generaciones invadiendo grandes áreas del tejido compacto. Respecto a la histogénesis, en prácticamente todas las muestras analizadas, el tejido primario tiene un origen endocondral, pericondral o dérmico Sin embargo, se documentaron dos ejemplos de osificación metaplásica: una en la carilla articular de la vértebra caudal donde se observaron lagunas de condrocitos calcificadas (i.e., fibrocartílago mineralizado), y otra en la espina neural sacra, que representa un ligamento mineralizado; ambos representan tejidos no-óseos (cartílago y ligamento) que adquirieron la capacidad de mineralizarse (Francillon Viellot et al., 1990).

En términos generales de histología, la mayoría de los elementos óseos presentan un patrón de tejido primario que evidencia una desaceleración del crecimiento. Esto se ve en casi todos los huesos donde gran parte de la corteza interna está caracterizada por un tejido fibrolamelar muy vascularizado, el cual en las regiones periféricas, pasa a ser un tejido pseudolamelar poco vascularizado o avascular. La única

excepción la constituye el fémur, en el que solo se observa tejido fibrolamelar, pero debido a que el subperiósteo no se preservó en la muestra, no fue posible afirmar esto con seguridad para la sección completa. El pasaje de un tejido fibrolamelar bien vascularizado a uno pseudolamelar avascular en la mayoría de los huesos, evidencia que la tasa de crecimiento general fue decreciendo con el avance de la edad, aunque la desaceleración fue mayor al alcanzar las primeras etapas de madurez somática. Además, hay una importante remodelación secundaria en prácticamente todos los elementos (excepto la tibia) debido al abundante tejido haversiano denso que suele ocupar las regiones más internas de la corteza, así como algunas áreas de la corteza externa. Asimismo, también se ven múltiples espacios de erosión (o lagunas de Howship) de gran tamaño que demuestran la elevada actividad osteoclástica.

La presencia de varias marcas de crecimiento como *annuli*, zonas y líneas de crecimiento detenido indican que el crecimiento general del ejemplar tipo de *Skorpiovenator* era de tipo cíclico debido a los ciclos de depositación ósea e interrupciones periódicas del mismo, los últimos reflejados como un cese temporal de las tasas de osteogénesis y reducción en la vascularización. Aunque de estas marcas, las únicas presentes en todos los elementos muestreados son las lineas de crecimiento detenido, mientras que *annuli* y zonas solo fueron registrados en pocos huesos (costilla dorsal y fémur).

En cuanto a la histología general de los huesos craneanos, se observó que estos elementos están formados por hueso muy compacto con predominancia del tejido secundario debido a la intensa remodelación ósea. El tejido primario está circunscripto a las capas más externas, y está formado por hueso de crecimiento relativamente lento debido a la presencia de matriz pseudolamelar y lamelar, en el frontal y lacrimal, respectivamente. Además, fue observada una cantidad inusual de osteonas secundarias irregulares, ya que no se encontraron en otros elementos del esqueleto; aunque existen algunas osteonas con dos canales en el fémur y la costilla cervical, pero con diámetros pequeños. Otro rasgo notorio que caracteriza al frontal y lacrimal, es la presencia de densos empaquetamientos de fibras de Sharpey en la periferia cortical. Estos empaquetamientos fibrilares habrían estado íntimamente relacionados con el anclaje de tejidos dérmicos en vida (ver abajo “Inferencia de ornamentación craneana”).

Por otro lado, en cuanto a los elementos axiales como las costillas, éstas exhiben un elevado grado de remodelación secundaria con abundantes osteonas de Havers multigeneracionales (particularmente las costillas cervicales). Las costillas dorsales muestran una corteza muy amplia y una cavidad medular reducida; mientras que en las costillas cervicales no es posible determinar esto debido a la intensa remodelación secundaria que predomina en las muestras. Sin embargo, ambos tipos de costillas (así como el esqueleto en general) se caracterizan por la presencia de una matriz pseudolamelar avascular en la periferia de la corteza, indicando también la ralentización de depositación de hueso en las etapas tardías de la ontogenia. También, las costillas poseen abundantes líneas de crecimiento detenido y, en particular las costillas dorsales, tienen *annuli* muy marcados y la presencia de una capa de tejido pseudolamelar avascular que contiene múltiples líneas de crecimiento detenido, que indica el inicio de un Sistema Fundamental Externo en la periferia cortical (Francillon Viellot et al., 1990). Por otro lado, el cuerpo vertebral caudal, aunque de microestructura mayormente esponjosa, posee un tejido pseudolamelar avascular en la periferia cortical. Finalmente, la espina sacra constituye un ligamento mineralizado de origen metaplásico cuya discusión está en un apartado propio (ver "Ligamento supraespinal mineralizado").

La histología de las muestras del miembro posterior también refuerza un crecimiento relativamente rápido inicial, debido a la amplia corteza fibrolamelar con abundante vascularización plexiforme y reticular. Sin embargo, también se observó evidencia de desaceleración de la tasa de depositación expresado en un cambio de la matriz fibrolamelar a una pseudolamelar en la periferia; la que, además, está acompañada por una reducción en la vascularización con tendencia a ser avascular. La ausencia de tejido pseudolamelar en la periferia cortical de la muestra del fémur probablemente se deba a la falta de preservación de la capa subperiosteal; aunque sí preserva matriz pseudolamelar en un *annulus* registrado en la región más externa de la muestra. En cuanto a las marcas de crecimiento, fueron registradas líneas de crecimiento detenido en todos los elementos apendiculares aunque en un número mucho menor que el observado en la costilla dorsal.

Finalmente, en cuanto a la edad mínima del ejemplar tipo de *Skorpiovenator*, fue determinada a partir de las marcas de crecimiento presente en la corteza de varias de las muestras analizadas. Las líneas de crecimiento detenido están presentes en casi

todas las muestras, con un número variable de entre uno y quince. Aunque varios elementos preservan tejido primario con buen desarrollo (i.e., exhiben un grado relativamente bajo de remodelación secundaria) como algunos huesos apendiculares y la costilla dorsal, solo esta última mostró la secuencia más representativa de líneas de crecimiento detenido. En la misma se contabilizó un máximo de 15 líneas, lo que indica que *Skorpiovenator* tenía una edad mínima de 15 años al momento de la muerte. Por otra parte, en la región cortical externa de la costilla dorsal, el tejido muestra una franja angosta formada por matriz pseudolamelar avascular, acompañada de algunas líneas de crecimiento detenido densamente empaquetadas. Tal conjunto indicaría el comienzo de depositación de la capa acrecional denominada Sistema Fundamental Externo (=Capa Circunferencial Externa; Chinsamy-Turan, 2005). Por lo tanto, estos datos indican que el ejemplar tipo de *Skorpiovenator* estaba comenzando la maduración somática al momento de la muerte y no superaba los 6 metros de largo (*sensu* Grillo y Delcourt, 2016) en su estado adulto.

Además, muchos de los elementos muestreados un exhiben elevado grado de remodelación ósea, el cual se evidencia en las osteonas secundarias de varias generaciones y en la presencia de numerosos espacios de erosión. A pesar que el grado y distribución del tejido secundario no necesariamente indica que el organismo alcanzó el máximo crecimiento, sí muestra que el animal no era joven y se encontraba creciendo activamente [i.e., presencia de espacios de erosión (Horner et al., 1999; Padian et al., 2015)], al menos hasta el comienzo de la depositación del Sistema Fundamental Externo. Incluso, como se ha postulado para dinosaurios saurópodos y hadrosaurios, un mayor desarrollo del tejido haversiano estaría relacionado con la desaceleración en la tasa de crecimiento (Horner et al., 2000; Klein et al., 2009; Stein et al., 2010).

Inferencias sobre la ornamentación craneana de *Skorpiovenator*

Los abelisáuridos en general están caracterizados por tener huesos craneanos muy ornamentados producto de la hipermineralización de la dermis, dejando correlatos evidentes en forma de rugosidades, surcos, y tubérculos en la superficie de varios elementos del dermatocráneo y techo craneano (Bonaparte, 1991; Carrano y Sampson, 2008). Previamente, varios autores como Sampson y Witmer (2007) y Novas (2009), hipotetizaron que la ornamentación craneana constituye un correlato fidedigno de los tejidos dérmicos que los recubrían y que los diferentes patrones observados se deben a

diferencias en el tipo de recubrimiento (osteodermos, escamas, estuche córneo), los cuales serían equiparables a los observados en el cráneo de algunos lepidosaurios y arcosaurios actuales. Por otro lado, Hieronymus (2009) realizó una extensa caracterización de los correlatos presentes en reptiles y aves actuales, así como su inferencia en fósiles. Algunos aspectos de esta última contribución será tratada en detalle abajo con fines comparativos.

La evidencia descripta en la presente tesis referente a la histología de la ornamentación craneana sirvió como indicador, entre otras cosas, para corroborar la presencia de ciertos tejidos dérmicos. Los cortes efectuados en huesos ornamentados como frontal y lacrimal, presentan un patrón histológico general de hueso muy compacto formado por relativamente poco tejido primario y predominio de hueso secundario. El tejido primario se preserva en las capas más externas como matriz pseudolamelar (hueso frontal) o lamelar (hueso lacrimal), indicando que la tasa de depositación en la zona externa de estos huesos era relativamente lenta. Además, es inusual la cantidad de osteonas secundarias irregulares, las cuales pueden contener desde tres hasta siete canales vasculares abarcados bajo una sola línea de cemento. Características similares en la distribución y tipo de tejido primario ocurren también en huesos craneanos ornamentados de crocodilomorfos fósiles (Buffrénil, 1982; Buffrénil et al., 2014) y en el lacrimal del abelisáurido *Majungasaurus* (Hieronymus, 2009: Fig. 6-3).

Uno de los rasgos más notorios de las muestras analizadas en *Skorpiovenator* es la presencia de grandes empaquetamientos de fibras de Sharpey en el tejido primario de estos huesos. Estas fibras se caracterizan por estar agrupadas próximas y paralelas entre sí, posee una gran longitud, y se adentran profundamente en el tejido compacto de los huesos ornamentados. Las fibras de Sharpey poseen una orientación oblicua respecto a la superficie, la cual se mantiene por igual para todas las fibras observadas. Es importante destacar que las fibras de Sharpey son estructuras que sirven como anclaje de tejido al hueso, como sucede con tendones, músculos y ciertos tejidos dérmicos como osteodermos (Francillon Vieillot et al., 1990; Vickaryous y Hall, 2006). Por lo tanto, es muy llamativo el alto grado de empaquetamiento de fibras de Sharpey en los huesos ornamentados analizados en *Skorpiovenator*. Como se describió previamente, el frontal y lacrimal del objeto de estudio se caracterizan por poseer un tejido compacto con grandes agrupamientos de fibras de Sharpey muy próximas y que se internan

profundamente, indicando una conexión estrecha entre hueso y el tejido dérmico que lo habría recubierto.

Es muy interesante comparar la abundancia y disposición de las fibras de Sharpey presentes en en los huesos craneanos de *Skorpiovenator* con lo que sucede en otros tetrápodos. En primer lugar, hay que destacar la contribución hecha por Tobin Hieronymus (2009) en su tesis doctoral. En tal disertación analizó patrones de ornamentación en huesos craneanos de una amplia variedad de amniotas, donde incluyó descripciones histológicas y enfatizó en la relación causal entre tejidos blandos y el hueso subyacente, tanto en grupos vivientes como fósiles. En particular con dinosaurios terópodos, incluyó el análisis de ornamentación e histología del abelisáurido *Majungasaurus* de Madagascar; lo cual constituye un excelente punto de comparación con *Skorpiovenator* siendo, al día de hoy, los únicos ceratosaurios con evidencia histológica de huesos del cráneo. Hieronymus (2009) notó que la microestructura ósea presente en el lacrimal de *Majungasaurus* está caracterizada por un patrón de fibras extrínsecas (=fibras de Sharpey) de gran tamaño atravesando el tejido óseo, las cuales se disponen perpendicularmente entre ellas, y de forma oblicua respecto a la superficie externa. Por tal razón el autor creó el término "arquitectura dérmica de fibras cruzadas" o CADA (por sus siglas en inglés, *crossed-array dermal architecture*). Este arreglo de fibras se correlaciona con un tipo de dermis muy osificada denominada "dermis tipo armadura", producto de una osificación metaplásica, y la cual se encuentra presente, por ejemplo, en la base de los cuernos de los rinocerontes actuales (Hieronymus, 2009). Sin embargo, como notó este autor, este tipo de disposición de las fibras de Sharpey en huesos craneanos no fue posible de comparar con otros terópodos debido a la falta de estudios histológicos hasta ese momento.

Al analizar la arquitectura de las fibras de Sharpey en *Skorpiovenator* se observa que la disposición no es comparable con la descripta para *Majungasaurus* (Hieronymus, 2009: Fig. 6-3). En este sentido, no se observa una arquitectura dérmica de fibras cruzadas en el frontal y lacrimal de *Skorpiovenator*, debido a que todas las fibras son oblicuas respecto a la superficie, se orientan en la misma dirección y no se entrecruzan. Sin embargo, el fuerte empaquetamiento de las fibras (que habrían quedado inmersas provenientes de la dermis) estaría sugiriendo que hueso y dermis estaban estrechamente asociados y que la misma dermis sería un tejido muy denso, pero no formaría una dermis tipo armadura como la propuesta para *Majungasaurus*. Por

constrate, el tipo de agrupamiento de fibras de Sharpey en *Skorpiovenator*, en particular aquellos observados en el hueso lacrimal, tienen un apariencia muy similar a la descrita en los osteodermos de algunos mamíferos xenartros (Vickaryous y Hall, 2006) y ciertos saurópsidos (Buffrénil et al., 2010). En este sentido, Vickaryous y Hall (2006) definieron como "hueso con fibras de Sharpey" a aquellos tejidos óseos con grupos de fibras de Sharpey densamente empaquetadas, paralelas, y muy cerca entre sí. Aunque esta terminología fue aplicada para los márgenes de los osteodermos de xenartros, es interesante notar que los huesos craneanos de *Skorpiovenator* encajan en esta descripción de Vickaryous y Hall (2006). Además, agrupaciones similares de fibras de Sharpey han sido descriptas en los huesos craneanos ornamentados de paquicefalosaurios (Goodwin y Horner, 2004; Horner y Goodwin, 2009); las cuales han sido interpretadas como evidencia de una cubierta queratinosa de poco grosor, en la cual las fibras de Sharpey quedan embebidas a través del proceso de osificación metaplásica.

En definitiva, los empaquetamientos densos de fibra de Sharpey presentes en las secciones del frontal y lacrimal de *Skorpiovenator* constituyen el correlato histológico para la presencia de tejidos dérmicos mineralizados, probablemente queratinosos, que cubrieron el hueso en vida y los cuales se hallaban ligados mediante las fibras de Sharpey. Esto suma evidencia a la idea de la cobertura córnea de los elementos craneanos en abelisáuridos, además de los correlatos en la superficie ósea conformados por arreglos variados de surcos, crestas y montículos, entre otros (Sampson y Witmer, 2007; Delcourt, 2018). Además, la presencia de estos tejidos epidérmicos en base a la abundancia de fibras de Sharpey es concordante con lo reportado en los huesos ornamentados del cráneo de paquicefalosaurios, donde la cubierta córnea se encontraría estrechamente en contacto con el hueso (Goodwin y Horner, 2004; Horner y Goodwin, 2009). Sin embargo, la histología craneana de *Skorpiovenator* es muy diferente a la arquitectura de fibras cruzadas presente en el lacrimal del abelisáurido *Majungasaurus*, el cual tendría ciertas zonas del cráneo cubiertas por una dermis mucho más gruesa y mineralizada (i.e., dermis tipo armadura, Hieronymus, 2009). Esto demuestra que no todos los abelisáuridos exhibían idénticas características de la ornamentación, no sólo desde la anatomía externa, sino también desde la microestructura ósea. Esto tiene fuertes injerencias al momento de efectuar reconstrucciones en vida en estos terópodos. En este sentido, se recalca la importancia de la histología para determinar los tipos de

tejidos que cubrieron el cráneo, en conjunto con la información anatómica de la superficie externa, en orden de establecer relaciones causales entre el hueso y los posibles tejidos epidérmicos que lo recubrían.

Comentario sobre la abundancia de osteonas secundarias irregulares

La histología de los huesos craneanos en *Skorpiovenator* reveló la presencia de numerosas osteonas secundarias irregulares dispersas, formando un abundante tejido haversiano denso. Aunque algunas osteonas irregulares de diámetros menores fueron observadas de manera aislada en elementos postcraneanos (costillas cervicales y dorsales), solo en los huesos craneanos fueron registradas osteonas irregulares de manera masiva. Como se dijo antes, las osteonas irregulares se caracterizan por ser notablemente grandes con diámetros que rondan los 600-850 µm, e inclusive, fueron observadas algunas mayores a 1000 µm. Además, estas osteonas contienen un gran número de canales vasculares (entre tres y siete) distribuidos en dos patrones: dispersos u ordenados en hilera. Los reportes de osteonas secundarias irregulares son escasos en la literatura sobre tetrápodos fósiles: han sido descriptas para huesos apendiculares de individuos juveniles del saurópodo *Rapetosaurus* que poseen gran cantidad de osteonas con numerosos canales dispersos (Curry Rogers y Kulik, 2018), y parecieran estar presentes en el lacrimal de *Majungasaurus*, pero con pocos canales vasculares (Hieronymus, 2009: Fig. 6-3). Además, en los sectores ornamentados de los frontales de *Crocodylus* se observan algunas osteonas irregulares de pocos canales vasculares (Buffrénil, 1982: Fig. 5) aunque no fueron descriptas.

Es llamativa la presencia multitudinaria de osteonas irregulares en los huesos ornamentados de *Skorpiovenator*, ya que el postcráneo exhibe escasas osteonas irregulares con diámetros notablemente menores. La razón detrás de porqué los huesos craneanos ornamentados presentan una gran abundancia de osteonas secundarias irregulares y de gran tamaño es desconocida, aunque estudios previos pueden proveer algunas ideas.

En el saurópodo *Rapetosaurus*, dichas osteonas irregulares fueron reportadas en huesos apendiculares de juveniles, y se supuso que las mismas fueron reemplazadas por osteonas regulares o “típicas” debido a sucesivos ciclos de remodelación ósea en el transcurso de la ontogenia; ya que solo osteonas regulares caracterizan a los individuos adultos (Curry Rogers y Kulik, 2018).

Por otro lado, la presencia y el gran tamaño de las osteonas irregulares presentes en *Skorpiovenator* (algunas que exceden incluso los 1000 µm) podría deberse: 1) al gran tamaño corporal del individuo, ya que aparentemente osteonas mayores se correlacionan con mayores tamaños corporales como ocurre con huesos apendiculares de algunos mamíferos (Felder et al., 2017), aunque puede estar también condicionado por el tamaño del hueso en sí (Currey, 2003); 2) a una resistencia incrementada (i.e., es decir, capacidad del hueso a resistir la propagación de daño o fracturas; Skedros et al., 2013); 3) esta geometría sería ventajosa para resistir cargas de flexión y compresión (Bernhard et al., 2013). Sin embargo, hay que mencionar que todos los estudios están enfocados en huesos largos de mamíferos actuales, y como resaltan Felder et al. (2013), todos los supuestos mencionados asociados con el gran tamaño de las osteonas tienen limitaciones y aún deben ser testeados en más taxones y elementos óseos.

Sin embargo, *Skorpiovenator* representa un individuo somáticamente maduro por lo que la presencia de osteonas irregulares no estaría asociada, al menos, a una condición juvenil del mismo, como lo planteado para el saúropodo *Rapetosaurus* por Curry Rogers y Kulik (2018). Por el contrario, se desconoce si la abundancia de las mismas en *Skorpiovenator* se relaciona directamente con el estadio ontogenético avanzado.

Es importante destacar que grandes densidades de osteonas secundarias irregulares de *Skorpiovenator* están presentes únicamente en los huesos craneanos ornamentados; en contraste con la costilla cervical y dorsal donde se encuentran presentes pero en escasa cantidad. Osteonas irregulares se observan en el lacrimal de *Majungasaurus* (Hieronymus, 2009: Fig. 6-3), y aparentemente, en el frontal de *Crocodylus* (Buffrénil 1982: Fig. 5), aunque es desconocida su presencia en el postcráneo de estos taxones nombrados. En este sentido, la presencia de osteonas irregulares coincide en varios arcosaurios con huesos craneanos ornamentados, aunque hacen falta muestreos en una amplia variedad de taxones para generalizar esto.

Por otra parte, hay que tener en cuenta que los huesos craneanos de los abelisáuridos se encuentran fuertemente ornamentados. En particular, el frontal constituye un elemento dorsoventralmente engrosado y de ornamentación variable que caracteriza el techo craneano en esta familia de terópodos (Novas, 1997; Carrano y Sampson, 2008). Previamente la presencia de frontales engrosados (y usualmente con

estructuras córneas prominentes), ha sido utilizado como un argumento para sostener que el cráneo de los abelisáuridos sería capaz de soportar golpes o lesiones relacionados a combates intraespecíficos (Mazzeta et al., 2009; Novas, 2009; Snively et al., 2011; Delcourt, 2018). La inusual presencia de osteonas secundarias irregulares en el frontal y lacrimal de *Skorpiovenator* podría proveer una potencial explicación para la resistencia del cráneo a potenciales golpes involucrando una mayor capacidad a disipar los efectos de los mismos. No obstante, tal suposición tiene que ser corroborada a futuro con estudios integrales de microanatomía y biomecánica en este grupo de dinosaurios. En particular, sería interesante comparar con Análisis de Elementos Finitos (FEA, por sus siglas en inglés) en el cráneo en orden de observar si la dirección predominante de las osteonas irregulares se corresponde con las principales líneas de esfuerzo en estos huesos.

¿Son las costillas cervicales de *Skorpiovenator* tendones osificados?

Una de las características típicas de los terópodos abelisáuridos es la gran elongación del proceso posterior de las costillas cervicales, que pueden extenderse posteriormente hasta cuatro vértebras sucesivas. Tal estructura es comúnmente llamada proceso estiliforme o estilete distal (Bonaparte et al., 1990; Bonaparte, 1991; O'Connor, 2007). De forma similar, algunos terópodos celofisoideos y saurópodos también desarrollaron convergentemente costillas cervicales hipertrofiadas (Tykoski, 1988; Colbert, 1989; Klein et al., 2012).

Tales estructuras cervicales en los terópodos abelisáuridos han sido clásicamente interpretadas como tendones osificados (Tykoski, 1988; Bonaparte et al., 1990; O'Connor, 2007). Por otro lado, la presencia de tendones osificados en varios grupos de dinosaurios no es rara y pueden presentarse en diferentes regiones anatómicas (e.g., dromeosáuridos, Ostrom, 1969; saurópodos, Cerda, 2009; numerosos ornitisquios, Organ y Adams, 2005); no obstante, la condición de tendón tiene que ser determinada mediante la paleohistología. Esta disciplina constituye una excelente herramienta para determinar los patrones de histogénesis en muchos tejidos, incluyendo tejidos tendinosos como fue corroborado en numerosos dinosaurios (ver Organ y Adams, 2005).

La histología de las costillas cervicales en *Skorpiovenator* muestra que la matriz primaria preservada está formada por tejido pseudolamelar birrefringente. Esto indica

que las fibras de la matriz primaria se disponen de manera concéntrica respecto del eje principal de la costilla. Tal disposición de las fibras de la matriz primaria no se corresponde con el patrón mostrado por un tendón osificado, sino que responden a un tejido de origen periosteal. En un tendón osificado, la sección transversal muestra que las fibras son longitudinales respecto del eje mayor y forman manojos muy gruesos. Este patrón descripto es el que se ve en las costillas cervicales elongadas de saurópodos donde el carácter longitudinal de las fibras refleja la forma de "cuerda" (traducido del *cord-like shape*) o fascículo que poseía el tejido precursor formado por los fibroblastos (Cerda, 2009; Klein et al., 2012), el cual fue producto de osificación metaplásica (i.e., tejido no-óseo que adquiere capacidad de mineralizarse, Francillon Viellot et al., 1990; Horner et al., 2015).

No obstante, el avanzado grado de remodelación secundaria de la corteza interna en las costillas cervicales de *Skorpiovenator* obliteró todo rastro del tejido primario original. Por lo que no se descarta que las costillas cervicales de *Skorpiovenator* tuvieran un origen parcialmente metaplásico. Es decir, un origen bifásico donde los tendones comenzaron con una primera fase de mineralización metaplásica en la ontogenia temprana, y luego, una segunda fase donde la mineralización fue periosteal (evidenciada por la matriz pseudolamelar en la corteza externa) a medida que se alcanzaba la madurez somática, a la vez que la remodelación empezó a actuar eliminando los rastros de tejido primario de la región interna. Esto no es inusual, ya que ocurre en tendones de aves actuales (Landis y Silver, 2002) y ha sido propuesto como un mecanismo de formación en numerosos tendones de ornitópodos hadrosáuridos (Organ y Adams, 2005; Horner et al., 2015).

Ligamento supraespinal mineralizado en el sacro y su presencia en otros terópodos

El ligamento que caracteriza el aspecto dorsal de las espinas sacras es el ligamento supraespinal, el cual se continua anteriormente como el ligamento interespinoso en vértebras dorsales y se encuentra en todos los tetrápodos (Wilson et al., 2016). En varios saurópodos y terópodos la espina neural de las vértebras sacras se encuentra fusionada en una lámina continua, gruesa y texturalmente fibrosa, la cual ha sido interpretada en varias oportunidades como un ligamento mineralizado (Powell, 1987; Reid, 1996; Martínez et al., 2004; Farke y Sertich, 2013; Cuesta, 2018). Sin embargo, la mineralización del mismo mediante análisis histologicos ha sido corroborada en una contribución de Cerda et al. (2015), quiénes evidenciaron que las

espinas fusionadas del saurópodo *Epachtosaurus* Powell 1990 estaban unidas por un ligamento calcificado, producto de una mineralización metaplásica. Wilson et al. (2016) corroboraron lo mismo para el ligamento interspinal de la serie dorsal en el terópodo *Tyrannosaurus*.

El patrón observado en el tejido primario de la espina sacra de *Skorpiovenator* es congruente con la interpretación de un ligamento mineralizado; es decir, un tejido no-óseo totalmente diferenciado que adquirió capacidad para mineralizarse a través del proceso de metaplasia (Francillon Viellot et al. 1990; Horner et al., 2015). Así, las características del tejido previo se mantienen aún estando osificado. En *Skorpiovenator* se observó que el tejido primario que compone la muestra está caracterizado por lagunas de células óseas transversalmente gruesas (~15 µm de diámetro) y monorrefringentes, las cuales están embebidas en una matriz de fibras más finas birrefringentes, orientadas perpendicularmente a las primeras. Las lagunas de células óseas gruesas monorrefringentes representarían a las fibras elásticas que se orientan paralelamente al eje mayor del ligamento mineralizado (en este caso, el ligamento supraespinal). Además, las fibras gruesas están embebidas con fibras más finas birrefringentes, que corresponderían a las fibras colágenas que componen la matriz las cuales están orientadas perpendicularmente a las primeras y cuya birrefringencia se observa como un patrón "seriado" bajo luz polarizada. Esta doble conformación fibrilar sería indicativa de la naturaleza ligamentosa original de este tejido, como se observó en ligamentos elásticos de mamíferos actuales (Morocutti et al., 1991) y como fue hipotetizado en las espinas sacras de saurópodos titanosaurios (Cerda et al., 2015). Por lo que el ligamento que une las espinas neurales de las vértebras sacras en *Skorpiovenator*, el ligamento supraespinal, pudo mineralizarse y terminó por fusionarse generando la estructura que une las espinas neurales sacras entre sí. Esta condición contrasta histológicamente con la matriz primaria predominantemente longitudinal y bien vascularizada de los tendones osificados (Organ y Adams, 2005; Cerda, 2009; Klein et al., 2012), o la matriz extracelular rica en condrocitos de los cartílagos calcificados (Cerda y Chinsamy, 2012; Cerda et al., 2015).

En *Skorpiovenator* las espinas sacras están fusionadas entre sí mediante el ligamento supraespinal conformando una estructura continua y engrosada transversalmente, un rasgo presente en todos los terópodos ceratosaurios (e.g, *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*, *Eoabelisaurus*, *Elaphrosaurus* Janensch 1920,

Carnotaurus; Carrano y Sampson, 2008; Rauhut y Carrano, 2016), celofísidos (Colbert, 1989), tiranosaurios (Brochu, 2003), y también en saurópodos titanosaurios (Martínez et al., 2004; Cerda et al., 2015).

Se ha sugerido previamente que la presencia de tejido metaplásico en las espinas neurales del sacro responderían a fuerzas tensionales que habrían inducido a la mineralización de los ligamentos interespinales y supraespinales en vértebras de terópodos de mediano y gran tamaño (Wilson et al., 2016; Cuesta, 2018). No obstante, varios terópodos pequeños se caracterizan por tener espinas sacras unidas mediante una lámina ósea continua, como celofísidos (e.g., *Coelophysis* Cope 1887, Colbert, 1989; *Lucianovenator* Martínez y Apaldetti, 2017) y noasáuridos (e.g., *Masiakasaurus*, Carrano et al., 2002; *Elaphrosaurus*, Rauhut y Carrano, 2016), lo cual pone en discusión su presencia en terópodos de gran tamaño. Sin embargo, las proyecciones rugosas que caracterizan el aspecto dorsal de las espinas sacras están más desarrolladas en terópodos de gran tamaño que en los pequeños; por lo que tales rugosidades sí estarían relacionadas al tamaño corporal como plantearon previamente Wilson et al. (2016) y Cuesta (2018).

Estrategias de crecimiento en Abelisauroidea

Los abelisáuridos son un grupo bien conocido en cuanto a su anatomía y taxonomía, pero en contraste, los estudios paleohistológicos sobre estos terópodos son relativamente escasos, donde algunas contribuciones recientes han develado información relacionada con la dinámica de crecimiento (Cerda, 2015; Canale et al., 2016; Baiano y Cerda, 2017; D'Emic et al., 2017). La mayoría de estas contribuciones consisten en breves comunicaciones en congresos, con excepción del trabajo de Canale y colaboradores (2016). En cuanto al grupo hermano de los abelisáuridos, Noasauridae, la histología de esta familia ha sido reportada muy recientemente en algunas contribuciones (Lee y O'Connor, 2013; Evans et al., 2015; Wang et al., 2016; Martinelli et al., 2019; Souza et al., 2020), de las cuales destacan los trabajos de Lee y O'Connor (2013) y Souza et al. (2020) quienes evaluaron la microestructura ósea y la secuencia ontogenética analizando varios individuos de *Masiakasaurus* y *Vespersaurus*, respectivamente.

A primera vista, el ejemplar tipo de *Skorpiovenator* comparte con otros abelisáuridos un patrón general de crecimiento del tipo cíclico, interrumpido por líneas

de crecimiento detenido como se registró también en *Aucasaurus*, *Quilmesaurus*, *Majungasaurus* y el espécimen MMCh-PV 69 (Cerda, 2015; Canale et al, 2016; Baiano y Cerda, 2017; D'Emic et al., 2017). Además, la predominancia de tejido fibrolamelar en gran parte de la corteza y la presencia de una matriz pseudolamelar o lamelar en la corteza externa parecen ser también rasgos compartidos entre los abelisáuridos, lo que evidenciaría el rápido crecimiento inicial del hueso con una gradual reducción al alcanzar las primeras etapas de la madurez somática (i.e., presencia de Sistema Fundamental Externo). Este patrón se observa en los abelisáuridos de tamaño mediano a grande (ca. 5-9 metros), mientras que aquellos de menor tamaño, como en el caso del ejemplar MMCh-PV 69 (ca. 4 metros), el patrón de las fibras intrínsecas tiende a ser más ordenado en la corteza, la cual además, incluye un grueso *annulus* en la corteza media (Canale et al., 2016). Esta última estructura refleja una prolongada disminución de la tasa de crecimiento durante la ontogenia (Chinsamy-Turan, 2005), en contraste con la disminución abrupta del crecimiento observada en la corteza externa de *Skorpiovenator* y *Aucasaurus* (Cerda, 2015). Por ende, el abelisáurido MMCh-PV 69 habría tenido un crecimiento comparablemente más lento que el descripto para *Skorpiovenator* y otros abelisáuridos con abundante tejido fibrolamelar (e.g., *Aucasaurus*, *Quilmesaurus*). Tales características son consistentes con las distribuciones de las tasas de crecimiento en amniotas actuales (Case, 1978; Padian et al., 2004), entre los cuales los individuos de mayor tamaño (e.g., *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*) crecían generalmente a tasas mayores que aquellas vistas en taxones más pequeños (e.g., MMCh-PV 69).

En el caso de la histología de *Majungasaurus*, la cual fue reportada preliminarmente por D'Emic et al. (2017), el tejido primario se compone de hueso entretejido y pseudolamelar, mientras que el modelo estimado de crecimiento reveló que poseía una velocidad de crecimiento inusualmente lenta, tardando dos décadas en alcanzar el tamaño máximo (D'Emic et al., 2017). Esta condición contrasta con abelisáuridos de tamaño similar como *Skorpiovenator* y *Aucasaurus* (5-6 m, según Grillo y Delcourt, 2016), en los cuales las tasas de crecimiento eran relativamente elevadas, como lo sugiere la gran cantidad de tejido fibrolamelar.

Cuando se compara la dinámica general de crecimiento de los abelisáuridos con aquella presente en otros clados de terópodos no-avianos como averostros basales (Chinsamy, 1990; Evans et al., 2014), alosáuridos (Bybee et al., 2006), tiranosáuridos

(Horner y Padian, 2004) y espinosáuridos (Ibrahim et al., 2014), se observan tendencias similares como: buen desarrollo de tejido fibrolamelar en gran parte de la corteza, presencia de numerosas marcas de crecimiento como líneas de crecimiento detenido y *annuli*, así como abundante vascularización reticular o plexiforme. Estos resultados indican que los abelisáuridos comparten con numerosos terópodos de tamaño mediano a grande, una dinámica de crecimiento con altas tasas metabólicas, que habría llevado a los individuos a crecer de manera relativamente rápida hasta las etapas previas de la madurez somática, momento en el cual la tasa de crecimiento habría descendido abruptamente; como lo sugiere el empaquetamiento de líneas de crecimiento detenido en la periferia cortical.

Los noasáuridos *Masiakasaurus*, *Vespersaurus* y el ejemplar CCLPP 1490, exhiben tasas de crecimiento aún más lentas que aquellas inferidas para la mayoría de los abelisáuridos. Esta característica se sustenta en la presencia de una corteza con predominio de tejido pseudolamelar (Lee y O'Connor, 2013; Martinelli et al., 2019; Souza et al., 2020). Sin embargo, *Limusaurus,* un taxón del linaje de los noasáuridos Elaphrosaurinae del Jurásico (Rauhut y Carrano, 2016), muestra mayor dominancia de tejido fibrolamelar, probablemente constituyendo una característica plesiomórfica (Wang et al., 2016; Souza et al., 2020). Por esta razón, Souza et al. (2020) concluyeron que el patrón de crecimiento de los noasáuridos cretácicos se habría adquirido secundariamente, y, por otro lado, estaría correlacionada con el pequeño tamaño y la adaptación a un entorno hostil, factores que habrían favorecido estrategias de crecimiento lento (ver Woodward et al., 2011).

Como corolario, las estrategias de crecimiento dentro de Abelisauroidea estarían bien diferenciadas: 1) los abelisáuridos, por un lado, que representan formas de tamaño mediano a grande (e.g., *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*, *Quilmesaurus*) con estrategias de crecimiento relativamente rápido el cual se desacelera al alcanzar los primeros estadios de madurez esquelética; y 2) los noasáuridos representados por formas más pequeñas, los cuales se corresponden con la tendencia a depositar tejidos con fibras intrínsecas más ordenadas (i.e., pseudolamelar) indicando una tasa de crecimiento lenta y continua

a lo largo de la ontogenia.

CAPÍTULO 5

RECONSTRUCCIÓN MUSCULAR

INTRODUCCIÓN

La inferencia de anatomía blanda en arcosaurios extintos ha sido abordada por diferentes autores desde principios del siglo XX. Los primeros en realizar reconstrucciones musculares fueron Gregory y Camp (1918) y Romer (1923b, 1927), cuyos estudios estuvieron enfocados en el miembro posterior de diferentes grupos de dinosaurios, tanto saurisquios (e.g., *Tyrannosaurus*, *Dromiceiomimus* Parks 1926, *Ornitholestes* Osborn 1903) como ornitisquios (e.g. *Thescelosaurus* Gilmore 1913, *Triceratops* Marsh 1889). Los análisis miológicos subsiguientes en dinosaurios saurisquios se retoman en el último cuarto del siglo XX con las investigaciones realizadas por Galton (1969), Russell (1972), Borsuk-Bialynicka (1977), Cooper (1981), Nicholls y Russell (1985), y Gatesy (1990), donde abordaron con mayor detalle las inferencias del origen e inserción de los grupos musculares superficiales y profundos de la cintura pélvica y miembro posterior. Sin embargo, con el advenimiento de la inferencia filogenética durante la última década del siglo XX (Bryant y Russell, 1992), y fundamentalmente el Extant Phylogenetic Bracket propuesto por Witmer (1995a), los estudios miológicos cobraron un nuevo vigor y fueron ampliamente abordados desde

principios del siglo XXI hasta la actualidad. En este sentido las contribuciones que abarcan esta temática son numerosas en diferentes grupos de dinosaurios saurisquios e incluyeron la reconstrucción de la musculatura en varias regiones corporales como cuello (Snively y Russell, 2007), miembro anterior (Jasinoski et al., 2006; Burch, 2014, 2017; Cuesta, 2018; Otero, 2018), miembro posterior (Hutchinson 2001 a, b, 2002; Carrano y Hutchinson, 2002; Langer, 2003; Otero y Vizcaíno, 2008; Fechner, 2009; Grillo y Azevedo, 2011; Zinoviev, 2011; Ibiricu et al., 2018) y cola (Gatesy 1990, 1995; Persons y Currie, 2011 a, b).

Los trabajos fundacionales de Stephen Gatesy despertaron el interés en la locomoción de los dinosaurios terópodos respecto a la reducción que tuvo la cola en la línea evolutiva que da origen a las aves modernas (Gatesy, 1990, 1991, 1995). Posteriormente, John Hutchinson, discípulo de Gatesy, publicó numerosos trabajos integrales de musculatura enfocados en las regiones de la cintura pélvica y miembro posterior de dinosaurios saurisquios (Hutchinson y Gatesy, 2000; Hutchinson 2001a,b, 2002, 2006; Carrano y Hutchinson, 2002). Tales trabajos ampliaron notablemente la comprensión de la anatomía realizando inferencias musculares e hipotetizando los principales cambios evolutivos que ocurrieron en la musculatura apendicular de los principales linajes, haciendo énfasis en la línea que conduce a las aves modernas. Entre estas características se vio que el patrón de cambios morfológicos es consistente con la evolución funcional escalonada de la extremidad posterior dentro de Dinosauromorpha en la línea a Neornithes; donde muchas de las características de la cintura pélvica de las aves actuales ya se hayan en la cintura de los terópodos (Hutchinson, 2001a). Además, en cuanto al miembro posterior fue hipotetizado que los músculos extensores de la rodilla aumentaron tempranamente su tamaño y su brazo de momento en la evolución de los dinosaurios bípedos (Carrano, 2000; Hutchinson, 2001a,b). Y algo similar habría ocurrido con los músculos y tendones del zeugopodio y autopodio, los cuales habrían estado muy desarrollados para actuar en la estabilización y movimiento de las extremidades, las cuales se hicieron prominentes en muchos terópodos (Hutchinson y Gatesy, 2000; Hutchinson, 2001b, 2002; Carrano y Hutchinson, 2002).

Como se destacó en el capítulo de Introducción, La mayoría de los trabajos mencionados en dinosaurios terópodos han estado enfocados en la cintura pélvica, miembro posterior y cola de varios taxones del Hemisferio Norte (Gregory y Camp, 1918; Russell, 1972; Carrano y Hutchinson, 2002; Nicholls y Russell, 1985; Persons y

Currie, 2011b; Zinoviev, 2011). Las únicas excepciones dentro del Hemisferio Sur, en cuanto a saurisquios de locomoción bípeda se refiere, están representadas por el herrerasáurido *Staurikosaurus* Colbert 1990 de Brasil (Grillo y Azevedo, 2011) y el megaraptórido *Australovenator* de Australia (White et al., 2016), sin embargo, en este último solo fue reconstruido el autopodio. En contraste, el grupo de los abelisáuridos, uno de los grupos de terópodos más ampliamente distribuidos en Gondwana durante todo el periodo Cretácico, ha recibido muy poca atención. Hasta ahora, estudios relacionados a correlatos musculares están reservados al miembro anterior (Burch, 2017), miembro posterior (Novas et al., 2008), secuencia cervicodorsal (Méndez, 2012a,b, 2013), y apéndice caudal (Persons y Currie, 2011a).

La falta de trabajos miológicos no solo en este grupo en particular, sino en terópodos en general, y el alto grado de preservacion de los huesos de la cintura pelvica y miembro posterior en *Skorpiovenator*, constituye un excelente punto de partida en la inferencia muscular. La reconstrucción de la musculatura está basada en el reconocimiento de correlatos óseos, a través de su identificación previa en los grupos externos relacionados: cocodrilos y aves. La presencia de correlatos en los grupos actuales provee el modelo para inferir los sitios probables de origen e inserción en *Skorpiovenator* y han sido formalizados por varios autores en trabajos previos (Bryant y Russell, 1992; Witmer, 1995a). Finalmente, cabe destacar que la reconstrucción de la musculatura de *Skorpiovenator* incluye los músculos distales del miembro posterior y los propios del autopodio. Esto es importante destacar debido a que la mayoría de los trabajos previos enfocados en el miembro posterior de dinosaurios terópodos la inferencia de estos músculos ha sido evitada por sus niveles variables, y en general elevados, de especulación (Nicholls y Russell, 1985; Carrano y Hutchinson, 2002; Grillo y Azevedo, 2011).

METODOLOGÍA

Los elementos óseos preservados permiten hipotetizar la reconstrucción de la musculatura a través del método denominado Soporte Filogenético Viviente (EPB, Witmer, 1995a). Este método se basa en la optimización cladistica y las comparaciones anatómicas con grupos actuales (Maddison et al., 1984; Bryant y Russel, 1992). El EPB analiza la relación entre los tejidos blandos y sus correspondientes correlatos óseos en los animales actuales que constituyen los grupos externos al taxón fósil en cuestión,

basándose en el principio de homología (Fig. 5.1). A partir de aquí se formulan hipótesis acerca de la presencia de tejidos blandos y se contrastan en el taxón fósil.

Debido a que la especulación en la reconstrucción muscular no puede ser eliminada por completo, Witmer (1995a) propuso el empleo de los denominados "Niveles de inferencia", por los cuales "cualquier inferencia de algo que no pueda ser observado directamente involucra una medida de especulación" (Witmer, 1995a, pág. 27). Por lo que, estos niveles de inferencia están jerarquizados y proveen una estimación del nivel de especulación inherente a la reconstrucción de tejidos blandos. Existen tres niveles de inferencia:

- Nivel I: Asignación decisiva positiva en el nodo del grupo externo. Cuando ambos grupos actuales del EPB (para nuestro caso, aves y cocodrilos) poseen el carácter (y su correspondiente correlato óseo) inferido en el taxón fósil. Ejemplo: tubérculo iliofibular de la fíbula de cocodrilos y aves actuales, el cual es el sitio de inserción del *m. iliofibularis.*
- Nivel II: Asignación equívoca en el nodo del grupo externo. Sucede cuando la asignación del carácter solo se encuentra en uno de los grupos externos del EPB, y la asignación por lo tanto es equívoca. Ejemplo: rugosidades del metatarsiano V en cocodrilos se asocian a la insercion de los *mm. gastrocnemii*, mientras que en aves este hueso está ausente.
- Nivel III: Asignación decisiva negativa. Cuando el carácter hipotetizado en el fósil no se encuentra presente en ninguno de los dos grupos actuales del EPB. Ejemplo: espinas neurales bifurcadas en saurópodos dicreosáuridos, ausentes en arcosaurios actuales.

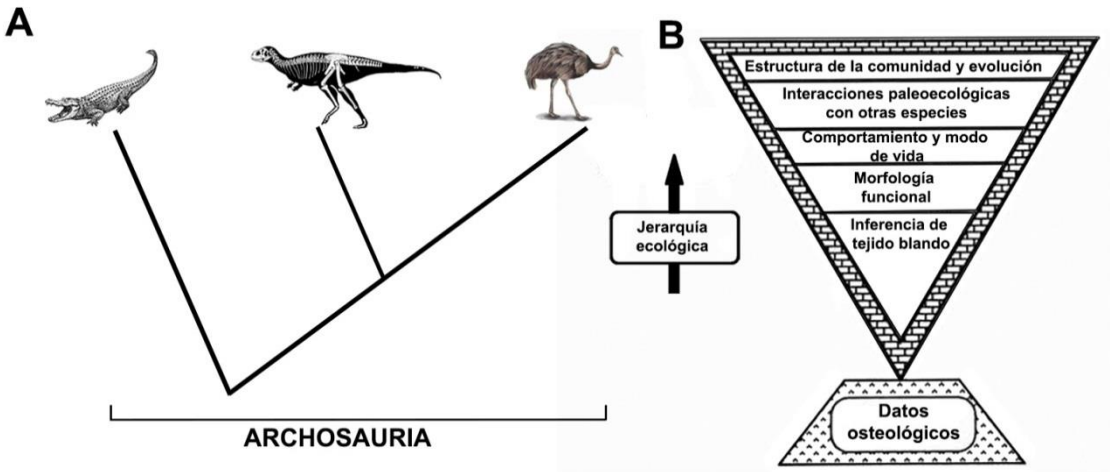

Figura 5.1. (A) Marco filogenético usado en la aplicación del Soporte Filogenético Viviente. (B) Pirámide invertida de inferencias, donde las inferencias hechas en los nivelas más bajos justifican las inferencias a gran escala (modificado de Witmer, 1995a).

Sin embargo, en algunos casos en que se tenga un carácter inferido con niveles II y III, la inferencia del mismo puede ser justificada si existe suficiente evidencia morfológica. Si la morfología del fósil se asemeja lo suficiente a la presente en el grupo externo viviente, y dada la asociación causal entre las características morfológicas y los tejidos blandos, entonces la inferencia de los tejidos blandos puede ser justificada (e.g., tendón secundario del *m. caudofemoralis longus*, Carrano y Hutchinson, 2002). Por otro lado, cuando no se reconociera un correlato óseo de un determinado tejido blando se otorga una jerarquía de inferencia paralela mediante el agregado de un superíndice (') a cada uno de los Niveles: I', II' y III'. Estas inferencias tienen menos soporte (=más especulación) que la de los correspondientes Niveles I, II y III, pero más que las del siguiente nivel. En este sentido, un Nivel I se prefiere antes que un Nivel I', pero un Nivel I' es relativamente mejor que un Nivel II, debido a que este último es muy especulativo (Witmer, 1995a). Por ejemplo, cocodrilos y aves vivientes poseen el *m. abductor digiti IV* en el autopodio pero no están asociados a ningún correlato, por lo que reconstruir este músculo en un terópodo involucra un Nivel de Inferencia I'.

En la presente tesis los sitios de origen e inserción de los principales grupos musculares de *Skorpiovenator* se describen y reconstruyen a través del análisis y comparación con arcosaurios actuales (i.e., cocodrilos y aves), los cuales forman el marco anatómico de comparación. Para ello, se realizaron disecciones de material fresco de cocodrilos y aves actuales (tanto paleognatas como neognatas), con énfasis en las formas caminadoras (ver Capítulo 3, Materiales y Métodos). Además se visualizaron los correlatos óseos presentes en cada elemento óseo en el material fresco una vez removidos los músculos. En *Skorpiovenator,* solo se reconstruyeron sitios de origen e inserción muscular con Niveles de Inferencia I, I' y II (i.e., al menos un grupo actual debe tener la característica y el correlato asociado que sea homólogo al presente en el taxón fósil). Salvo excepciones, músculos con Nivel II' no fueron reconstruidos. Por otro lado, las inferencias de tipo III y III' fueron excluidas totalmente debido a que son altamente especulativas. Se asumió que las áreas con cicatrices musculares solo permiten una estimación relativa del tamaño total del músculo en cuestión (Bryant y Seymour, 1990).

Además de las disecciones, en orden de establecer homologías con los músculos en los grupos actuales se utilizó una amplia bibliografía referente a cocodrilos (Romer, 1923a; Brinkman, 1980; Cong, 1998; Hutchinson, 2001a; Hutchinson y Gatesy, 2006; Otero et al., 2010; Allen et al., 2014; Klinkhamer et al., 2017; Pereyra et al., 2018), aves caminadoras (Patak y Baldwin, 1998; Gangl et al., 2004; Zinoviev, 2006; Fechner, 2009; Brinkmann, 2010; Picasso et al., 2010; Lamas et al., 2014; Suzuki et al., 2014; Hutchinson et al., 2015) y aves voladoras (Hudson, 1937; George y Berger, 1966; Vanden Berge y Zweers, 1993; Mosto et al., 2013; Mosto, 2016; Lo Coco et al., 2020). Asimismo, se efectuaron comparaciones con otras reconstrucciones musculares realizadas en terópodos con el objetivo de establecer similitudes y diferencias en cuanto a los correlatos óseos (Romer, 1923a; Russell, 1985; Hutchinson, 2001a,b; Carrano y Hutchinson, 2002; Grillo y Azevedo, 2011; White et al., 2016).

Aunque parte de los objetivos de esta tesis incluyen brindar una reconstrucción lo más objetiva y completa posible de los tejidos musculares de cintura pélvica y miembro posterior en *Skorpiovenator*, es necesario realizar previamente una revisión osteológica de esta región con el fin de identificar los accidentes óseos como correlatos, previa a la reconstrucción muscular.

RESULTADOS

CORRELATOS DE LA CINTURA PÉLVICA

Ilion

Este elemento es elongado, dorsoventralmente bajo y convexo a lo largo del margen dorsal, exhibiendo numerosas estriaciones (Fig. 5.2). Entre el ala preacetabular y el pedúnculo púbico se forma un pasaje trasversalmente corto, cuya expresión lateral está parcialmente cubierta por la lámina ventral del ala preacetabular; además una fosa tenue caracteriza la superficie anterior del péduncuio púbico (Fig. 5.2 B). Esta fosa aunque homóloga en posición, no constituye una verdadera fosa preacetabular (o *cuppedicus*) como la presente en terópodos tetanuros en la cual la fosa es transversalmente ancha, claramente delimitada por rebordes y excava la superficie laterodorsal del pedúnculo púbico (Gauthier, 1986; Hutchinson, 2001a). Por otro lado, la superficie lateral del ala postacetabular de *Skorpiovenator* está caracterizada por presentar numerosas rugosidades y algunas estrías, principalmente en el sector más posterior.

La superficie lateral del ilion es cóncava y carece de estriaciones marcadas (Fig. 5.2 A); mientras que el área posterior del ala postacetabular posee una zona con rugosidades marcadas. Aunque la mayor parte de la superficie lateral es mayormente cóncava, sobre el sector central de la hoja ilíaca existe una prominencia vertical, apenas marcada, que se extiende desde la cresta supraacetabular hasta la mitad de la altura del ilion. Este rasgo no está registrado en otros abelisauroideos, pero si en terópodos tetanuros como *Allosaurus* y *Piatnizkysaurus* (Benson, 2008). Por lo que constituye una autapomorfía de *Skorpiovenator*, dentro de Ceratosauria. Por otro lado, dicha prominencia, no llega a ser la cresta bien marcada existente en los tiranosáuridos (Brochu, 2003; Holtz, 2004), aunque la misma posición relativa lleva a pensar que son estructuras homólogas.

El margen ventral del ala postacetabular es cóncavo en vista lateral y forma la plataforma brevis (Bonaparte et al., 1990; Novas et al., 2010). La fosa que excava la plataforma, la fosa brevis, es amplia cuando es observada ventralmente, la superficie es lisa y se profundiza posteriormente como ocurre en todos los ceratosaurios (Carrano, 2007; Pol y Rauhut, 2012).

El pedúnculo púbico es anteroposteriormente amplio y en el sector lateroventral está ornamentado por abundantes tubérculos (Fig. 5.2 F). Este pedúnculo tiene un margen posterior ligeramente cóncavo que corresponde a la superficie acetabular, mientras que por otro lado, la superficie anterior es convexa y relativamente suave. El pedúnculo isquiático, el cual es más pequeño que su par púbico, es continuo con la lámina medial de la fosa brevis. La superficie posterior del pedúnculo isquial posee numerosas rugosidades que se continúan en el isquion.

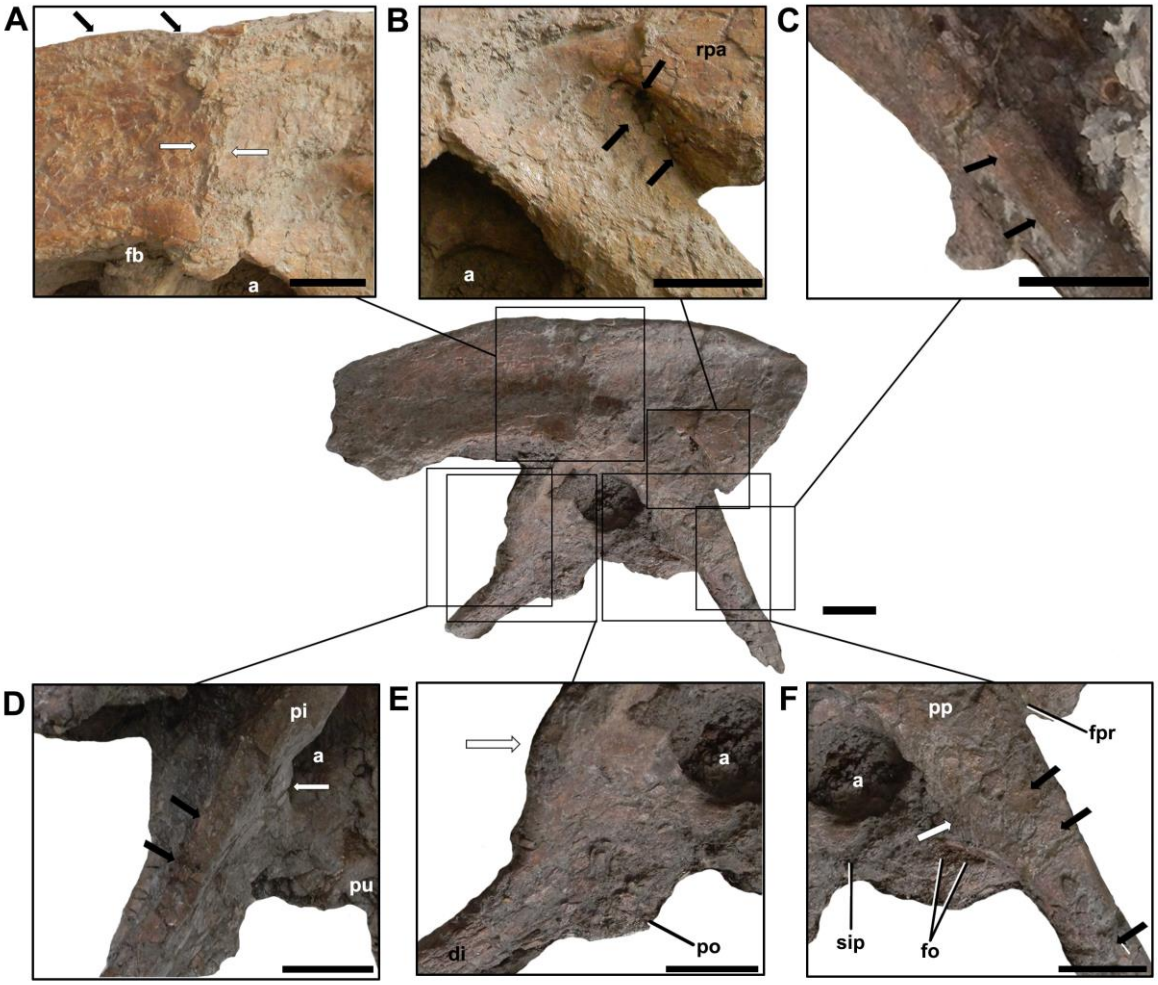

Figura 5.2. Correlatos de la cintura pélvica de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) Zona lateral del ilion, mostrando la prominencia medial (flechas blancas) y estrías dorsales (flechas negras). (B) Fosa preacetabular en detalle (flechas negras). (C) Pubis en vista anterior mostrando crestas longitudinales (flechas negras). (D) Isquion en vista posterolateral mostrando algunas crestas (flechas negras) y un montículo rugoso (flecha blanca). (E) Isquion en vista lateral, flecha blanca indica el montículo del FTI III. (F) Detalle del pubis en vista lateral mostrando rugosidades (flecha blanca) y algunos tubérculos y estrías dispersos (flechas negras). **Abreviaturas: a**, acetábulo; **amb,** tubérculo ambiens; **di**, diáfisis isquial; **fb**, fosa brevis; **fo**, foramen obturador; **fpr**, fosa preacetabular; **pi**, pedúnculo isquial; **po**, proceso obturador; **pp**, pedúnculo púbico; **pu**, pubis; **rpa**, rama preacetabular; **sip**, sutura isquiopúbica. Escala 5 cm.

Pubis

Este elemento carece de su extremo distal, preservando solo la región subacetabular y la porción proximal del vástago púbico. El sector anterolateral del

pedúnculo ilíaco muestra una pequeña saliencia ósea llamada tubérculo *ambiens* (Bonaparte et al., 1990), el cual está poco desarrollado y es mayormente liso, con algunas estriaciones dispersas (Fig. 5.2 F). Este proceso es similar al presente en *Carnotaurus* (MACN-CH-894) y *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236). Las superficies anterior y posterior del vástago del pubis son predominantemente lisas, aunque existen algunas escasas estriaciones proximodistalmente extendidas (Fig. 5.2 C).

Isquion

El isquion está posteroventralmente dirigido, expandido proximalmente en una placa isquial, cuyo margen ventral posee un proceso obturador bien desarrollado, el cual está separado posteriormente de la diáfisis isquial por la muesca obturadora (Fig. 5.2 E). En la superficie posterolateral del isquion, justo por debajo del contacto ilíaco, hay una prominencia bien delimitada y revestida por rugosidades (Fig. 5.2 D). Posteriormente a la sutura isquiopúbica, hay una zona caracterizada por estrías poco marcadas. En cuanto a la porción preservada del vástago del isquion, las superficies anterior y posterior son generalmente lisas.

CORRELATOS DEL MIEMBRO POSTERIOR

Fémur

La cabeza femoral presenta algunos rasgos notables incluyendo superficie general estriada, y un reborde o labio posterior ligeramente proyectado, el cual está separado del resto de la superficie posterior por un surco oblicuo y moderadamente excavado (Fig. 5.3). Este surco está ornamentado por estrías marcadas, que corren paralelamente a la dirección principal del surco (Fig. 5.3 C). Por otro lado, la superficie ventral de la cabeza forma un gancho bien distintivo y proyectado ventralmente. La superficie anterior de la cabeza femoral es extremadamente rugosa.

En cuanto a los trocánteres, el mayor es confluente con la cabeza femoral. Tanto la superficie anterior y posterior del trocánter mayor poseen abundantes rugosidades, mayormente en forma de estrías longitudinales y numerosos tubérculos pequeños (Fig. 5.3 A). El trocánter menor es un proceso aliforme ubicado en el sector anterolateral del extremo proximal del fémur, en cuya superficie dorsal posee un perfil subrectangular como en otros abelisáuridos (e.g., *Carnotaurus*, MACN-CH 895; *Aucasaurus*, MCF-PVPH-236). El trocánter menor se encuentra separado de la diáfisis del fémur por un surco amplio y profundo, y en su base, sobre el sector anterior, existe un trocánter

accesorio poco desarrollado. Este se diferencia del trocánter accesorio presente en terópodos coelurosaurios, que es considerablemente mayor (Hutchinson, 2001b; Carrano, 2007). Tanto el trocánter menor como el accesorio muestran superficies ornamentadas con rugosidades, pero no tan fuertemente desarrolladas sobre la superficie como aquellas del trocánter mayor.

Por otro lado, otra estructura que caracteriza la superficie lateral y posterior del fémur proximal es la repisa trocantérica (Rowe, 1989; Novas, 1992). La misma está caracterizada por ser una proyección baja a modo de promontorio sigmoidal (Fig. 5.3 C, E), el cual es continuo desde la superficie posterior inmediatamente encima del cuarto trocánter y se extiende lateralmente en cercanías de la base del trocánter menor, sin alcanzar el aspecto anterior. La superficie de la diáfisis femoral, ventral a la repisa trocantérica, muestra una depresión proximodistalmente alargada y de textura levemente rugosa, la cual es bordeada medialmente por el cuarto trocánter (Fig. 5.3 F).

El trocánter cuarto forma una prominencia caudal sobre el margen posteromedial del vástago femoral (Fig. 5.3 E, F). El mismo está abultado lateromedialmente y alargado proximodistalmente. En vista lateral, el cuarto trocánter se extiende proximalmente hasta el mismo nivel del margen distal del trocánter menor. Su ornamentación se compone de abundantes tubérculos marcados, entre los cuales hay numerosos forámenes esparcidos; además, existe una línea intermuscular tenue que divide al cuarto trocánter en porciones medial y lateral (Fig. 5.3 F).

En cuanto a la superficie anterior del vástago femoral, hay una línea intermuscular que comienza desde la base del trocánter accesorio y se extiende proximodistalmente sobre el fémur hasta que alcanza el sector proximal de la cresta mediodistal. La línea probablemente se corresponda con la *linea intermuscularis cranialis* de Hutchinson (2001b). Esta se encuentra generalmente ornamentada por rugosidades y algunos tubérculos pequeños. Sobre la superficie anterior del sector distal femoral, y algo lateral a la línea intermuscular anterior, se observa una prominencia redondeada (Fig. 5.3 B). Una prominencia muy similar fue reportada en el fémur de un abelisáurido indeterminado de Brasil (CPP 174, Novas et al., 2008), la cual esta ornamentada por numerosas estriaciones horizontales. En cambio, la prominencia del fémur de *Skorpiovenator* carece de tales estriaciones. Por otro lado, en la superficie posterolateral del vástago femoral de *Skorpiovenator* se encuentra presente una robusta

y marcada línea intermuscular (=*linea intermuscularis caudalis*; Hutchinson, 2001b) que se extiende proximodistalmente sobre el fémur. La línea intermuscular posterior comienza al mismo nivel del cuarto trocánter y finaliza distalmente en la porción proximal de la fosa poplítea.

El extremo distal del fémur exhibe una cresta marcada en su margen anteromedial, denominada también "cresta mediodistal" por varios autores (Bonaparte et al., 1990; Novas et al., 2008). La superficie medial y anterior de esta cresta, están caracterizadas por ser ligeramente rugosas con algunos tubérculos pequeños y esparcidos. La cresta mediodistal se encuentra típicamente presente en ceratosaurios, como sucede en *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus* y *Carnotaurus* (Carrano y Sampson, 2008; Novas, 2009). Una fosa longitudinal y notoria caracteriza la superficie medial, posterior a la cresta mediodistal. Por otro lado, la superficie posterior del fémur distal muestra una fosa poplítea poco profunda, que se extiende proximalmente hasta la altura media de la cresta mediodistal. Proximal a la fosa poplítea, sobre la superficie posterolateral de la diáfisis femoral, hay algunas rugosidades en forma de promontorios muy pequeños (Fig. 5.3 D). En el sector posteromedial no se puede apreciar la ornamentación debido a que esta superficie está erosionada. Una cresta poco marcada separa a la fosa poplítea del sector articular distal. En cuanto a los cóndilos: el tibial es posteriormente suave, pero la superficie medial posee algunas estriaciones tenues; mientras que el cóndilo fibular es completamente liso.

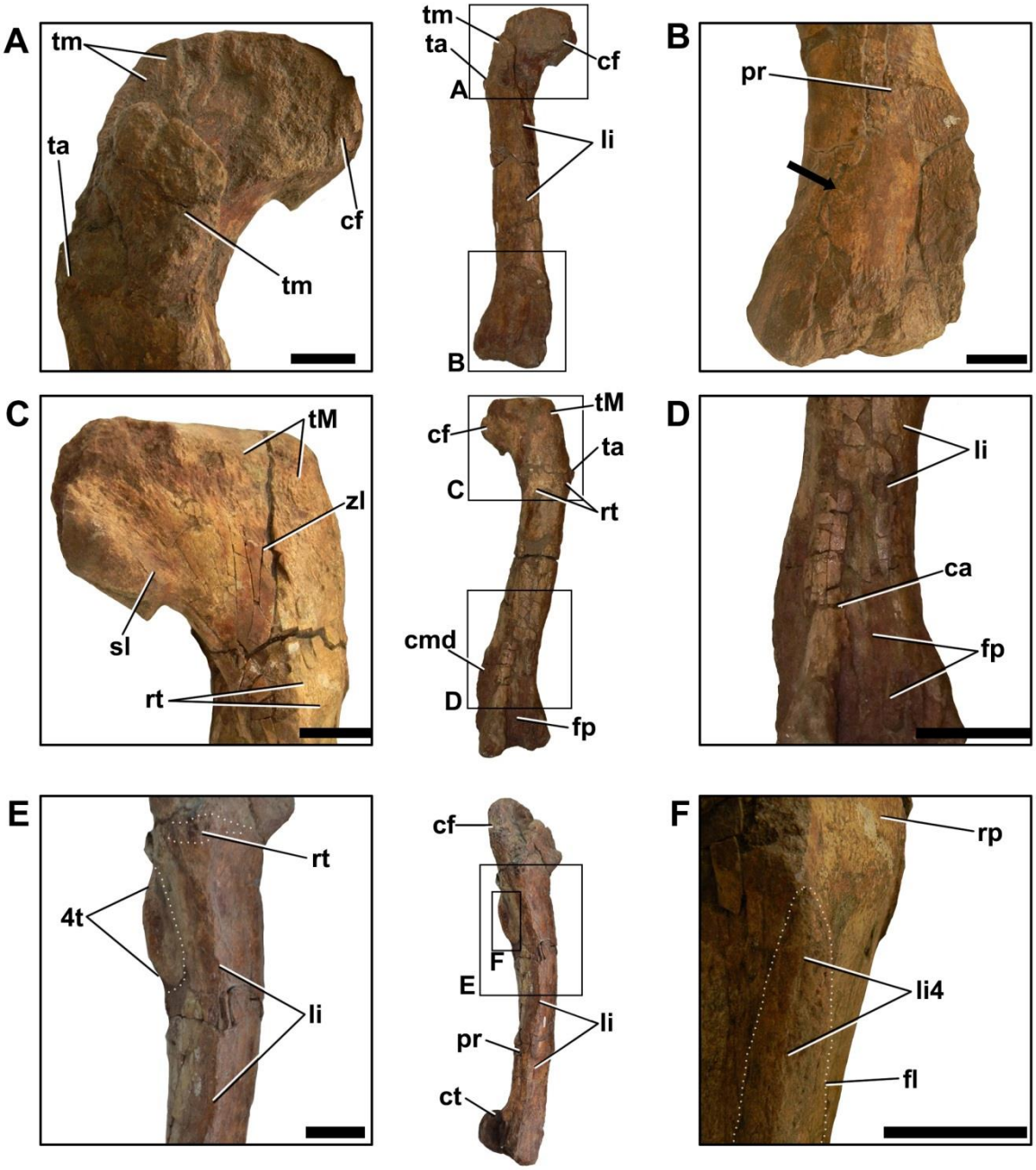

Figura 5.3. Correlatos del fémur de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) Vista anterior del fémur proximal. (B) Vista anterior del fémur distal; flecha negra indica una zona generalmente lisa. (C) Vista posterior del fémur proximal. (D) Vista posterior del fémur distal. (E) Vista posterior de la diáfisis femoral mostrando en detalle el cuarto trocánter y la repisa trocantérica (líneas punteadas). (F) Detalle del cuarto trocánter (línea punteada), en vista posterior, mostrando la línea intermuscular. **Abreviaturas**: **4t**, cuarto trocánter ; **ca**, cresta abductora; **cf**, cabeza femoral; **cm**, cresta mediodistal; **ct**, cóndilo tibial; **fl**, fosa lateral; **li**, linea intermuscular; **li4**, línea intermuscular del cuarto trocánter; **pr**, promontorio rugoso; **rt**, repisa trocantérica; **sl**, surco para ligamento; **ta**, trocánter accesorio; **tM**, trocánter mayor; tm**,** trocánter menor; **zl**, zona lisa. Escala 5 cm.

Tibia

La tibia es un hueso largo y casi recto en vista lateral, siendo ligeramente menor en longitud que el fémur (Fig. 5.4). La textura de ambos cóndilos articulares proximales es generalmente lisa.

La superficie medial de la cresta cnemial muestra cicatrices musculares muy distinguibles (Fig. 5.4 D): 1) el sector dorsolateral es una zona intensamente ornamentada por rugosidades, surcos y pequeños tubérculos dispersos; 2) distalmente a este último sector, hay un promontorio redondeado y liso muy notorio el cual destaca de las rugosidades circundantes; 3), la mayor parte de la superficie medial de la cresta cnemial se caracteriza por numerosas rugosidades y algunos surcos orientados oblicuamente; y, 4) la zona ventromedial de la cresta cnemial, presenta un surco oblicuo poco profundo y rugoso. Distalmente a esta última zona, existe una fosa pequeña subcircular bordeada por estrías bien marcadas, ubicada anteriormente a la cresta fibular. La base de la cresta cnemial, en la superficie anterior, también exhibe rugosidades aunque menos marcadas que aquellas observadas en la superficie medial.

La superficie anterolateral de la cresta cnemial posee una cobertura rugosa que se expande distalmente hacia el sector lateroventral (Fig. 5.4 C, F). Una fosa subcircular superficialmente rugosa caracteriza el sector posteroventral de la cresta cnemial, anterior a la cresta fibular. En la superficie posterolateral de la tibia proximal, posterior a la cresta fibular, se observa un promontorio pronunciado, ovoide y fuertemente ornamentado (Fig. 5.4 B, E). La cresta fibular es continua con el borde dorsal de la cresta cnemial formando un margen redondeado, engrosado y muy ornamentado.

Sobre la superficie lateral de la diáfisis tibial, y distalmente a la cresta fibular, se encuentra la “faceta fibular” (Fig. 5.4 C), un reborde óseo bajo y que se extiende en forma de banda hasta el extremo distal de la tibia, cerca del sector proximal del maléolo lateral. En vista lateral, la faceta fibular es anteroposteriormente ancha en el sector medio de la diáfisis, comparada con los extremos proximal y distal donde es más angosta. Esta faceta fibular es sumamente rugosa a lo largo de la mayor parte de su recorrido, aunque en el tramo cercano al maléolo lateral distal las rugosidades son casi inexistentes. Una faceta fibular ancha y rugosa está también presente en los abelisáuridos *Ekrixinatosaurus* (MUCPv-294), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), y *Xenotarsosaurus* (Martínez et al., 1986). En cuanto al aspecto medial de la diáfisis

tibial, la misma es predominantemente lisa aunque en el sector central de la diáfisis existe una línea que se extiende proximodistalmente y está ligeramente ornamentada. Respecto al extremo distal de la tibia, la superficie anterior y posterior de ambos maléolos es lisa.

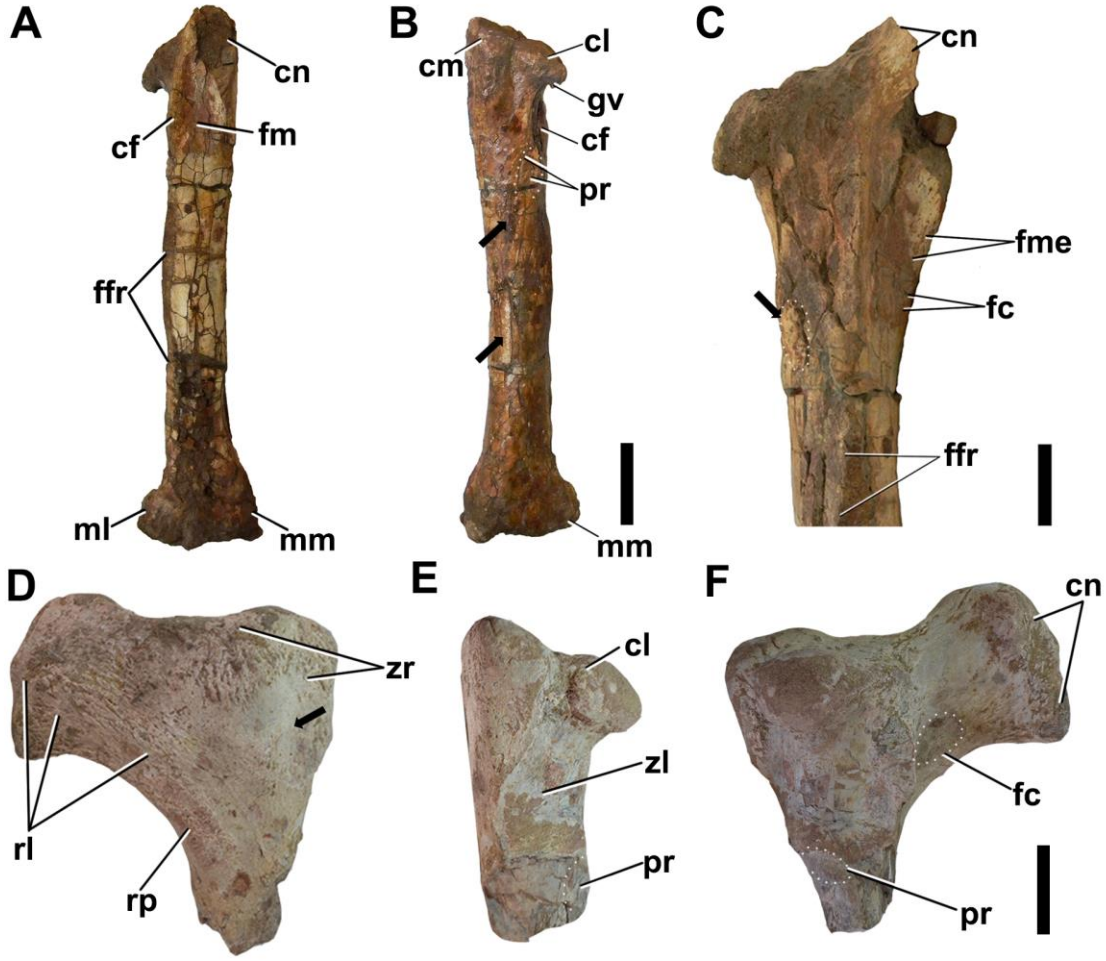

Figura 5.4. Correlatos de la tibia izquierda de *Skorpiovenator bustingorryi*, holotipo (A-C) y material referido (D-F). (A) vista anterior de la tibia derecha. (B) Vista posterior, flechas negras muestran estriaciones dispersas en la diáfisis. (C) Detalle del sector proximal en vista lateral, flecha negra indica promontorio rugoso del POP. (D) Tibia proximal en vista medial mostrando la cresta cnemial con diferentes patrones de rugosidades; flecha negra indica un montículo elevado liso. (E) Tibia proximal en vista posterior. (F) Tibia proximal en vista lateral mostrando la fosa medial. **Abreviaturas**: **cf**,cresta fibular; **cl**, cóndilo lateral; **cm**, cóndilo medial, **cn**, cresta cnemial; **fc**, fosa circular; **ffr,** faceta fibular rugosa; **fm**, fosa medial; **fme**, fosa medial estriada; **gv**, gancho ventral; **ml**, maléolo lateral; **mm**, maléolo medial; **pr**, promontorio rugoso;

rl, rugosidades longitudinales; **rp**, rugosidades pequeñas; **zl**, zona lisa; **zr**, zona rugosa. Escala 10 cm (A) y 5 cm (B-F).

Fíbula

Este hueso es un elemento largo y sumamente grácil, cuando es comparado con la tibia (Fig. 5.5). La superficie proximal articular es lisa, excepto en su sector anterior el cual muestra rugosidades muy dispersas en la superficie. En vista lateral, el extremo proximal es ligeramente convexo y de textura suave, aunque existen algunas estriaciones marcadas sobre la superficie posterior y anterior (Fig. 5.5 C). Distal al extremo proximal, sobre la superficie anterior, se hace presente el tubérculo iliofibular, el cual es prominente y se caracteriza por abundantes rugosidades (Fig. 5.5 A); rasgo ampliamente presente entre los ceratosaurios abelisauroideos (Rauhut, 2003; Carrano y Sampson, 2008). La diáfisis fibular muestra en la superficie anterior, y parcialmente sobre la medial, un surco poco profundo que comienza en el tubérculo iliofibular y se extiende hasta la zona media de la diáfisis (Fig. 5.5 A, C). Los límites del surco se caracterizan por presentar rugosidades poco marcadas.

La característica más notable del extremo proximal de la fíbula, es la excavación amplia, profunda y posteromedialmente dirigida, llamada fosa medial (Fig. 5.5 A). Ésta se encuentra bordeada dorsalmente por una cresta dorsal de la superficie articular proximal, y a su vez, anteriormente por una cresta oblicua muy marcada, la cresta tibial. Algo particular sobre la superficie de la fosa medial es la presencia de tres pequeñas depresiones ovaladas, continuas y separadas entre sí por crestas someras. La fosa medial está ampliamente distribuida en Abelisauroidea, sin embargo las depresiones ovaladas dentro de la fosa se hayan en pocos taxones como *Xenotarsosaurus* (MACN-réplica) y *Majungasaurus* (Carrano, 2007). El extremo distal de la fíbula de *Skorpiovenator* está poco expandido anteroposteriormente, con la superficie lateral convexa y decorada por algunas crestas que corren proximodistalmente.

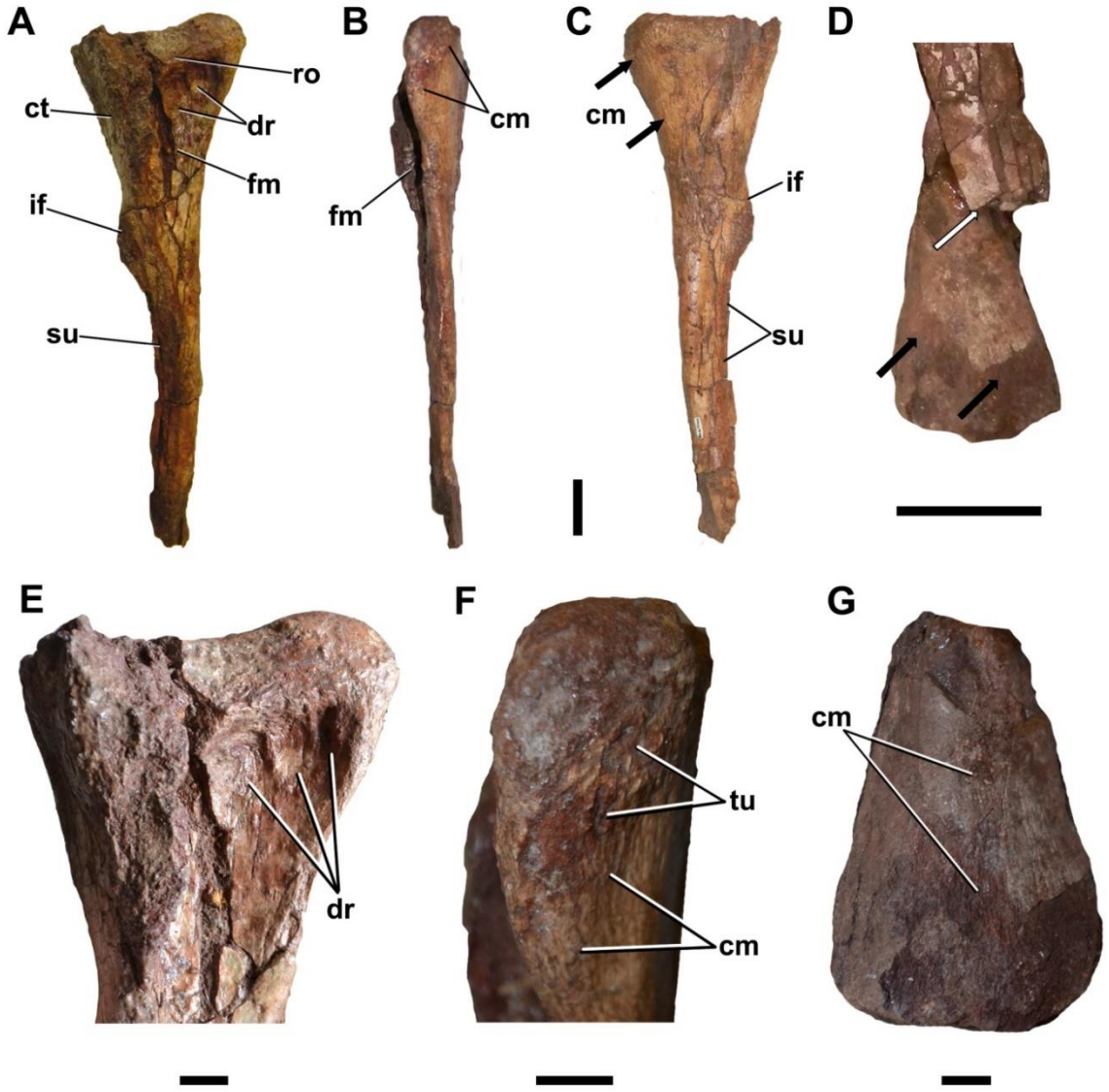

Figura 5.5. Correlatos en la fibula derecha de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) Vista medial. (B) Vista posterior. (C) Vista lateral; flechas negras indican rugosidades. (D) Extremo distal de la fibula izquierda, en vista anterior; flechas negras indican estriaciones, flecha blanca indica rotura en la diáfisis. (E) Detalle de las depresiones redondeadas en la fosa medial. Detalle de las cicatrices musculares en la (F) superficie posterior del extremo proximal y (G) superficie anterior del extremo distal. **Abreviaturas**: **cm,** cicatrices musculares; **ct**, cresta tibial, **dr**, depresiones redondas; **if**, tubérculo iliofibular; **fm**, fosa medial; **su**, surco; **tu,** tubérculos. Escala 5 cm (A-D) y 2 cm (E-G).

Astrágalo

Las únicas estructuras preservadas son el proceso ascendente y el cóndilo medial del astrágalo derecho, el cual se encuentra parcialmente fusionado a la tibia. Sin embargo, lo que se encuentra preservado no permite corroborar la presencia de correlatos (e.g., tubérculos, estrías, etc.).

Metatarsianos

Los metatarsianos II, III y IV se encuentran articulados a lo largo de su diáfisis desde la porción proximal hasta dos tercios de su longitud, siendo divergentes distalmente (Fig. 5.6). Todos los metatarsianos tienen una buena exposición de su superficie anterior, una condición típica en abelisauroideos (Coria et al., 2002; Novas et al., 2004), *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920) y varios tetanuros basales (Madsen, 1976; Currie y Zhao, 1993).

El metatarsiano II posee una pequeña expansión posterior en su articulación con el metatarsiano III (Fig. 5.6 A, B). La zona proximoventral del sector proximal se caracteriza por estrías muy tenues. En el tercio distal de la diáfisis, sobre la superficie posterior, existe un promontorio elevado caracterizado por presentar rugosidades. El extremo distal del metatarsiano II muestra una fosa somera dorsalmente, y un foramen colateral lateralmente.

El metatarsiano III es el hueso más largo del autopodio, siendo marcadamente más ancho en su sector central en comparación con los metatarsianos II y IV (Fig. 5.6 E, F). La superficie proximal es amplia posteriormente, donde posee una fuerte expansión posterior para contactar con el metatarsiano II. Además, el tarsiano distal III está fusionado al extremo proximal y adopta también la forma de proyección posterior. La superficie proximoventral muestra algunas estriaciones tenues y proximodistalmente extendidas (Fig. 5.6 B). Sobre el tercio distal de la diáfisis del metatarsiano III, existe un abultamiento elongado anteroposteriormente y ornamentado por rugosidades, el cual se correlaciona con el montículo rugoso similarmente posicionado en la diáfisis de los metatarsianos II y IV. En el extremo distal y dorsal del metatarsiano III se encuentra una amplia fosa con forma de “D”. Los forámenes colaterales son profundos y asimétricos.

El metatarsiano IV, en el aspecto anterior no muestra rasgos notorios, mientras que la superficie posteromedial está caracterizada por un abultamiento elongado y relativamente rugoso, al igual que el abultamiento ventral del metatarsiano II y III (Fig.

5.6 F). En el sector distal, ambos cóndilos articulares están desarrollados como crestas agudas que se proyectan posteriormente.

Finalmente, el metatarsiano V es un elemento sigmoidal y pequeño (Fig. 5.6 I), posee un cuarto de la longitud del metatarsiano III. La superficie proximal exhibe protuberancias de poca altura. La zona distal se caracteriza por una saliencia formada por numerosas estrías y algunos tubérculos.

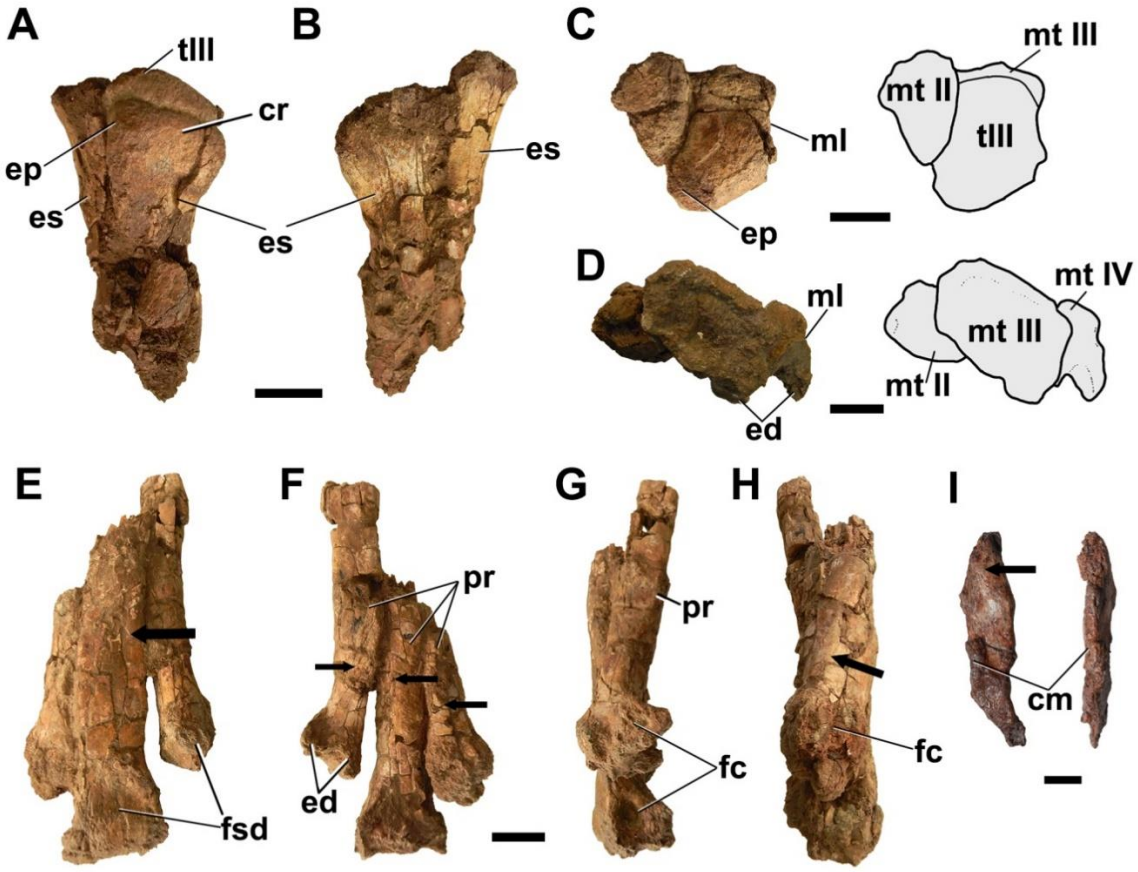

Figura 5.6. Correlatos en metatarsianos *Skorpiovenator bustingorryi*. (A-C) Metatarsianos II y III proximales del pie derecho. (D-H) Metatarsianos II-IV distales del pie izquierdo. (A) Metatarso proximal en vista dorsal y (B) ventral. (C) Metatarso en vista proximal. (D) Metatarso izquierdo en vista distal. (E) y (F) Extremo distal del metatarso en vista dorsal y ventral, respectivamente; flechas negras marcan protuberancias rugosas. (G) y (H) Vista lateral y medial, respectivamente. (I) Metatarsiano V en vista dorsal y lateral; flecha negra indicando área con tubérculos pequeños. **Abreviaturas**: **cm**, cicatrices musculares, **cr**, cresta; **ed**, expansiones distales; **ep**, expansión posterior; **es**, estriaciones; **fc**, foramen colateral; **fsd**, fosa dorsal distal; **ml,** muesca lateral; **mt II-IV**, metatarsianos II-IV; **pr**, promontorios rugosos; **tIII**, tarsiano III. Escala 5 cm (A-H) y 1 cm (I).

Falanges

Todas las falanges, a excepción de la falange pre-ungueal del dedo I (falange I-1), poseen una superficie elevada y ligeramente estriada sobre el proceso posterodorsal. Asimismo, todas las falanges en la superficie dorsal distal poseen (con diferentes grados de desarrollo) una fosa extensora somera y lisa de contorno subcuadrangular. La superficie proximoventral de todas las falanges posee una fosa flexora ornamentada por abundantes rugosidades (Fig. 5.7). La superficie lateral en algunas falanges está decorada por zonas estriadas, que delimitan los márgenes externos de las caras articulares. Sin embargo, un rasgo notorio en las falanges proximales del dígito IV es que poseen una excavación subcircular en la superficie medial del sector proximoventral (Fig. 5.7 E). Finalmente, los forámenes colaterales suelen ser asimétricos, profundos y de diámetro variable en todas las falanges.

En cuanto a la única falange ungueal preservada, que corresponde al dedo IV (falange IV-5), exhibe una fosa extensora somera y rugosa en la superficie próximo-ventral en lugar de un tubérculo flexor bien desarrollado, un rasgo propio de los terópodos abelisáuridos (Novas y Bandyopadhyay, 2001).

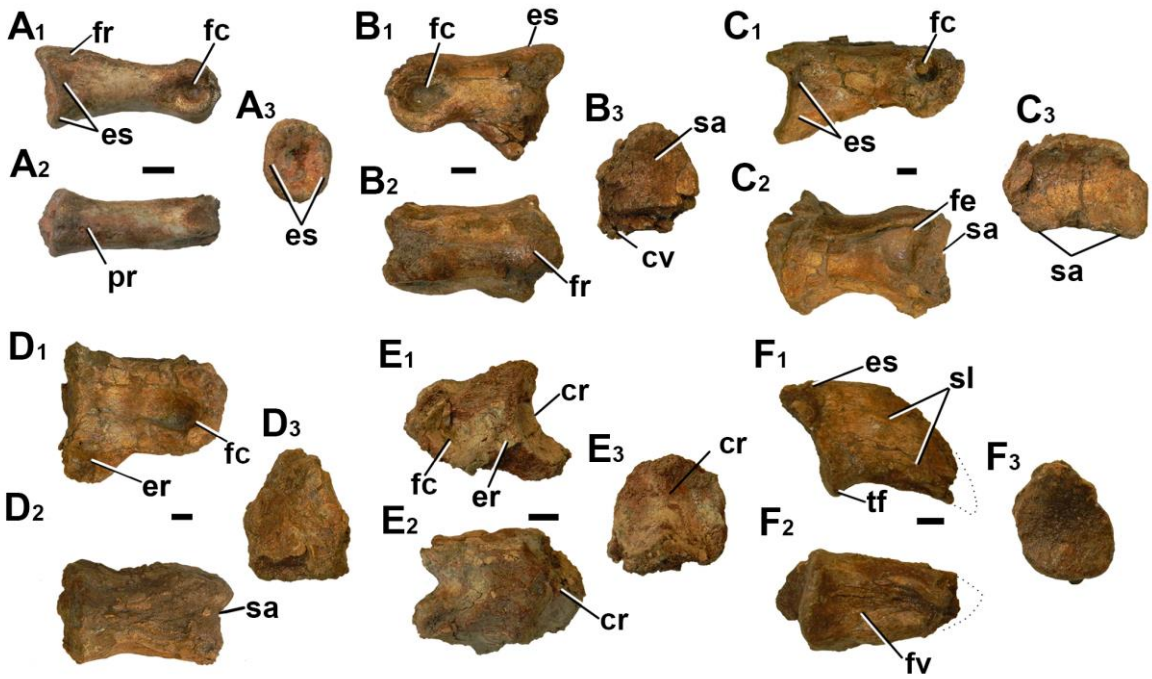

Figura 5.7. Detalles de algunas falanges pre-ungueales y ungueales seleccionadas de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) Falange derecha I-1 en vista lateral, ventral y proximal. (A1-

A3). (B) Falange izquierda II-2 en vista lateral, dorsal y proximal (B1-B3). (C) Falange izquierda III-2 en vista medial, dorsal y proximal (C1-C3). (D) Falange izquierda IV-1 en vista medial, dorsal y proximal (D1-D3). (E) Falange derecha IV-3 en vista medial, dorsal y proximal (E1-E3). (F) Falange ungueal derecha IV-5 en vista lateral, ventral y proximal (F1-F3). **Abreviaturas**: **cm**, cresta media; **cv,** crestas ventrales; **er**, excavación redonda; **es,** estriaciones laterales; **fc**, foramen colateral; **fe,** fosa extensora; **fr,** fosa redonda; **fv**, fosa ventral; **pr,** prominencia; **sa**, superficie articular; **sl**, surcos laterales; **te,** tubérculo extensor; **tf**, tubérculo flexor. Escala 1 cm.

MÚSCULOS EN ARCOSAURIOS ACTUALES Y RECONSTRUCCIÓN EN *SKORPIOVENATOR*

Numerosos trabajos mencionan que los arcosaurios actuales poseen aproximadamente 13 grupos musculares en la cintura pélvica y el miembro posterior, incluyendo algunos que se asocian directamente con la musculatura axial y el apéndice caudal (Vanden Berg y Zweers, 1993; Cong et al., 1998; Carrano y Hutchinson, 2002; Fechner, 2009). Estos grupos musculares son el Triceps femoris, *iliofibularis*, Grupo Dorsal Profundo, Grupo *flexor cruris*, *mm. adductores aemores*, *mm. puboischiofemorales externi, m. ischiotrochantericus, mm. caudofemorales*, *mm. gastrocnemii*, Grupo Digital Flexor, Grupo Digital Extensor, fibulares, y músculos menores del sector inferior del miembro y autopodio (Figs. 5.8, 5.9). La totalidad de los músculos en arcosaurios está listado en la Tabla 5.1.

Todos estos grupos se hayan bien representados en Crocodylia, mientras que en Neornithes algunos de estos grupos poseen una reducción e incluso pérdida de algunos músculos como aquellos del Grupo *flexor cruris* (seis músculos en cocodrilos, dos en aves), *mm. caudofemorales* (reducidos o ausentes), y varios músculos inferiores del miembro y del autopodio que se hayan ausentes o fuertemente reducidos a tendones. Mucho de estos cambios están relacionados con la morfología apendicular y constituyen la base para la inferencia de algunos músculos cuando los correlatos están ausentes (e.g., Inferencias Nivel I' y II'; Carrano y Hutchinson, 2002); por ejemplo, los músculos interdigitales suelen disponerse entre los metatarsianos sin dejar correlatos evidentes. Finalmente, la descripción general de cada músculo en arcosaurios actuales se basa en los ejemplares disectados y la bibliografía citada; sólo en los casos que ciertos músculos representen diferencias por el tipo de hábito locomotor (e.g., ave caminadora o voladora), serán debidamente mencionados.

Tabla 5.1. Homologías de los músculos apendiculares de arcosaurios actuales. **Abreviaturas**: *m.*, músculo (singular de *musculus*); *mm.*, músculos (plural de *musculi*).

TABLA 5.1

GRUPO/MÚSCULOS	CROCODYLIA	AVES
Triceps Femoris		
IT I-III / IC+IL	*M. iliotibialis* I-III	*M. iliotibialis cranialis et lateralis*
AMB	*M. ambiens*	*M. ambiens*
FMTE / FMTL	*M. femorotibialis externus*	*M. femorotibialis lateralis*
FMTI / FMTI+FMTM	*M. femorotibialis internus*	*M. femorotibialis intermedius et M. femorotibialis medialis*
Iliofibularis	*M. iliofibularis*	*M. iliofibularis*
Grupo Dorsal Profundo		
IF / IFE+ITC	*M. iliofemoralis*	*Mm. iliofemoralis externus et M. iliotrochantericus caudalis*
PIFI II/ ITCR+ITM	*M. puboischiofemoralis internus* II	*M. iliotrochantericus cranialis y M. iliotrochantericus medius*
PIFI I/ IFI	*M. puboischiofemoralis internus* I	*M. iliofemoralis internus*
Grupo Flexor Cruris		
PIT	*M. puboischiotibialis*	-
FTI I	*M. flexor tibialis internus* I	-
FTI II	*M. flexor tibialis internus* II	-
FTI III / FCM	*M. flexor tibialis internus* III	*M. flexor cruris medialis*
FTI IV	*M. flexor cruris internus* IV	-

FTE / FCLP	*M. flexor tibialis externus*	*M. flexor cruris lateralis pars pelvica*
Mm. Adductors Femores		
ADD I / PIFM	*M. adductor femoris* I	*M. puboischiofemoralis pars medialis*
ADD II / PIFL	*M. adductor femoris* II	*M. puboischiofemoralis pars lateralis*
Mm. Puboischiofemorales Externi		
PIFE I / OL	*M. puboischiofemoralis externus* I	*M. obturatorius lateralis*
PIFE II / OM	*M. puboischiofemoralis externus* II	*M. obturatorius medialis*
PIFE III	*M. puboischiofemoralis externus* III	-
ISTR / ISF	*M. ischiotrochantericus*	*M. ischiofemoralis*
Mm. Caudofemorales		
CFB / CFP	*M. caudofemoralis brevis*	*M. caudofemoralis pars pelvica*
CFL / CFC	*M. caudofemoralis longus*	*M. caudofemoralis pars caudalis*
Mm. Gastrocnemii		
GE / GL + GIM	*M. gastrocnemius externus*	*Mm. gastrocnemii pars lateralis et intermedia*
GI / GM	*M. gastrocnemius internus*	*M. gastrocnemius pars medialis*

Grupo Digital Flexor		
FHL	*M. flexor hallucis longus*	*M. flexor hallucis longus*
FDL	*M. flexor digitorum longus*	*M. flexor digitorum longus*
FDBS	*Mm. flexores digitorum breves superficialis*	*Mm. flexores perforatus II, III et IV*
FDBP	*Mm. flexores digitorum breves profundus*	(FDBP II-IV ausente) solo *m. flexor hallucis brevis*
L	*Mm. lumbricales*	*Mm. Lumbricales*

Grupo Digital Extensor		
EDL	*M. extensor digitorum longus*	*M. extensor digitorum longus*
EDB	*M. extensor digitorum brevis*	EDB II ausente, solo *m. extensor digitorum brevis III et* IV
EHL	*M. extensor hallucis longus*	*M. extensor hallucis longus*
TA / TC	*M. tibialis anterior*	*M. tibialis cranialis*

Fibulares		
FL	*M. fibularis longus*	*M. fibularis longus*
FB	*M. fibularis brevis*	*M. fibularis brevis*
Músculos menores del sector inferior del miembro		
POP	*M. popliteus*	*M. popliteus*
IOC	*M. interosseous cruris*	-
PP	*M. pronator profundus*	-
ABD II-IV	*M. abductor II et IV*	*M. abductor II et IV*
ID/AD II-IV	*Mm. interdigitii*	*M. adductor II et IV*

Grupo Triceps Femoris
Mm. iliotibiales I-III (IT)

Es un músculo voluminoso y superficial que cubre la lámina ilíaca y el sector dorsolateral del fémur, siendo el más voluminoso del Grupo Triceps Femoris. Está compuesto por tres cabezas que, tanto en cocodrilos como en aves, poseen orígenes e inserciones tendinosas, aunque en algunos taxones tienen orígenes carnosos (e.g., *Rhea*, obs. pers.; Picasso, 2010). En cocodrilos, los *mm. iliotibiales* se enumeran en sentido anteroposterior y son tres (I-III). El *m. iliotibialis I* (IT I) se origina en la superficie anterodorsal, mientras que la porción media (*m.iliotibialis II*/IT II) surge de la superficie dorsolateral, dorsal al origen del *m. iliofemoralis* (*Caiman, Rhea,* obs. pers.), siendo el más voluminoso de los *mm. iliotibiales* (Carrano y Huthinson, 2002). Finalmente, la porción posterior (*m. iliotibialis III*/IT III) se origina dorsalmente, justo posteriormente al *m. iliotibialis II* y cubriendo el origen del *m. iliofibularis.* En Neornithes están presentes tres cabezas de este músculo (Fig. 5.9 A) donde la anterior corresponde al *m. iliotibialis cranialis*, mientras que el *m. iliotibialis lateralis* (*pars preacetabularis* y *pars postacetabularis*), se corresponde a las porciones media y caudal de cocodrilos, respectivamente (Vanden Berge y Zweers, 1993). Todas las cabezas de los *mm. iliotibiales* se originan a lo largo de la superficie dorsal de la lámina ilíaca. En cocodrilos, las tres cabezas convergen distalmente con el *m. ambiens* y *m. femorotibialis* en un tendón común que se inserta sobre la superficie anterior de la cresta cnemial de la tibia (*Caiman*, obs. pers.; Fig. 5.8 A); mientras que en aves se insertan en el ligamento patelar (Picasso, 2010). La función principal de los *mm. iliotibiales* es extender la articulación femorotibial. Sin embargo, este músculo también ayuda al *m. iliofemoralis* en la abducción y en la flexión del fémur (Fechner, 2009).

Inferencia. En *Skorpiovenator*, el origen de las tres cabezas se encuentra sobre la zona dorsal del ilion (Fig. 5.10), es decir, el IT I se origina sobre la superficie anterior del ilion, mientras que los IT II y IT III lo hacen desde la superficie dorsal, en la mitad anterior y en la mitad posterior respectivamente (Nivel de Inferencia I). En tanto, el tendón que agrupa las tres cabezas se inserta en la superficie anterolateral de la cresta cnemial, la cual está fuertemente ornamentada por abundates rugosidades y estriaciones (Nivel de Inferencia I), para luego confluir con aquellos del *m. ambiens* y los *mm. femorotibiales* formando el tendón extensor de la rodilla (Carrano y Hutchinson, 2002).

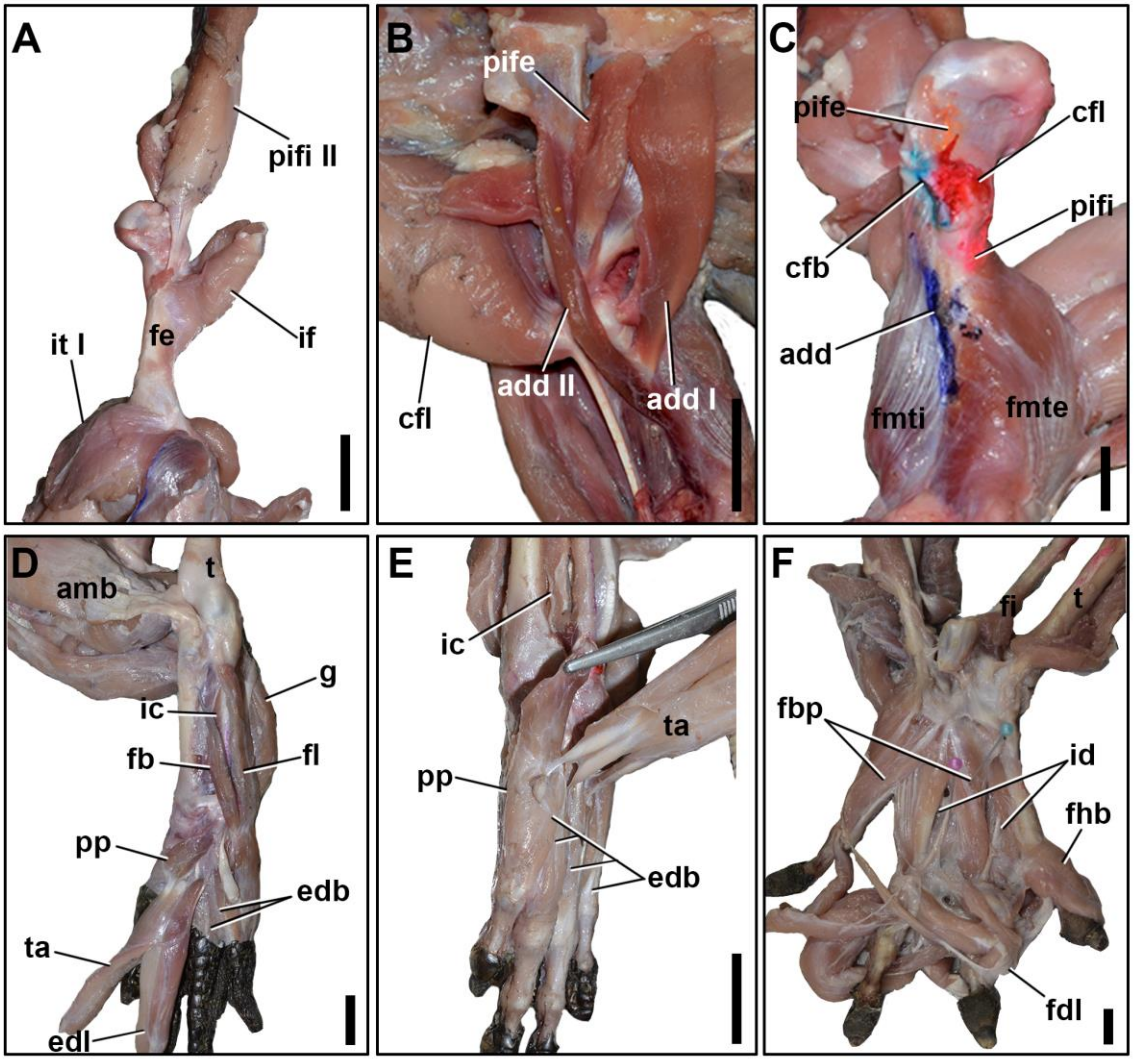

Figura 5.8. Principales músculos apendiculares de *Caiman yacare*: (A) Articulación femorotibial en vista anterior mostrando músculos del grupo tríceps femoris. (B) Zeugopodio en vista posterolateral mostrando músculos aductores y caudofemorales. (C) Músculos femorotibiales, e inserciones de los músculos caudofemorales (azul, rojo), puboischiofemorales (naranja), aductores (azul) y puboischiofemorales (rosado). (D) Principales grupos extensores del zeugopodio y autopodio; TA y EDL removidos. (E) Autopodio en vista anterolateral y principales grupos extensores. (F) Autopodio en vista ventral, mostrando músculos flexores e interdigitales profundos; flecha blanca indica FDL removido. Abreviaturas musculares según Tabla 1. **Abreviaturas adicionales**: **fe**, fémur, **fi**, fibula; **t**, tibia. Escala 2 cm (A-B, D-E) y 1 cm (C, F).

M. ambiens (AMB)

Este es un músculo elongado de una sola cabeza (en ciertos grupos de reptiles no-cocodrilianos y en aves), mientras que en cocodrilos se han reportado dos vientres (Romer, 1923; Suzuki et al., 2011). Sin embargo, no se ha reconocido esta división en *Caiman latirostris* (Otero et al., 2010) o *Caiman yacare* (obs. pers.). Este músculo se origina en el proceso *ambiens* o tubérculo púbico (Fechner, 2009), el cual se ubica sobre el pubis, anteroventralmente al acetábulo. La inserción es mediante un tendón que se fusiona a los *mm. iliotibiales* y *mm. femorotibiales* en la cresta cnemial de la tibia en cocodrilos (Otero et al., 2010; Fig. 5.8 D), mientras que en aves se inserta en el ligamento patelar (Picasso, 2010). Sin embargo, posee un tendón accesorio que se une a la cabeza externa del *mm. gastrocnemii*. El *m. ambiens* extiende la articulación femorotibial fundamentalmente en cocodrilos y aparentemente contribuye a la adducción del miembro en organismos que presentan una postura parasagital como las aves (Fechner, 2009).

Inferencia. En *Skorpiovenator*, el origen del *m. ambiens* se puede inferir debido a la presencia de un tubérculo *ambiens* (Fig. 5.10) bien marcado en la región anterolateral del pubis (Nivel de Inferencia I). En cambio, la inserción se infirió para la superficie anterior de la cresta cnemial (Nivel de Inferencia I); tal inserción habría sido compartida con los *mm. iliotibiales* y *mm. femorotibiales*.

Mm. femorotibiales (FMT)

Es un músculo voluminoso que, tanto en cocodrilos como en aves, cubre gran parte de la diáfisis femoral comprendida entre la cabeza femoral y los cóndilos distales. En cocodrilos está compuesto por dos cabezas bien diferenciadas de origen carnoso: *m. femorotibialis externus* (FMTE) y *m. femorotibialis internus* (FMTI). El *m. femorotibialis internus* se origina de la superficie anterior de la diáfisis femoral, mientras que el *m. femorotibialis externus*, de menor volumen, tiene un origen en la superficie posterior del fémur (Fig. 5.8 C). Ambas cabezas están separadas por la inserción del *m. iliofemoralis* (Otero et al., 2010). En aves, los *mm. femorotibiales* están compuesto por tres cabezas (Fig. 5.9 B): el *m. femorotibialis lateralis* (FMTL) topográficamente equivalente al FMTE, y el *m. femorotibialis intermedius et medialis* (FMTE y FMTM), equivalente al FMTI cocodriliano (Carrano y Hutchinson, 2002). En cocodrilos, los *mm. femorotibiales* poseen una inserción tendinosa única en la superficie

anteroproximal de la tibia, mientras que en aves la inserción tiene lugar en el ligamento patelar (Fechner, 2009). La función de los *mm. femorotibiales* es extender la articulación femorotibial.

El fémur de los arcosaurios preserva líneas intermusculares bien marcadas sobre la diáfisis femoral (Hutchinson 2001b). La línea intermuscular anterior se extiende proximodistalmente (=*linea intermuscularis cranialis*, Hutchinson, 2001b), separando los orígenes del *m. femorotibialis externus* y *m. femorotibialis internus.* Por otro lado, la línea intermuscular posterior (=*linea intermuscularis caudalis*, Hutchinson, 2001b) corre proximodistalmente en la superficie posterior del fémur, separando los paquetes del *m. femorotibialis externus* y *mm. adductores femores*. Finalmente, existe un tercer elemento, la línea intermuscular lateral, que dividiría alguna subdivisión del *m. femorotibialis externus* (Hutchinson 2001b).

Inferencia. En *Skorpiovenator*, el fémur preserva solo las líneas intermusculares anterior y posterior (Fig. 5.11), por lo que es posible inferir los orígenes de los *mm. femorotibiales* (Nivel de Inferencia I). Por su parte, la línea intermuscular posterior permite inferir la división entre el *m. femorotibialis externus* y la inserción del *m. adductor femoris 2*. La inserción de los *mm. femorotibiales* se encuentra en el aspecto anterolateral de la cresta cnemial de la tibia (Nivel de Inferencia I).

M. iliofibularis (ILFB)

Este músculo presenta una sola cabeza simple y delgada, que se localiza por debajo de los *mm. iliotibiales* y anterior al Grupo *Flexor Cruris*. En cocodrilos, el origen del *m. iliofibularis* es carnoso y se ubica en la superficie dorsolateral del ilion, ventral al *m. iliotibialis II* y anterodorsalmente al *m. iliofemoralis*. La inserción del ILFB tiene lugar en la superficie anterolateral de la fíbula, cerca del extremo proximal, sobre una cicatriz poco prominente (Suzuki et al., 2011). Además, el ILFB posee una inserción adicional mediante tendón en el mismo lugar de origen del *m. gastrocnemius internus*, cercana a la inserción del tendón secundario del *m. caudofemoralis longus* (Otero et al., 2010). La función del ILFB es flexionar la articulación de la rodilla, y extender y abducir la cadera.

En Aves, el ILFB es más voluminoso (Fig. 5.9 D), anteroposteriormente elongado y teniendo un origen carnoso sobre la superficie lateral de la cresta ilíaca postacetabular, justo ventralmente al origen del *m. iliotibialis lateralis*. Desde aquí la

forma del músculo es subtriangular y se angosta distalmente, hasta dar lugar a un tendón muy prominente que se inserta en el tubérculo iliofibular del sector proximal de la fíbula. Esta condición está presente tanto en aves caminadoras (e.g., *Rhea*, obs. pers.) como voladoras (e.g., *Tyto*, *Harpyaliaetus* obs. pers).

Inferencia. En cuanto a la inferencia del ILFB en *Skorpiovenator*, el origen del mismo probablemente se correspondiera con la superficie lateral del ilion, posteriormente a la prominencia vertical (Fig. 5.10). En este área no se reconocen correlatos como estrías o rugosidades, pero por posición probablemente se corresponda con un origen carnoso (Nivel de Inferencia I'), tal como se ha propuesto previamente para otros terópodos (e.g., *Tyrannosaurus*, Brochu, 2003). En cuanto a la inserción, el ILFB se inserta en el tubérculo anterolateral de la fíbula (Nivel de Inferencia I'; Fig. 5.13 D), el cual es prominente, porta numerosas cicatrices y se correlaciona con la cicatriz anterolateral de cocodrilos y el tubérculo iliofibular de aves (Carrano y Hutchinson, 2002; Hutchinson 2002).

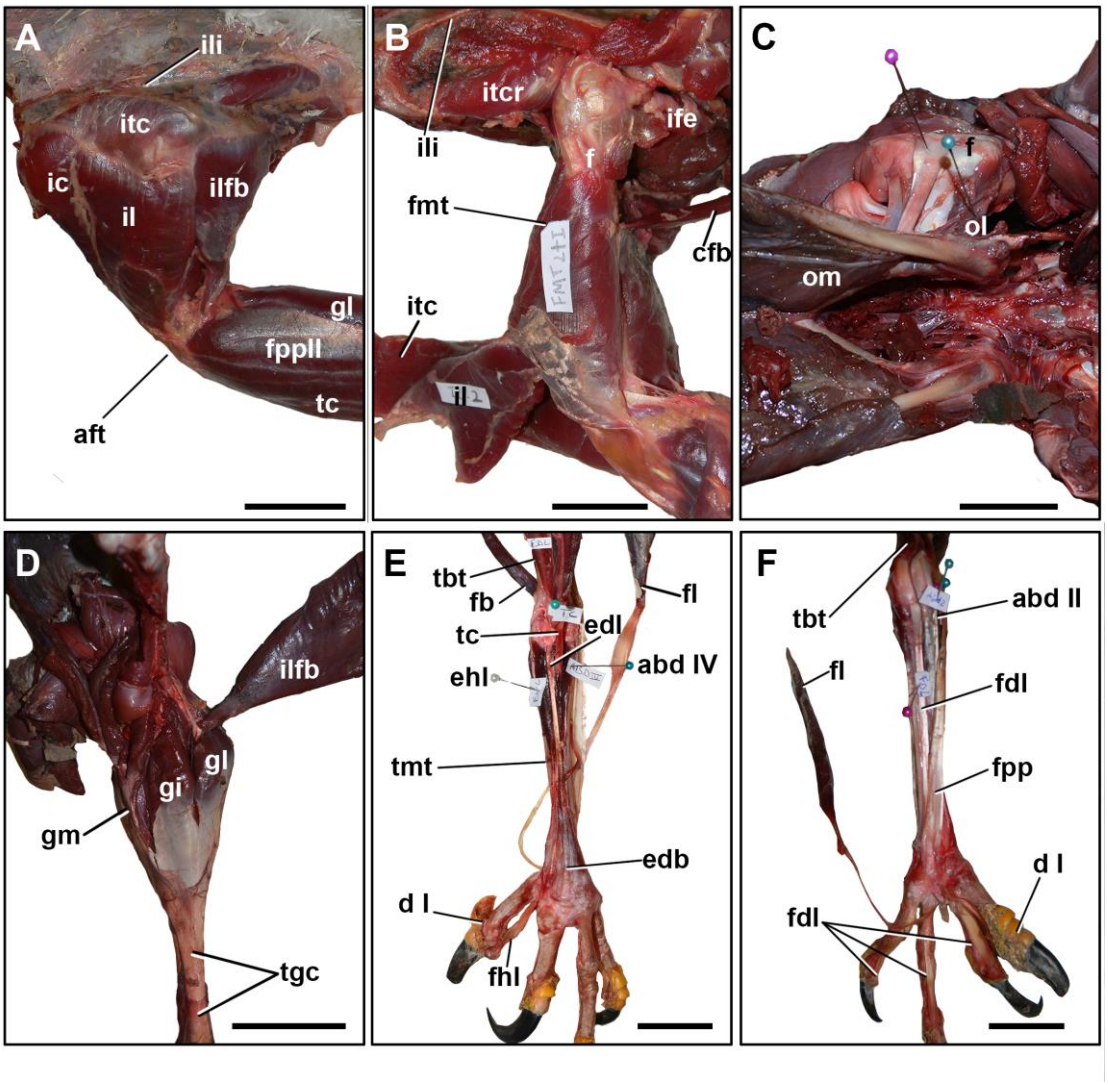

Figura 5.9. (A) Músculos iliotibiales en *Harpyliaetus*, en vista lateral izquierda. (B) Músculos femorotibiales en el fémur de *Harpyliaetus*, en vista lateral izquierda. (C) Cintura pélvica de *Rhea*, en vista ventral mostrando los músculos proximales superficiales *m. obturatorius* (ol y om). (D) Tibiotarso en vista posterior mostrando los músculos gastronemios e *m. iliofibularis* de *Rhea*. (E) Autopodio de *Harpyaliaetus* en vista dorsal mostrando los principales músculos extensores. (F) Autopodio de *Harpyaliaetus* en vista posterior mostrando los músculos flexores; *m. fibularis longus* (fl) separado en (E) y (F). Abreviaturas musculares según Tabla 5.1. **Abreviaturas adicionales**: **afm**, articulación femorotibial; **d I**, dedo I; **f**, fémur; **fpp**, m. flexor perforans et perforatus; **ili**, ilion; **tgc**, tendón común de los *mm. gastrocnemii*; **tbt**, tibiotarso; **tmt**, tarsometatarso. Escala 5 cm (A) y 3 cm (B-F).

Grupo Dorsal Profundo

Este grupo involucra varios paquetes musculares según el linaje de arcosaurios que se trate. Aunque la homología entre los diferentes músculos aún no está completamente definida (Rowe, 1986; Carrano y Hutchinson, 2002; Piechowski y Talanda, 2020), se reconoce que en cocodrilos y aves todos los músculos provienen de dos masas embrionarias. En reptiles no arcosaurios y cocodrilos, la primera de ellas se mantiene indivisa (representada por el *m. iliofemoralis*, IF), mientras que en el caso de las aves la porción embrionaria se divide en dos músculos: *m. iliofemoralis externus* (IFE) y *m. iliotrochantericus caudalis* (ITC), ambos derivados del *m. iliofemoralis* cocodriliano. En cuanto a la segunda masa embrionaria, en cocodrilos ésta se divide en *m. puboischiofemoralis internus I* (PIFI I) y *m. puboischiofemoralis internus II* (PIFI II), mientras que en el caso de las aves, la masa se divide en tres músculos: *m. iliofemoralis internus* (IFI), *m. iliotrochantericus cranialis* (ITCR) y *m. iliotrochantericus medius* (ITM).

La homología entre el *m. iliofemoralis internus* aviano como derivado del primitivo *m. puboischiofemoralis internus I* de cocodrilos está ampliamente aceptada (Romer, 1923; Carrano y Hutchinson, 2002; Fechner, 2009); sin embargo las homologías del *m. iliotrochantericus cranialis* y el *m. iliotrochantericus medius* no son del todo claras. La primera hipótesis postula que derivan del *m. puboischiofemoralis internus I* ancestral de los cocodrilos, mientras que una segunda hipótesis postula que derivan del *m. iliofemoralis* ancestral (ver al respecto Carrano y Hutchinson, 2002, y referencias en el texto).

M. iliofemoralis (IF)

Este músculo consiste en una sola masa indivisa en reptiles no arcosaurios y cocodrilos. En este último grupo el músculo se origina de manera carnosa sobre la superficie lateral de la lámina ilíaca, dorsal al acetábulo, anteroventral al *m. iliofibularis* y ventralmente al *m. iliotibialis II*. La inserción es carnosa sobre la superficie posterolateral del fémur (Fig. 5.8 A), más precisamente entre los orígenes de los *mm. femorotibialis externus* e *internus* (Hutchinson, 2001a,b).

En aves actuales, el primitivo IF está separado en 2 músculos: el *m. iliofemoralis externus* (IFE) y *m. iliotrochantericus caudalis* (ITC). El IFE es un pequeño músculo

cuyo origen carnoso está ubicado en la superficie laterodorsal del ilion (Fig. 5.9 B), posteriormente al ITC, anterior al ILFB y dorsal al acetábulo. La inserción es tendinosa sobre la cresta lateral del fémur (=*trochanter femoris,* Fechner, 2009; =*corpus femoris,* Picasso, 2010), que se considera homóloga a la repisa trocantérica presente en muchos grupos de dinosaurios (Hutchinson 2001b, 2002). Por otro lado, el ITC es un músculo más voluminoso, de origen carnoso, y que cubre una gran área sobre la superficie lateral de la lámina preacetabular. El origen está localizado anterior al IFE, posterior al ITM y ventral al IT I (Picasso, 2010; Mosto et al., 2016). La inserción del *m. iliotrochantericus caudalis* ocurre en el borde anterolateral de la cresta trocantérica (Fechner, 2009), la cual se considera homóloga al trocánter menor presente en terópodos no-avianos (=*trochanter anterior*, Rowe, 1986; Novas, 1992). El *m. iliofemoralis* en arcosaurios fundamentalmente abduce el miembro y estabiliza el fémur en el acetábulo.

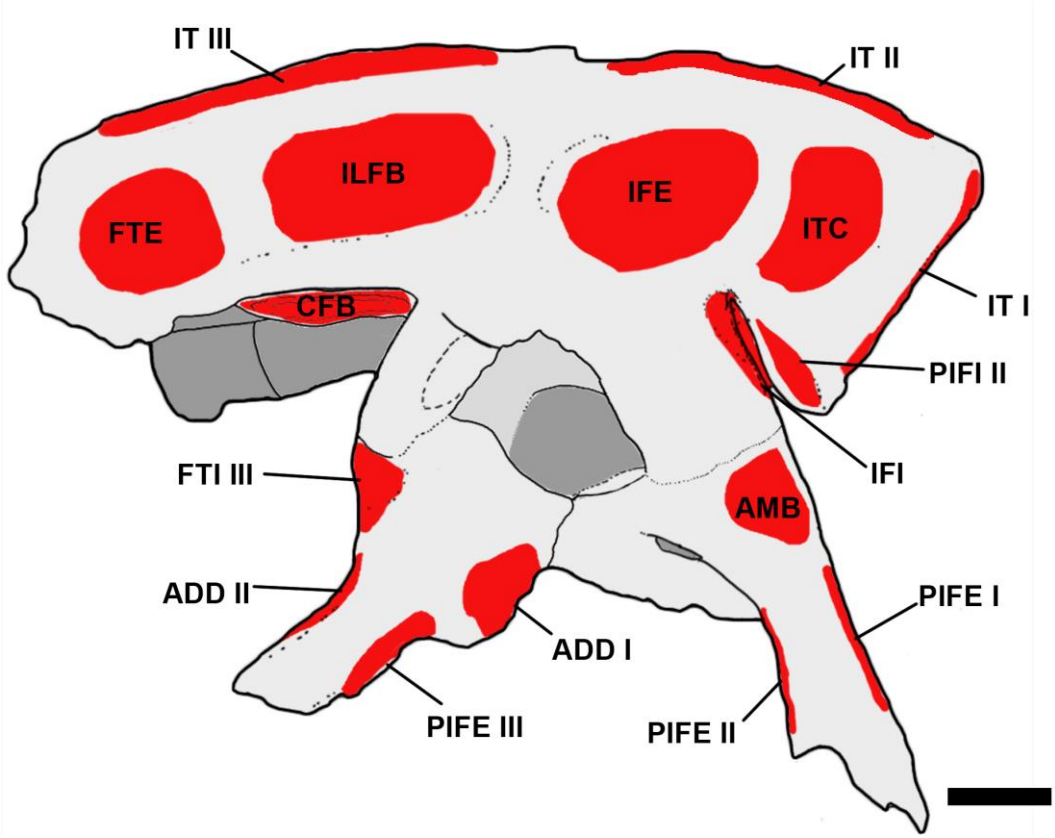

Figura 5.10. Reconstrucción muscular en la cintura pélvica de *Skorpiovenator bustingorryi*. Vértebras sacras y acetábulo en gris oscuro. Escala 10 cm.

Inferencia. Aunque la morfología presente en el ilion de *Skorpiovenator* no indique un origen bipartito del primitivo IF, la morfología del fémur sí presenta la evidencia para avalar esta partición que estaría representada por el IFE e ITC. De hecho, la separación del IF primitivo en 2 masas está evidenciada en el fémur desde Dinosauriformes basales, debido a la presencia de una repisa trocantérica (donde se inserta el IFE) y la cresta trocantérica (homóloga al trocánter menor) en donde se inserta el ITC (Rowe, 1986; Novas, 1996; Hutchinson y Gatesy, 2000; Hutchinson, 2001b). En *Skorpiovenator*, así como en todos los abelisáuridos, el fémur presenta una repisa trocantérica bien marcada y ornamentada por cicatrices musculares (Fig. 5.3 C), así como también un trocánter menor ligeramente ornamentado con estriaciones (Nivel de Inferencia II).

Sin embargo, el origen de ambos músculos es problemático. El origen del IFE e ITC en aves actuales se da en la superficie lateral del ala preacetabular mediante orígenes carnosos. *Skorpiovenator* preserva una porción preacetabular ligeramente cóncava, limitada dorsal y anteriormente por las crestas ilíacas ornamentadas (correspondientes al origen del IT II e IT III) y posteriormente por la prominencia medial. Además, la superficie es predominantemente lisa y carente de correlatos claros, por lo que la inferencia del IFE e ITC se ve reducida a la comparación topográfica con aves actuales. Como fue sugerido previamente por Carrano y Hutchinson (2002) para el terópodo *Tyrannosaurus*, la presencia de una cresta vertical en la superficie lateral del ílion puede constituir el límite posterior en el origen del IFE (Nivel de Inferencia I). Aunque *Skorpiovenator* no tenga una cresta aguda y demarcada como aquella de *Tyrannosaurus*, sí posee una prominencia medial que podría indicar un límite topográfico en el origen del IFE (Fig. 5.10). El IFE a su vez estaría circunscripto a la mitad posterior del ala preacetabular, entre los límites del IT II e ITC. Sin embargo, la demarcación entre IFE e ITC no es clara debido a la ausencia de correlatos, pero el ITC habría ocupado la superficie anterolateral del ala preacetabular (Nivel de Inferencia I'). Cabe remarcar que *Skorpiovenator* es el único abelisáurido conocido hasta ahora que exhibe una prominencia vertical en el sector central del ilion, un carácter autapomórfico. En otros abelisáuridos, la hoja ilíaca carece de tal prominencia, como se observa en *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010), y el ejemplar MAU Pv LI 547 (Méndez et al., 2018).

Siguiendo el planteo de Hutchinson (2002), el tamaño relativo de estos músculos se podría inferir a partir del desarrollo de los correlatos que marcan las inserciones. El

trocánter menor del fémur se encuentra muy desarrollado tanto anterior como proximalmente, condición compartida con terópodos tetanuros, pero que se diferencia respecto del trocánter menor pobremente desarrollado de saurisquios basales (e.g., *Coelophysis*, Colbert, 1989; *Herrerasaurus* Reig 1963 Novas, 1992). En cuanto a la repisa trocantérica, ésta se encuentra reducida a una pequeña proyección rugosa, con forma piramidal, que bordea distalmente la zona anterolateral del trocánter menor como se observa en otros ceratosaurios (Rowe, 1989), aunque en algunos taxones está fuertemente reducida (Carrano, 2007; Carrano y Sampson, 2008). Este desarrollo mucho mayor del trocánter menor, a su vez junto con el desarrollo anterior del ala preacetabular (Carrano, 2000), probablemente se correlacione con una mayor expansión del *m. iliotrochantericus caudalis*. Por otro lado, el *m. iliofemoralis externus* estaría mucho más reducido en volumen dada la repisa trocantérica reducida; una condición también presente en Neornithes actuales (e.g., *Rhea*, *Tyto*, obs. pers.; Mosto, 2016).

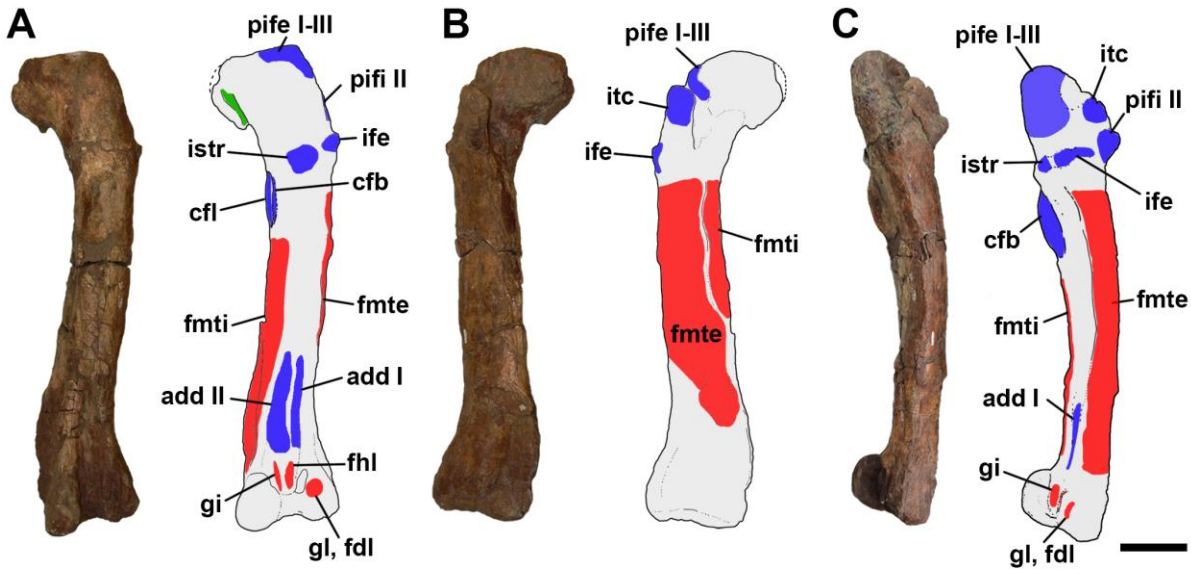

Figura 5.11. Reconstrucción muscular en el fémur de *Skorpiovenator bustingorryi*. Vista (A) posterior, (B) anterior, y (C) lateral. Origenes en rojo; inserciones en azul; surco del ligamento isquiofemoral en verde. Abreviaturas según Tabla 5.1. Escala 5 cm.

M. puboischiofemoralis internus I (PIFI I)/ *M. iliofemoralis internus* (IFI)

Este es un músculo triangular, de fibras paralelas con un origen bien amplio pero que se adelgaza distalmente. En cocodrilos, tiene un origen en la zona medioventral del ilion, proximal del isquion y costillas sacras. Desde allí, rodea anteriormente al ilion y

se extiende paralelamente al *m. puboischiofemoralis internus II*, insertándose mediante un tendón en la superficie medial del fémur proximal, anteromedial al cuarto trocánter (Otero et al., 2010).

En Aves en cambio, este músculo es conocido como *m. iliofemoralis internus* (IFI), estando más reducido en volumen respecto a la condición ancestral presente en cocodrilos. Se origina de la fosa preacetabular (=*fossa cuppedicus*), justo por delante del acetábulo (Hutchinson, 2001a), e inserta en la superficie proximomedial del fémur proximal; donde origen e inserción se dan de manera carnosa (e.g., *Tyto*, Mosto, 2016).

Inferencia. En *Skorpiovenator* existe un espacio entre el pedúnculo púbico y la lámina ventral del ala preacetabular; además una fosa excava pobremente el pedúnculo púbico (Fig. 5.10). Aunque esta morfología no representa una fosa preacetabular como fue señalado previamente (Rowe y Gauthier, 1990), debido a que una verdadera fosa preacetabular es una estructura transversalmente amplia y muy excavada; encontrándose en la linea de los celurosaurios (Hutchinson, 2011a). Sin embargo, aquí se considera que la fosa presente en *Skorpiovenator* es homóloga a la fosa preacetabular dado a su topografía equivalente; como también fue planteado por Novas et al. (2010) en el abelisáurido *Rahiolisaurus*. Esta fosa sería el lugar de origen del *m. puboischiofemoralis internus I* (Nivel de Inferencia II) siendo un carácter más derivado respecto a cocodrilos. No obstante, no habría adquirido una posición tan lateralizada como lo que se hipotetizó para numerosos celurosaurios (Hutchinson, 2001a; Carrano y Hutchinson, 2002). En cuanto a la inserción, esta se habría dado en la superficie proximomedial del fémur (Fig. 5.11), aunque la ubicación precisa no se puede determinar debido a la ausencia de correlatos marcados (Nivel de Inferencia I').

M. puboischiofemoralis internus II (PIFI II)

Este paquete también comprende una amplia masa muscular de forma triangular. Se origina de la superficie lateral de los centros de cada una de las últimas seis o siete vértebras dorsales, así como también de la superficie ventral de sus correspondientes procesos transversos. Tiene al menos una inserción tendinosa (dos en *Caiman yacare* y *Caiman latirostris*; Otero et al., 2010) en la región anteroproximal del fémur, lateral al origen del PIFI I (Fig. 5.8 A).

En el caso de Neornithes, aunque las homologías están discutidas, existe cierto consenso en que el *m. iliotrochantericus cranialis* y el *m. iliotrochantericus medialis* derivarían del ancestral PIFI II (Rowe, 1986; Hutchinson, 2001a). Ambos son músculos relativamente pequeños con orígenes carnosos en la superficie lateroventral del ala preacetabular, anterior a la fosa preacetabular y ventral al *m. iliotrochantericus caudalis* (Fig. 5.9 A, B). Ambos cuerpos musculares están fusionados, aunque en algunos casos se diferencian en el origen (e.g., *Tyto*, Mosto, 2016). El origen de estos músculos en aves muestra una transición hacia una posición más lateralizada, respecto a la posición ancestral de cocodrilos. La inserción es mediante un tendón dejando una cicatriz marcada en la zona anterolateral del fémur proximal, homóloga al trocánter accesorio del fémur de terópodos no avianos (Hutchinson, 2001b). La función de ambos, PIFI I y PIFI II, en arcosaurios es la protracción del fémur y la contribución en su adducción (Otero, 2010).

Inferencia. En *Skorpiovenator*, establecer el origen del *m. puboischiofemoralis internus II* es problemático. Podría originarse en la superficie lateral de los centros de las últimas vértebras dorsales como sucede en cocodrilos; sin embargo, no existen correlatos como fosas o crestas sobre los centros o los procesos transversos, que indiquen una clara correspondencia (Nivel de Inferencia II'). Por otro lado, si el origen ocurriera como en aves, donde la condición ancestral deriva en dos vientres musculares, el *mm. iliotrocantericii medialis* y *cranialis*, estas mismas se originan en la superficie lateroventral del ala preacetabular (también Nivel II'). *Skorpiovenator* tampoco presenta correlatos notorios en esta zona, por lo cual la especulación es mayor. En conclusión, ambas hipótesis en relación al origen suponen un alto grado de especulación con un Nivel de Inferencia II'.

Por otro lado, la inserción del PIFI II en *Skorpiovenator* se infiere sobre el trocánter accesorio (Nivel de Inferencia I), el cual está poco desarrollado y no muestra indicios de demarcación para inserciones separadas de los *Mm. iliotrocantericii medialis* y *cranialis* como sucede en aves; por lo que se infiere una cabeza sin dividir del PIFI II como en cocodrilos, el cual también se inserta en la superficie anteroproximal (Fig. 5.11).

Grupo flexor cruris

Este es un grupo que se compone de músculos fusiformes en la porción posterior de la cintura pélvica y se extienden hacia la articulación femorotibial, cuyas homologías no son del todo claras, pero existe consenso en que el número máximo de cabezas es seis (Romer 1923a,b; Carrano y Hutchinson, 2002; Hutchinson, 2002; Otero, 2010; Grillo y Azevedo, 2011). En cocodrilos, el número máximo de cabezas del grupo flexor cruris están conformados en dos grupos distintivos: un grupo externo, con el *m. puboischiotibialis* (PIT) y dos cabezas del *m. flexor tibialis internus* (*m. flexor tibialis internus I et* II/FTI I y II, respectivamente), y un grupo interno con las restantes dos cabezas del *m. flexor tibialis internus* (*m. flexor tibialis internus III et IV*/FTI III y IV) (Carrano y Hutchinson, 2002). Además, la última cabeza corresponde al *m. flexor tibialis externus* (FTE). Se ha reportado la ausencia del *m. flexor tibialis internus IV* para ciertas especies (e.g. *Caiman latirostris*, Otero, 2010). Por otro lado, en aves este grupo muscular se encuentra fuertemente reducido a solo dos cabezas: el *m. flexor cruris medialis* (= *m. flexor tibialis internus III*) y el *m. flexor cruris lateralis pars pelvica* (= *m. flexor tibialis externus*); aunque puede existir un vientro accesorio, llamado *m. flexor cruris lateralis pars accesoria* (Picasso, 2010).

M. puboischiotibialis (PIT)

Este musculo está bien representado en Sauria basales, pero en cocodrilos está reducido a una pequeña masa muscular que se origina de la superficie anterolateral del isquion la cual contribuye en la adducción del miembro. La inserción es sobre la superficie proximomedial de la tibia (Suzuki et al., 2011). En aves, por el contrario, este músculo está ausente (Fechner, 2009).

Inferencia. La inferencia de este músculo en *Skorpiovenator* es altamente especulativa (Nivel de Inferencia II') debido a que no existen correlatos claros identificables en el isquion que sean comparables con el origen que se observa en cocodrilos (los únicos arcosaurios con este músculo). Más aún, previamente Hutchinson (2001a, 2002) propuso que la cicatriz del *m. puboischiotibialis* se encuentra ausente inclusive desde dinosauromorfos basales. Con todo esto, se asume su ausencia en *Skorpiovenator*.

Mm. flexores tibialis interni (FTI)

Este grupo muscular consiste, en general, de cuatro cabezas en cocodrilos (Romer 1923a; Klinkhamer et al., 2017) aunque en *Caiman* no se reconoce la cuarta cabeza (Otero et al., 2010). El *m. flexor tibialis internus I* (FTI I) se origina de la superficie posterodorsal del tubérculo isquiática, justo por detrás del origen del *m. ischiotrochantericus*, y se inserta sobre la superficie posterolateral de la tibia. El *m. flexor tibialis internus I* (FTI II) tiene origen sobre la cara lateral de la superficie posterodorsal de la hoja ilíaca, posterior al origen *m. flexor tibialis externus* (FTE), y se inserta junto con el FTI I y el PIT en la cara posterolateral de la tibia. El *m. flexor tibialis internus III* (FTI III) tiene origen en la zona lateral de la tuberosidad isquiática, proximal al origen del *m. adductor femoris II*, y se inserta mediante un tendón común con el FTE, en una cicatriz pequeña en la zona proximomedial de la tibia. En los cocodrilos que poseen el *m. flexor tibialis internus IV* (FTI IV) (e.g., *Alligator*), éste se origina de la fascia ilioisquiádica y se inserta mediante un tendón (en común con el FTE) en la zona proximomedial de la tibia (Romer 1923b; Allen et al., 2014).

En Neornithes, el único músculo presente es el *m. flexor cruris medialis* (FCM) homólogo al FTI III de cocodrilos. El FCM se origina en la zona posterolateral del isquion, justo por detrás del m. *puboischiofemoralis pars medialis* (=*m. adductor femoris I* de cocodrilos), y se inserta en la superficie proximomedial del tibiotarso, junto con el *m. flexor cruris lateralis pars pelvica* (Gangl et al., 2004).

El conjunto de *m. flexor tibialis internus* son los flexores más importantes de la unión femorotibial (Figs. 5.8, 5.9). Sin embargo, hay que tener en cuenta que la acción cambia según la postura transversal o parasagital del grupo: en cocodrilos la linea de acción no solo es anteroposterior sino también lateral, mientras que en aves (incluyendo terópodos no avianos), aunque reducido el músculo, la línea de acción en la flexión sería mas importante en sentido anteroposterior (Otero, 2010).

Inferencia. En *Skorpiovenator* la inferencia de los *mm. flexores tibialis interni* es altamente especulativa (Nivel de Inferencia II') debido a que las cuatro cabezas se encuentran presentes sólo en algunos cocodrilos (e.g., *Alligator*, Romer, 1923b), mientras que en aves está solo el *m. flexor cruris medialis* (homólogo al *m. flexor tibialis internus III*). Sin embargo, se infiere con seguridad el FTI III (Fig. 5.10), debido a que el mismo está presente tanto en cocodrilos como aves. *Skorpiovenator* presenta un fuerte correlato óseo en la superficie posterolateral del isquion, llamado tuberosidad

isquiática, también presente en numerosos terópodos (*Carnotaurus*, MACN-CH 894; *Piatnizkysaurus*, MACN-CH 895; *Allosaurus*, Madsen, 1976; *Unenlagia*, MCF-PVPH 78). Tal tuberosidad es una prominencia relativamente pequeña y rugosa (Fig. 5.1), muy similar a la presente en cocodrilos donde marca el origen tendinoso del FTI III y su tamaño pequeño es característico en algunos terópodos no-avianos como *Herrerasaurus*, *Piatnizkysaurus, Ceratosaurus* y *Carnotaurus* (Hutchinson 2001a). Por otro lado, en aves el origen del FTI III se encuentra más distalmente en el isquion (Carrano y Hutchinson, 2002). Por lo que se infiere el origen del FTI 3 en *Skorpiovenator* sobre la tuberosidad isquiática (Nivel de Inferencia I).

Por otro lado, *Skorpiovenator* posee una zona muy rugosa sobre la superficie proximomedial de la tibia (delimitada ventralmente por un montículo liso; Figs. 5.3, 5.13 A) que se interpreta aquí como la inserción del FTI 3 (Nivel de Inferencia I). Dicha superficie es homóloga topográficamente con el sitio de inserción de este músculo en cocodrilos y aves (Carrano y Hutchinson, 2002; Gangl et al., 2004). En este sitio, como sucede en arcosaurios actuales, se habría insertado mediante tendón común tanto el FTI 3 y FTE (ver abajo).

M. flexor tibialis externus (FTE)

Este músculo, compuesto por una cabeza, se encuentra en cocodrilos y aves (llamado *m. flexor cruris lateralis pars pelvica*/FCLP), aunque en este último grupo puede sumar una cabeza accesoria (e.g., Patak y Baldwin, 2014). El FTE se origina en la superficie lateral del ilion marcado por una cicatriz subtriangular, justo por detrás del origen del IT III y ILFB, y por encima del FTI 2 (en cocodrilos; *Caiman*, pers. obs.). En aves el origen es similar, pero puede extenderse al pubis e isquion (Dilkes, 2000), e incluso el pigostilo proximal (e.g., *Apteryx*, Fechner, 2009; *Rhea*, Picasso, 2010). En ambos grupos, la inserción del FTE ocurre mediante una aponeurosis en el aspecto proximomedial de la tibia, compartiendo un tendón común con el FTI III, próximo al origen del *m. gastrocnemius medialis* (Klinkhamer et al., 2017). En arcosaurios actuales, y al igual que los *mm. flexores tibialis interni*, el FTE también contribuye en la flexión femorotibial, y en aves, extiende la articulación de la cadera (Otero, 2010).

Inferencia. En *Skorpiovenator* se infiere la presencia del *m. flexor tibialis externus* en base a varios correlatos distintivos (Figs. 5.1, 5.10). El origen se encontraría en la superficie posterolateral de la hoja postacetabular del ilion (Nivel de Inferencia I), justo

por detrás del origen del ILFB. Esta zona es irregular, con algunas estrías dispersas y un montículo bajo y ligeramente rugoso. En tanto, la inserción del FTE ocurriría en conjunto mediante un tendón común con el FTI III, en una superficie muy rugosa (Nivel de Inferencia I) ubicada en el sector proximomedial de la tibia (como fue descripto previamente en el párrafo sobre el FTI 3) (Fig. 5.13 A).

Mm. adductores femores

Este grupo muscular está compuesto por dos cabezas triangulares. En Archosauria actuales, ambas porciones se originan de la superficie lateral del isquion y su inserción es sobre la superficie posterior del fémur. Constituyen los principales músculos aductores del fémur y también contribuyen en la retracción de los miembros (Fechner, 2009).

En cocodrilos, el *m. adductor femoris I* (ADD I) (*m. puboischiofemoralis pars medialis* en aves) se origina de forma carnosa en la superficie anterolateral del isquion, justo debajo del origen del *m. puboischiotibialis*, y se inserta mediante un tendón en el aspecto posterior del fémur sobre la cresta aductora (Hutchinson 2001b), distal al cuarto trocánter. El *m. adductor femoris II* (ADD II) cocodriliano posee un origen carnoso en la superficie posterolateral del isquion, justo por debajo del origen del *m. flexor tibialis internus III*, dejando una cicatriz elongada (e.g., *Caiman yacare*, obs. pers.). La inserción es sobre la superficie posterior de la diáfisis femoral (Fig. 5.8 C), lateral a la inserción del ADD I y extendiéndose desde el cuarto trocánter hasta el cóndilo lateral (Fechner, 2009); siendo esta inserción al menos el doble del largo respecto al ADD I (*Caiman*, obs. pers.). Ambos *mm. adductores femores* de cocodrilos están separados por el origen del *m. puboischiofemoralis externus III*.

En Neornithes, el *m. puboischiofemoralis pars medialis* (PIFM) (=ADD I de cocodrilos), tiene un patrón similar a su homólogo crocodiliano, aunque la cabeza se extiende anteroposteriormente desde la región postacetabular hasta el origen del *m. flexor cruris medialis*, insertándose en la superficie posterior del fémur cerca de la epífisis distal. El *m. puboischiofemoralis pars lateralis* (PIFL) (=ADD II de cocodrilos) se origina de la superficie lateral del isquion, con una extensión similar al PIFM aunque se ubica dorsal a éste último. Así, ambos orígenes están muy próximos y paralelos entre sí (Carrano y Hutchinson, 2002). Tiene una inserción carnosa en la *linea intermuscularis caudalis* en el aspecto posterior del fémur (Fechner, 2009).

Inferencia. En *Skorpiovenator* fueron reconstruidos los sitios de origen e inserción del *m. adductor femoris I* y *II* con niveles variables de especulación. En el caso del ADD I se reconstruyó su origen en la zona anterolateral del isquion (Fig. 5.10), posee algunas estriaciones (Nivel de Inferencia I); mientras que el área deinserción es discutible debido a que la zona posteromedial del fémur está afectada por la erosión. Sin embargo, teniendo en cuenta que los Archosauria actuales poseen una cresta aductora en el fémur que marca parte de la inserción de este músculo (Hutchinson 2001b), es posible especular que la inserción del ADD 1 en *Skorpiovenator* ocurriría medial a esta cresta (la cual se continua ventralmente con el cóndilo tibial) sobre la superficie posterior de la diáfisis femoral (Nivel de Inferencia I').

En el caso del *m. adductor femoris II* (ADD II), este músculo se originaría de la superficie posterolateral del isquion como en arcosaurios vivientes (Fig. 5.10); esta zona se encuentra engrosada transversalmente y ornamentada por numerosas estriaciones (Nivel de Inferencia I). Ambos orígenes estarían separados por el origen del *m. puboischiofemoralis externus III* (ver abajo). Por otro lado, la inserción sería sobre la zona posterolateral de la diáfisis femoral (Fig. 5.11); *Skorpiovenator* posee un promontorio bajo y rugoso localizado sobre el sector lateral (dorsal a la fosa poplítea) que deja un correlato para el ADD II (Nivel de Inferencia I). Un montículo rugoso similar fue descripto como correlato en *Tyrannosaurus* (Carrano y Hutchinson, 2002) y en el abelisáurido indeterminado CPP 174 (Novas et al., 2008). Hay que destacar que la línea intermuscular posterior probablemente haya separado los orígenes del ADD II y FMTE, como se planteó en otros terópodos (Currie y Zhao, 1993; Hutchinson, 2001b).

Mm. puboischiofemorales externi (PIFE)

Mientras que saurios basales poseen una sóla cabeza indivisa, en arcosaurios, puede haber tres cabezas en cocodrilos (PIFE I-III) o dos en aves (*m. obturatorius lateralis*/OL y *m. obturatorius medialis*/OM). Hutchinson (2001a) propuso previamente que la presencia de tres cabezas en Crocodylia es plesiomórfico para los arcosaurios, basándose en la presencia del pubis elongado de este grupo. Todas las cabezas tienen un origen carnoso en la región pélvica y se insertan mediante un tendón común en la superficie proximal del fémur (Fig. 5.8 B, C). Este grupo, ayuda a extender y rotar el fémur anterolateralmente y contribuyen parcialmente en la adducción del miembro (Otero, 2010).

M. puboischiofemoralis externus I (PIFE I)

En cocodrilos, este músculo tiene origen en la superficie anteromedial del pubis y del cartílago prepúbico y se inserta en la superficie posterior o posterolateral de trocánter mayor del fémur, sitio de inserción común de todos los *mm. puboischiofemorales externi*. En Neornithes, su homólogo, *m. obturatorius lateralis*, suele encontrarse reducido (Hutchinson, 2001b) y puede estar compuesto por una o dos porciones (dorsal y ventral, Gangl et al., 2004; Mosto, 2016). Se origina del margen posteroventral del foramen obturador y se inserta en el *trochanter femoris* (Fig. 5.9 C).

Inferencia. En *Skorpiovenator,* aunque la superficie medial del pubis está muy erosionada, es posible observar algunas estriaciones sobre el margen anterior del vástago púbico, las cuales serían un correlato parcial del origen del PIFE I (Nivel de Inferencia II). Se toma este nivel de inferencia (II) debido a que el músculo homólogo en Neornithes está desplazado posteriormente, debido a la retroversión del pubis y a la reducción de la placa obturadora en el transcurso evolutivo (Fechner, 2009). Por lo tanto, el estado presente en *Skorpiovenator* se asemejaría más a la condición plesiomórfica observada en cocodrilos. La inserción del PIFE I se establecería junto con el PIFE II y III (como sucede en cocodrilos; Suzuki et al., 2011) en la superficie posterior y posterolateral del trocánter mayor del fémur (Fig. 5.11; Nivel de Inferencia I). El trocánter mayor en el fémur de *Skorpiovenator* es notablemente rugoso y con numerosos tubérculos pequeños en la superficie posterior y lateral, lo cual constituye un correlato óseo distintivo.

M. puboischiofemoralis externus II (PIFE II)

Este músculo tiene origen en gran parte de la superficie lateral de la placa púbica posterior y del cartílago prepúbico, y tiene una inserción común con el PIFE I y III en el trocánter mayor del fémur (Romer, 1923b). En aves, el *m. obturatorius medialis* es un músculo pequeño (pero más desarrollado que el *m. obturatorius lateralis*; Vanden Berge y Zweers, 1993) que se ubica en la zona medial de la pelvis, ocupando a fenestra isquiopúbica y la parte posterior del foramen ilioisquiático (Fig. 5.9 C). Se inserta en el *trochanter femoris* contiguo a la inserción del *m. obturatorius lateralis* (Carrano y Hutchinson, 2002).

Inferencia. Tanto el origen como la inserción del PIFE II pudieron ser inferidos en *Skorpiovenator*: la superficie posteromedial de la diáfisis púbica posee abundantes

estriaciones que indicarían el origen de este músculo (Fig. 5. 10). El origen del mismo se toma con un Nivel de Inferencia II debido a que el músculo homólogo en aves se encuentra desplazado posteriormente (Fechner, 2009). Por otro lado, el trocánter mayor del fémur de *Skorpiovenator* presenta numerosas rugosidades y representaría el lugar de inserción de los PIFE I-III (Nivel de Inferencia I) como en arcosaurios actuales (Fig. 5.11).

M. puboischiofemoralis externus III (PIFE III)

Este músculo tiene origen carnoso en la cara ventrolateral del isquion, sobre el proceso obturador (Carrano y Hutchinson, 2002; Otero et al., 2010), ubicándose entre los orígenes de los *mm. adductores femores*; aunque en algunos casos puede originarse de la superficie ventromedial (e.g., *Caiman*, obs. pers.). El PIFE III se inserta mediante un tendón común junto con el PIFE I y II en la superficie posterolateral del trocánter mayor del fémur. En Neornithes, este músculo está ausente.

Inferencia. Para *Skorpiovenator*, el origen de este músculo coincide con el presente en mayoría de los cocodrilos evidenciado por la presencia de un proceso obturador (así como la muesca obturadora), el cual está relativamente menos desarrollado que en cocodrilos (Nivel de Inferencia II). Esta última condición, es muy similar al origen del PIFE III hipotetizado para *Tyrannosaurus* (Carrano y Hutchinson, 2002), el cual se ubicaría sobre el proceso obturador del isquion. La inserción del PIFE III en *Skorpiovenator* se asume, junto con el PIFE I y II, en el trocánter mayor del fémur (Fig. 5.11), al igual que en cocodrilos (Nivel de Inferencia II).

M. ischiotrochantericus (ISTR)

En cocodrilos este músculo comprende una cabeza pequeña y en forma de abanico con origen carnoso en el borde posteromedial del isquion, medial al *m. adductor femoris II,* sin dejar correlatos óseos; y la inserción es mediante un tendón en el aspecto proximolateral del fémur, dejando algunas cicatrices formadas por estriaciones, dorsal a la inserción del *m. caudofemoralis longus* (Grillo y Azevedo, 2011; *Caiman*, obs. pers.). En aves, su homólogo, el *m. ischiofemoralis* (ISF), también es un músculo pequeño que se origina de la superficie lateral del isquion y la membrana ilio-isquiática y se inserta en el aspecto posterolateral del fémur, distal al *trocanter femoris* (Hutchinson 2001b; Picasso, 2010).

Inferencia. El origen de este músculo no pudo ser determinado en *Skorpiovenator* debido a que la superficie medial del isquion no es observable (Nivel de Inferencia "?"). Por el contrario, la inserción sí fue inferida. En este sentido, el fémur de *Skorpiovenator* presenta una repisa trocantérica sigmoidal que se extiende desde la superficie lateral a la posterior, la cual casi alcanza el sector proximal del cuarto trocánter. Algunos autores han mencionado previamente que el aspecto posterior de la repisa trocantérica representaría el sitio de inserción del *m. ischiotrochantericus*, mientras que en el aspecto lateral de la plataforma se insertaría el *m. iliofemoralis externus* (Novas, 1996; Hutchinson 2001b, 2002). La zona posterior de la repisa trocantérica de *Skorpiovenator* representaría el sitio de inserción del *m. ischiotrochantericus* (Nivel de Inferencia I), muy cercanamente a la inserción del *m. caudofemoralis brevis*. Otra característica destacable en el fémur de *Skorpiovenator* es que la línea intermuscular posterior (*linea intermuscular caudalis*, Hutchinson, 2001b) se encuentra muy próxima a la repisa trocantérica, por lo que, es probable que esta línea intermuscular hubiese separado las inserciones del *m. ischiotrochantericus* y el *m. femorotibialis externus*.

Mm. caudofemorales

Este grupo muscular constituye el más grande y masivo de los músculos cocodrilianos (Fig. 5.12 A), extendiéndose desde la cola y cintura pélvica hasta el fémur, y actuando como el principal retractor del miembro posterior (Tarsitano, 1983; Gatesy, 1990). Está compuesto por el *m. caudofemoralis longus* y el *m. caudofemoralis brevis*. En aves, ambos *mm. caudofemorales* (*mm. caudofemoralis pars caudalis*/CFC y *pars pelvica*/CFP) están poco desarrollados (Fig. 5.12 B), probablemente relacionado con la drástica reducción que experimentó el apéndice caudal en el transcurso evolutivo, y cuyo rol locomotor, actualmente está restringido al movimiento del uropigio (Gatesy, 1990; Hutchinson 2001a). Ambas cabezas de los *mm. caudofemorales* pueden presentarse, faltar alguna (Fig. 5.12 B), o incluso ambas, dependiendo del grupo de aves (Vanden Berge y Zweers, 1993; Lo Coco et al., 2020).

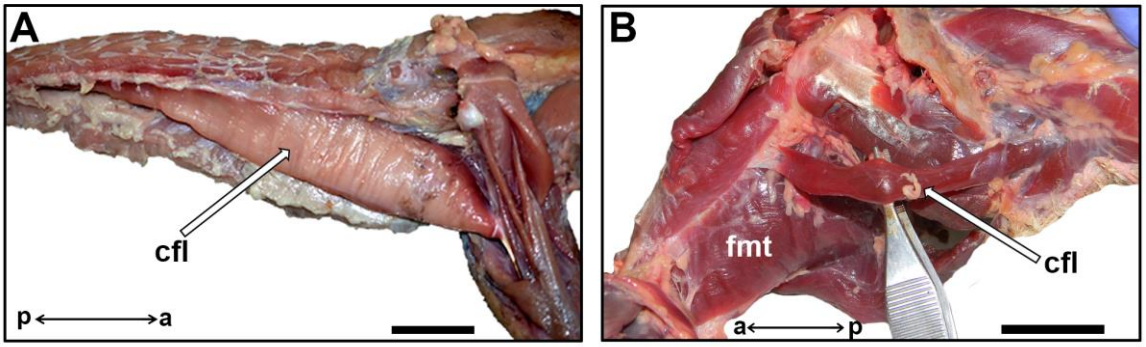

Figura 5.12. *M. caudofemoralis longus* (**cfl**) en (A) cocodrilos (*Caiman*) y (B) aves (*Harpyaliaetus*). **Abreviaturas**: **a**, anterior; **fmt**, femorotibiales**; p**, posterior. Escala 5 cm (A) y 2 cm (B).

M. caudofemoralis longus (CFL)

Constituye el músculo más voluminoso del aparato locomotor cocodriliano (Fig. 5.12 A), abarcando gran parte de la zona anterior y media de la cola (Gatesy, 1990). Éste músculo se encuentra localizado ventral a la musculatura epiaxial, y es profundo a la musculatura hipoaxial (*m. ilioischiocaudalis)*. El *m. caudofemoralis longus* tiene origen en la superficie lateral de los arcos hemales, y en el aspecto ventral de los cuerpos vertebrales y en los procesos transversos. En las primeras vértebras caudales, sólo tiene origen desde el cuerpo vertebral y de los arcos hemales. A partir de quinto elemento vertebral, el origen incluiría a la base de los procesos transversos (Persons y Currie, 2011a,b). La extensión del *m. caudofemoralis longus* varía según la especie pudiéndose extender hasta la vértebra caudal 12 (*Crocodylus*, Klinkhamer et al., 2017), 13 (*Caiman*, obs. pers.) y 15 (*Alligator*, Romer, 1923b). El *m. caudofemoralis longus* se extiende anteroventralmente y se inserta mediante un tendón en el aspecto medial del cuarto trocánter del fémur, sobre una depresión (Gatesy, 1990; *Caiman*, pers. obs.). Además, posee un tendón accesorio que continúa hacia la articulación femorotibial y contribuye al origen del m. *gastrocnemius externus* (Tarsitano, 1983).

En Neornithes, el *m. caudofemoralis pars caudalis* se origina mediante un tendón en el aspecto ventral del pigostilo y se inserta posterolateralmente en el fémur (Vanden Berge y Zweers, 1993). El cuarto trocánter esta sustancialmente reducido en aves, aunque en algunas, puede existir una cresta, posiblemente homóloga, al cuarto

trocánter (Gatesy, 1990); además, como el *m.caudofemoralis paras caudalis* tiende a reducirse o perderse, el tendón accesorio le sucede lo mismo (Hutchinson, 2001b).

Inferencia. En *Skorpiovenator*, al igual que en arcosaurios actuales, el *m. caudofemoralis longus* se originaría sobre la superficie lateral de los cuerpos vertebrales caudales y los arcos hemales, así como del aspecto ventral de los procesos transversos los cuales poseen un septo óseo marcado que se extiende anteroposteriormente (Nivel de Inferencia I). Además, habría tenido un volumen importante debido a la importancia de la cola en el aparato locomotor de estos terópodos, en contraste con lo que sucede en la línea evolutiva que conduce a Neornithes donde se encuentra reducido (Gatesy, 1990; Hutchinson, 2001a). Sin embargo, el desarrollo relativo, el origen preciso en la cola y la distribución de correlatos serán debatidos extensamente en la sección Discusión.

En cuanto a la inserción del *m. caudofemoralis longus* en *Skorpiovenator*, la misma ocurriría sobre el cuarto trocánter (Fig. 5.11), como en arcosaurios actuales (Nivel de Inferencia I). Particularmente, la inserción del CFL es en la zona medial y en la depresión contigua, como sucede en cocodrilos actuales (*Caiman*, obs. pers.; Hutchinson, 2001b; Grillo y Azevedo, 2011). Otro detalle interesante es que el cuarto trocánter en *Skorpiovenator*, además de estar muy ornamentado, presenta una línea intermuscular tenue (Fig. 2 F), e indicaría la separación de las inserciones entre el *m. caudofemoralis longus* (medial) y el *m. caudofemoralis brevis* (lateral). No hay evidencia ósea que indique la presencia o ausencia del tendón accesorio del *m. caudofemoralis longus* que se dirige a la articulación femorotibial, como el presente en cocodrilos (Gatesy, 1990).

M. caudofemoralis brevis (CFB)

Este músculo es el menor de los *mm. caudofemorales*, está ubicado por delante del *m. caudofemoralis longus* y originándose del ilion, vértebras sacras y caudales. El origen en el ilion se produce sobre el margen posterior de la hoja postacetabular del mismo, aunque también parcialmente sobre el aspecto lateral del centro de las últimas sacras y primeras caudales, y en la base de los procesos transversos, los cuales preservan cicatrices (Romer, 1923b; Fechner, 2009). Sin embargo, esto puede variar según la especie de cocodrilos teniendo el origen desde la primera (*Alligator*, Romer 1923b), segunda (*Caiman*, obs. pers.), y hasta la quinta vértebra caudal (*Crocodylus*, Klinkhamer et al., 2017). Además, el origen del *m. caudofemoralis brevis* se produce

anterior al *m. ilioischiocaudalis*, el más externo de los músculos hipaxiales (Persons y Currie, 2011a,b). El *m. caudofemoralis brevis* se inserta en el cuarto trocánter, ligeramente proximal y lateral a la inserción del *m. caudofemoralis longus* (Hutchinson, 2001b), teniendo una superficie de inserción proximodistalmente más breve que la del *m. caudofemoralis longus*.

En aves, su homólogo, el *m. caudofemoralis pars pelvica* (CFP) traslada su origen a la superficie lateral del ilion postacetabular sobre la *crista iliaca dorsolateralis*, aunque mantiene algunas fibras de origen en la primera vértebra caudal, posteriormente al origen del *m. ischiofemoralis* y por debajo del *m. iliofibularis* (Fechner, 2009; Picasso, 2010). La inserción se da, al igual que en cocodrilos, sobre la superficie lateral del fémur, proximal a la inserción del *m. caudofemoralis pars caudalis*.

Inferencia. En *Skorpiovenator*, el *m. caudofemoralis brevis* se originaría en el ilion postacetabular, particularmente de la fosa brevis (Nivel de Inferencia II; Fig. 5.10). Previamente, varios autores han notado que la fosa brevis de dinosaurios saurisquios y ornitisquios sería el sitio de origen del CFB (Romer, 1923b; Gauthier, 1986; Carrano y Hutchinson, 2002). Asimismo, es probable que este músculo en *Skorpiovenator*, además de tener un origen en la fosa brevis, haya tenido un origen en la base de los procesos transversos de las primeras vértebras caudales como ocurre en cocodrilos actuales; además, las vértebras caudales proximales también exhiben un septo óseo ventral en los procesos transversos. La inserción del CFB se infiere sobre la superficie lateral del cuarto trocánter (Nivel de Inferencia I), como sucede en arcosaurios actuales. Además, la línea intermuscular que se observa en la superficie posterior del cuarto trocánter demarcaría el límite entre ambos *mm. caudofemorales* (Figs. 5.2, 5.11).

Mm. gastrocnemii (G)

Este es el grupo muscular más voluminoso del zeugopodio, siendo el más superficial y ocupa el aspecto lateral, posterior y medial de la tibia y fíbula (Otero, 2010). En general posee dos ramas fusiformes en cocodrilos (*externus et internus*) y tres en aves (*pars lateralis, intermedius et medialis*), aunque puede haber una cuarta llamada *pars supramedialis* (Vanden Berge y Zweers, 1993; Patak y Baldwin, 1998; Picasso, 2010).

En cocodrilos, la porción lateral (*m. gasctrocnemius externus*/GE) se origina del tendón accesorio del *m. caudofemoralis longus*, y del epicóndilo del fémur. La porción

medial (*m. gasctrocnemius internus*/GI) se origina en el sector proximomedial de la tibia. Ambas ramas convergen en un tendón común que se inserta en el calcáneo, además se continúa distalmente como una gruesa aponeurosis plantar insertándose en el sector proximoventral de los metatarsianos II-IV (y posiblemente también del V) y, en algunos casos, en las primer falange del dedo III (Dilkes, 2000; Hutchinson, 2002; Fechner, 2009; *Caiman*, obs. pers.).

En aves, el origen del *m. gasctrocnemius lateralis*/GL (porción lateral) es sobre el cóndilo femoral lateral y la porción proximal de la fíbula, el *m. gasctrocnemius medialis*/GM (porción medial) se origina sobre el aspecto medial del tibiotarso, y el *m. gasctrocnemius intermedius*/GI (cabeza intermedia) en la fosa poplítea del fémur (George y Berger, 1966; Fig. 5.9 D). La inserción de los *mm. gastrocnemii* se concentra en un tendón común y engrosado sobre el hipotarso, aunque luego continúa distalmente como una fascia tendinosa delgada, la cual se inserta de forma fibrosa en los dos tercios proximales de las crestas plantares del tarsometarso (*cristae plantares lateralis et medialis*; Vanden Berge y Zweers, 1993; Brinkmann, 2010). El conjunto de los *mm. gastrocnemii* cubre externamente a los paquetes de músculos flexores (*mm. flexores perforans et perforatus* y *mm. flexor digitorum longus et brevis*; Hudson, 1937).

Inferencia. Aunque el número de cabezas de este músculo en taxones fósiles es discutible (dos como en cocodrilos o tres como en Neornithes), en *Skorpiovenator* fue posible inferir el origen e inserción de tres (Fig. 5.11). El *m. gastrocnemius lateralis* se originaría en la superficie posterior del cóndilo lateral (Nivel de Inferencia I). El *m. gastrocnemius medialis* se originaría en un montículo suave pero bien demarcado en la zona posteromedial de la cresta cnemial (Nivel de Inferencia I), algo distal a la zona de inserción del *m. flexor tibialis internus III* y *m. flexor tibialis externus* (Fig. 5.13). Finalmente, el *m. gastrocnemius intermedius* tiene en la zona medial de la fosa poplítea (Nivel de Inferencia II), como en ciertas Paleognathas no tinamiformes actuales (*Struthio*, Gangl et al., 2004; *Casuarius*, Brinkmann, 2010). Además, la zona distal de la fosa poplítea se caracteriza por poseer una cresta transversal baja que podría indicar el límite entre el origen del *m. gastrocnemius intermedius* y el surco patelar del fémur. Sin embargo, esta zona de la fosa seguramente haya albergado también los orígenes de varios músculos flexores, como sucede en numerosas aves actuales (e.g., *m. flexor hallucis longus*, Brinkmann, 2010; Mosto, 2016).

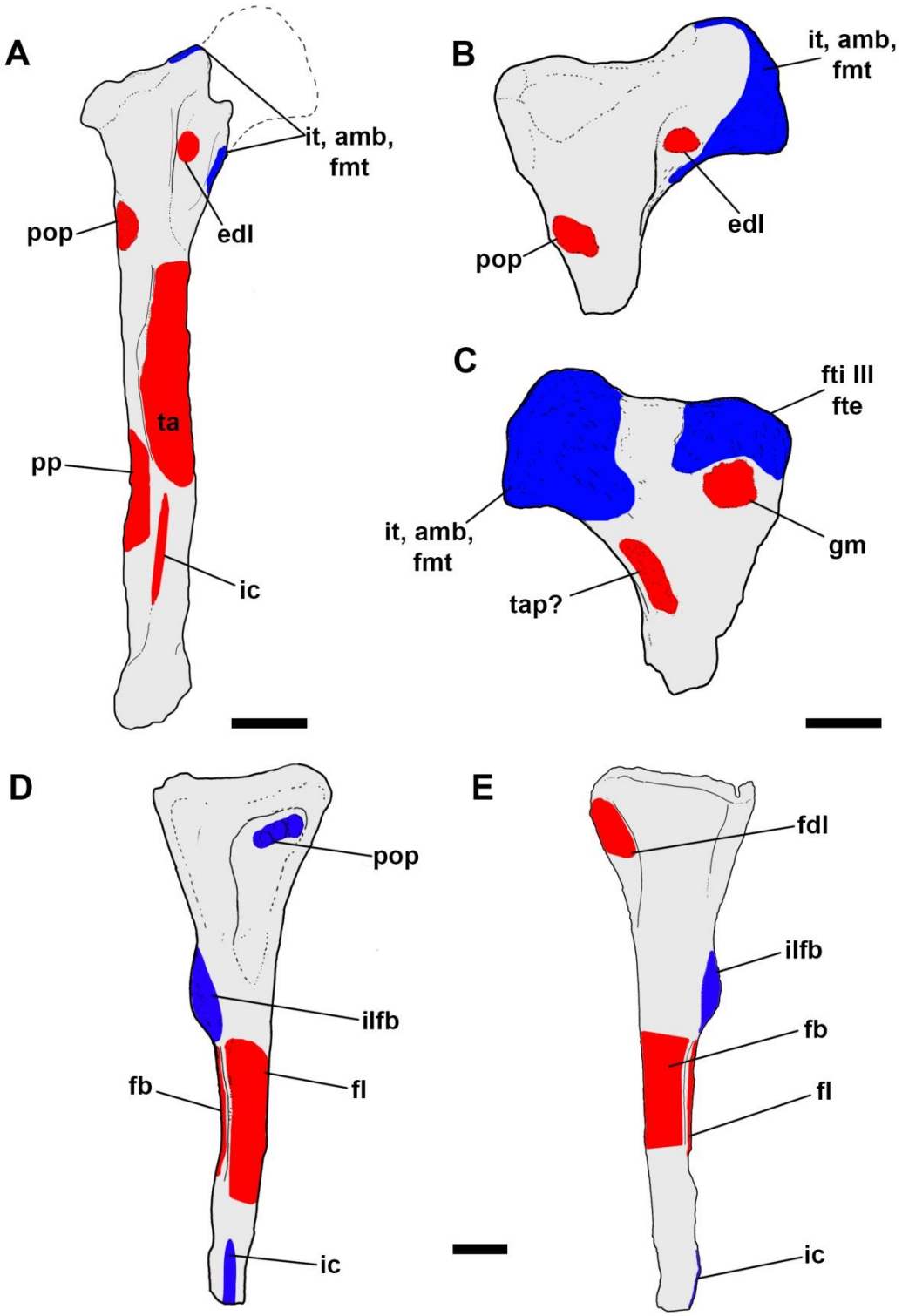

Figura 5.13. Reconstrucción muscular en la tibia y fibula de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) Esquema de tibia derecha en vista lateral (holotipo). (B) y (C) Esquema de tibia proximal derecha en vista lateral y medial, respectivamente (material referido). (D) y (E) Esquema de la fíbula en vista lateral y medial, respectivamente. Abreviaturas musculares según Tabla 1. **Abreviaturas adicionales: tap?,** Origen proximal del *m. tibialis anterior*?. Escala 5 cm.

Como en arcosaurios actuales, la inserción de los *mm. gastrocnemii* en *Skorpiovenator* ocurriría en la zona proximoventral de los metatarsianos II al V (Fig. 5.14; Nivel de Inferencia I). En particular, el metatarsiano III presenta una proyección posterior decorada por rugosidades y numerosos tubérculos pequeños; el tarsiano III también acompaña al metatarsiano III formando una proyección posterior ornamentada, por lo que quizás habría servido como una superficie de anclaje accesoria. En cuanto a los metatarsianos II y IV, éstos exhiben una proyección posterior pero mucho más reducida que la presente en el metatarsiano III. Todas estas estructuras en la zona proximal del metatarso habrían contribuido como sitios de inserción de los *mm. gastrocnemii* (Fig. 5.14), de forma análoga al hipotarso aviano (Coria et al., 2002). Por otro lado, en el tercio distal de la diáfisis de los metatarsianos II-IV existen unas prominencias muy notorias y rugosas sobre la superficie ventral; las cuales estarían indicando las inserciones distales de la aponeurosis plantar de los *mm. gastrocnemii* (Fig. 5.14 E), como ocurre en arcosaurios actuales (Hutchinson, 2002; Fechner, 2009; *Caiman*, obs. pers.).

Grupo Flexor Digital

Este grupo incluye la mayor parte de los músculos que ocupan la superficie ventral del metatarso y los dígitos. En arcosaurios actuales, estos músculos se extienden desde la articulación femorotibial, recorren posteriormente la tibia y fíbula, atraviesan el tobillo extendiéndose sobre la superficie plantar del metatarso, y se insertan por medio de un tendón en el aspecto ventral de las falanges. Algunos de estos músculos no son extensos, teniendo su origen e inserción en el mismo autopodio (e.g., *m. flexor digitorum brevis*). En términos generales, dichos músculos se agrupan en varias capas: externa, intermedia y profunda, las cuales son profundas a la *fascia plantaris*, que ocupa el aspecto más externo, y la cual posee conexiones aponeuróticas con otros complejos musculares (e.g., *mm. gastrocnemii*), así como conexiones con algunos de los músculos flexores (e.g., *mm. flexores breves superficialis*, *mm. lumbricales*). Las homologías precisas de los músculos que componen a este grupo entre cocodrilos y aves es aún motivo de debate, debido a las numerosas subdivisiones existentes en Neornithes, así como los diferentes patrones de organización que adquieren (Hudson, 1937; 1948; George y Berger, 1966; Hutchinson, 2002).

Algo particular en cocodrilos y aves es que las capas superficiales e intermedias están caracterizadas por estar perforadas por la capa más profunda (*m. flexor digitorum longus*). Este patrón está desarrollado en cocodrilos pero ha sido reportado pocas veces en la literatura (Haughton, 1868; Cong et al., 1998; Suzuki et al., 2011; Pereyra et al., 2018), y fue observado en *Caiman yacare* (obs. pers.). En aves, el esquema de este conjunto muscular está fuertemente reducido a tendones y con un patrón más complejo: tiende a mostrar una gran diversificación de tendones perforados y perforantes, así como diferentes patrones de uniones entre los mismos (e.g., ligamentos, aponeurosis) que varían según la familia de aves (Hudson, 1937, 1948; George y Berger, 1966; Vanden Berge y Zweers, 1993).

Mm. flexores digitorum breves superficialis (FDBS)

Estos músculos abarcan la capa más superficial del autopodio (= *m. digitorum brevis*, Dilkes, 2000; Carrano y Hutchinson, 2002; Fechner, 2009), ubicados inmediatamente debajo de la *fascia plantaris*. En cocodrilos, este grupo abarca los *mm. digitorum flexores breves superficialis* que tienen un origen carnoso en la superficie ventrodistal del calcáneo, así como aponeurosis en la *fascia plantaris*, y se insertan mediante tendones en la superficie proximoventral de las falanges proximales de los dedos I-IV (Fechner, 2009; Schachner et al., 2011; Suzuki et al., 2011; Diogo et al. 2018; *Caiman*, obs. pers.); inserción compartida con el *m. flexor digitorum longus*. Estos músculos, además, son perforados por el tendón del *m. flexor digitorum longus,* a la altura de la articulación metatarsiana-falangeal.

En Neornithes, el grupo superficial está formado por dos capas: los *mm. perforatus II, III et IV* (más externa) y los *mm. flexores perforans et perforatus II et III* [más interna, pero superficial al *m. flexor digitorum longus* (*sensu* Vanden Berge y Zweers, 1993)]. Aparentemente los músculos homólogos a los *mm. flexores breves superficialis* de cocodrilos, serían el conjunto de *mm. flexores perforatus II, III et IV* (Diogo et al., 2018). No obstante, las homologías precisas entre cada músculo es aún motivo de debate, ya que los músculos flexores perforados y perforantes constituirían una subdivisión del *m. flexor digitorum longus* (Carrano y Hutchinson, 2002; Hutchinson, 2002; Diogo et al., 2018). En líneas generales, los *mm. flexores perforatus* se originan del extremo distal femoral y proximal tibial, atraviesan el surco flexor del tarsometatarso y se insertan en el aspecto proximoventral de las falanges proximales de los dedos II-IV mediante tendones enviando algunos tendones accesorios a las articulaciones interfalangeales (Vanden Berge y Zweers, 1993); a su vez, estos tendones

se caracterizan por estar perforados por los tendones de los *mm. flexores perforans et perforatus II et III* y el *m. flexor digitorum longus* (George y Berger, 1993; White et al., 2016; *Rhea*, obs. pers.). En cuanto a los *mm. flexores perforans et perforatus II et III*, estos se originan del fémur distal, tibia y fíbula proximales, se extienden por el aspecto ventral del tarsometatarso hasta las articulaciones interfalangeales del dedo II y III (Fig. 5.9 F), y se insertan mediante un tendón en la superficie próximoventral de las falanges pre-ungueales. Estos tendones perforan aquellos *mm. perforatus II et III* (capa externa), y a su vez, son perforados por los tendones del *m. flexor digitorum longus* (capa más interna) (White et al., 2016; Diogo et al., 2018; *Harpyaliaetus,* obs. pers).

Inferencia. Es difícil determinar cuántos tipos de flexores superficiales habría tenido *Skorpiovenator*, y si hubiera tenido múltiples subdivisiones como las presentes en Neornithes. Sin embargo, el miembro posterior de *Skorpiovenator*, y el de los abelisáuridos en general, carece de varias de las características derivadas de aves (i.e., fíbula sin reducir, complejo astrágalo-calcáneo presente, metatarsianos discretos y sin fusionar, metatarsiano V presente), las cuales habrían influido en la diversidad de músculos flexores digitales así como la migración más proximal del origen de los mismos (localizados mayormente en la articulación femorotibial) (Carrano y Hutchinson, 2002; Hutchinson, 2002). Por lo tanto, se asume que *Skorpiovenator* habría compartido la condición plesiomórfica de cocodrilos de presentar *mm. flexores digitorum breves superficialis* (ver Discusión del Capítulo). La zona de origen de estos músculos es incierto ya que el calcáneo no está preservado (Nivel de Inferencia "?"), y la conexión con la aponeurosis plantar (*fascia plantaris*) no deja correlatos en arcosaurios vivientes. Sin embargo, la inserción de los tendones de los FDBS se infiere en la superficie proximoventral de las falanges proximales de los dedos II-IV (Figs. 5.14, 16 B), en una fosa con numerosas rugosidades (Nivel de Inferencia I; Fig. 5.7 B, C); fosa que compartiría aponeurosis con el *m. flexor digitorum longus*, como en arcosaurios vivientes.

Mm. flexores digitorum breves profundus (FDBP)

Estos músculos también constituyen otro ejemplo de difícil homología en arcosaurios actuales (= *m. digitorum brevis*, Carrano y Hutchinson, 2002; Hutchinson, 2002; Diogo et al., 2018). En cocodrilos son ocho músculos que se dirigen a los dígitos I-IV (Fig. 5.8 F), originándose en la superficie proximal de los metatarsianos y ventrodistal del calcáneo, y se insertan en la superficie próximoventral de las falanges distales pre-ungueales (Suzuki et al., 2011; Diogo et al., 2018; *Caiman*, pers. obs.). En

aves, aunque las homologías son discutibles (ver Diogo et al., 2018), solo quedaría un flexor profundo de la condición cocodriliana: el *m. flexor hallucis brevis* (FHB). Este músculo no está presente en todas las aves, pero cuando lo está, tiene origen en el borde medial del aspecto ventral del tarsometatarso, se extiende sobre el surco flexor, y su inserción es en el aspecto medial y lateral de la superficie proximoplantar de la primera falange del dedo I (Brinkmann, 2010; Mosto et al., 2013). El *m. flexor hallucis brevis* es perforado por el *m. flexor hallucis longus* (Diogo et al., 2018).

Inferencia. En aves solo queda el FHB como remanente de los flexores profundos cocodrilianos y sería consecuencia de los cambios producidos en la línea evolutiva que lleva a Neornithes; tales cambios incluyeron la formación de un tarsometatarso y reducción de la fíbula distal (Hutchinson, 2002). Estos cambios morfológicos se asociarían con una reducción de la *fascia plantaris*, que además migró a una posición más proximal en el tarsometatarso, específicamente el hipotarso (Fechner, 2009). Reconstruir los flexores profundos cocodrilianos en *Skorpiovenator* implica un alto nivel de especulación, sin embargo, la presencia de una fosa somera marcada por algunas rugosidades en el extremo proximoventral de los metatarsianos II-IV, distal a la inserción de los *mm. gastrocnemii* (Figs. 14B, 16B), marcaría el origen de los FDBP (Nivel de Inferencia II). La inserción se daría en la superficie proximoventral de las falanges pre-ungueales (Nivel de Inferencia II), compartiendo aponeurosis con el *m. flexor digitorum longus* (Fig. 5.16). En cuanto al FHB (*m. flexor brevis profundus I* de cocodrilos), en arcosaurios actuales no hay correlato claro para su origen, por lo que en *Skorpiovenator* se asume que se origina de la superficie próximomedial del metatarsiano II (Nivel de Inferencia I'); mientras que la inserción sería en la superficie medial y lateral del extremo proximal de la falange pre-ungueal I (Nivel de Inferencia I). Tales superficies están marcadas por zonas muy rugosas y estriadas (Fig. 5.7 A_1).

Además, aunque la especulación es alta, la morfología presente en el autopodio de *Skorpiovenator* (i.e., astrágalo-calcáneo y metatarsianos discretos, metatarsiano V presente) justificaría la presencia en vida de estos músculos, que además de ayudar en la flexión de los dígitos, formaría la almohadilla plantar (junto con los flexores superficiales y la *fascia plantaris*; ver Discusión). Sin embargo, externamente, la almohadilla sería probablemente más similar a la podoteca aviana, como han sugerido varios estudios recientes en terópodos no-avianos (Cuesta et al. 2015; White et al., 2016), implicando quizás una evolución en mosaico de caracteres musculares cocodrilianos y superficie externa aviana (ver Discusión del presente capítulo),

presentes al menos desde el antepasado común de Averostra. No obstante, la presencia de podotecas avianas en terópodos ceratosaurios no sido aún corroborada.

M. flexor hallucis longus (FHL)

Constituye uno de los músculos más profundos, junto con el *m. flexor digitorum longus*, del grupo flexor digital. En cocodrilos, su origen es sobre el cóndilo lateral del fémur (Klinkhamer et al., 2017), aunque puede tener origen también en la fíbula proximal (*Caiman*, obs. pers.); mientras que en aves tiene un origen carnoso en la fosa poplítea, lugar que comparte junto con el *m. gastrocnemius intermedius* (Brinkmann, 2010; Mosto, 2016). En arcosaurios, se inserta en la cara proximoventral de la falange pre-ungueal y sobre el tubérculo flexor de la ungueal (Fechner, 2009; Fig. 5.9 E). Dentro de aves, el *m. flexor hallucis longus* puede ser más voluminoso que el *m. flexor digitorum longus* dependiendo de la función del dedo como se ve en algunos grupos (e.g. rapaces no strígidas, Hudson, 1948; Mosto, 2016).

Inferencia. En *Skorpiovenator* se infiere el origen del *m. flexor hallucis longus* en el aspecto posterior del fémur (Fig. 5.11 A), sobre la fosa poplítea (Nivel de Inferencia I'). Aunque la falange ungueal del dedo I no está preservada, si lo está la falange pre-ungueal que posee numerosas rugosidades en la superficie proximoplantar (Fig. 5.7 A) que indicarían una de las inserciones del FHL (Nivel de Inferencia I). En *Skorpiovenator* probablemente haya constituido de un músculo pequeño como sucede en cocodrilos y aves no-rapaces, en los cuales el dígito I no está especializado, y por lo tanto, el FHL estaría poco desarrollado. Por el contrario, en aves rapaces diurnas el dedo I está altamente especializado y el FHL es mucho más voluminoso que el *m. flexor digitorum longus* (Hudson, 1948; *Harpyaliaetus*, obs. pers.).

M. flexor digitorum longus (FDL).

Es el músculo más profundo y más voluminoso de los flexores del autopodio y presenta dos cabezas en arcosaurios actuales. En cocodrilos, una cabeza se origina en la zona posterior del cóndilo lateral del fémur (*m. flexor digitorum longus caput femorale*), y la otra en la superficie proximoposterior de la fíbula (*m. flexor digitorum longus caput fibulae*) (Fechner, 2009). En las Neornithes también se reconocen dos cabezas del *m. flexor digitorum longus*, aunque su origen se desarrolla sobre las superficies proximoposteriores de la tibia y la fíbula. Ambas se insertan mediante un tendón común sobre la cara proximoventral de las falanges ungueales, en los tubérculos flexores de los dedos II, III y IV (Figs. 5.8 F, 5.9 F); algunos tendones accesorios se insertan en las articulaciones interfalangeales (Vanden Berge y Zweers, 1993; Dilkes, 2000). Es de

notar que el FDL de aves se divide en tres tendones (que van a los dedos I, II y III), atraviesan las vainas de los *mm. perforans et perforatus* y se insertan en las falanges. En cocodrilos la trifurcación del FDL ocurre en la zona proximal del metatarso (*Caiman*, obs. pers.), mientras que en aves es sobre el sector distal del tarsometatarso, donde divergen las epífisis distales de los metatarsianos II-IV (George y Berger, 1966; Vanden Berge y Zweers, 1993; *Rhea*, *Harpyaliaetus*, obs. pers.). Además, en algunos grupos de aves, el FDL se une al *m. flexor hallucis longus* mediante un *vinculum* tendinoso (Hudson, 1937).

Inferencia. En *Skorpiovenator*, se infiere el origen de este músculo en el cóndilo lateral del fémur (Nivel de Inferencia I') y en la zona proximoposterior de la fíbula (Fig. 5.13), la cual muestra abundantes estriaciones (Nivel de Inferencia I). En cuanto a la inserción del *m. flexor digitorum longus*, seguramente se haya dado en la superficie proximoventral de las falanges ungueales (Figs. 5.15, 5.16). En la única falange ungueal preservada el tubérculo flexor, aunque poco desarrollado (Fig. 5.7 F), está presente (Nivel de Inferencia I). Por otro lado, las fosas ventrales rugosas de las falanges pre-ungueales constituirían los sitios de inserción interfalangeal; inserción compartida con los *mm. flexores digitorum breves superficialis*. Es interesante notar que *Skorpiovenator* posee metatarsianos discretos sin fusionar, como sucede en cocodrilos. Esto podría indicarnos que la trifurcación del *m. flexor digitorum longus* no se habría dado en el extremo distal del metatarso como en aves (ver White et al., 2016), y se ubicaría en una posición más proximal, quizás a la altura donde las diáfisis de los metatarsianos II, III y IV comienzan a separarse entre sí, en el cuarto distal.

Mm. lumbricales (L)

Este grupo comprende unos pequeños músculos laminares que se proyectan del metatarso hacia los dígitos y tienen la función de controlar los movimientos finos de los dedos de los pies, al menos en Crocodylia (Suzuki et al., 2011). En cocodrilos, comprende cuatro músculos que se originan de la *fascia plantaris* y se unen a aponeurosis en las falanges proximales, sin dejar correlatos (Diogo et al., 2018; *Caiman*, obs. pers.). En aves, son dos músculos asociados al *m. flexor digitorum longus* y *m. flexor hallucis longus* y se unen a las uniones fibrocartilaginosas de los dígitos III y IV sin dejar correlatos (Patak y Baldwin, 1998; Gangl et al., 2004); algunos grupos de aves carecen de *mm. lumbricales* (Hudson, 1937).

Inferencia. Como no tiene correlatos en arcosaurios actuales, la inferenciade origen e inserción tiene niveles muy altos de especulación (Nivel de Inferencia II'). No obstante,

los *mm. lumbricales* están presentes en arcosaurios modernos como parte del grupo flexor del autopodio, por lo que se especula que *Skorpiovenator* podría haber tenido a estos pequeños músculos.

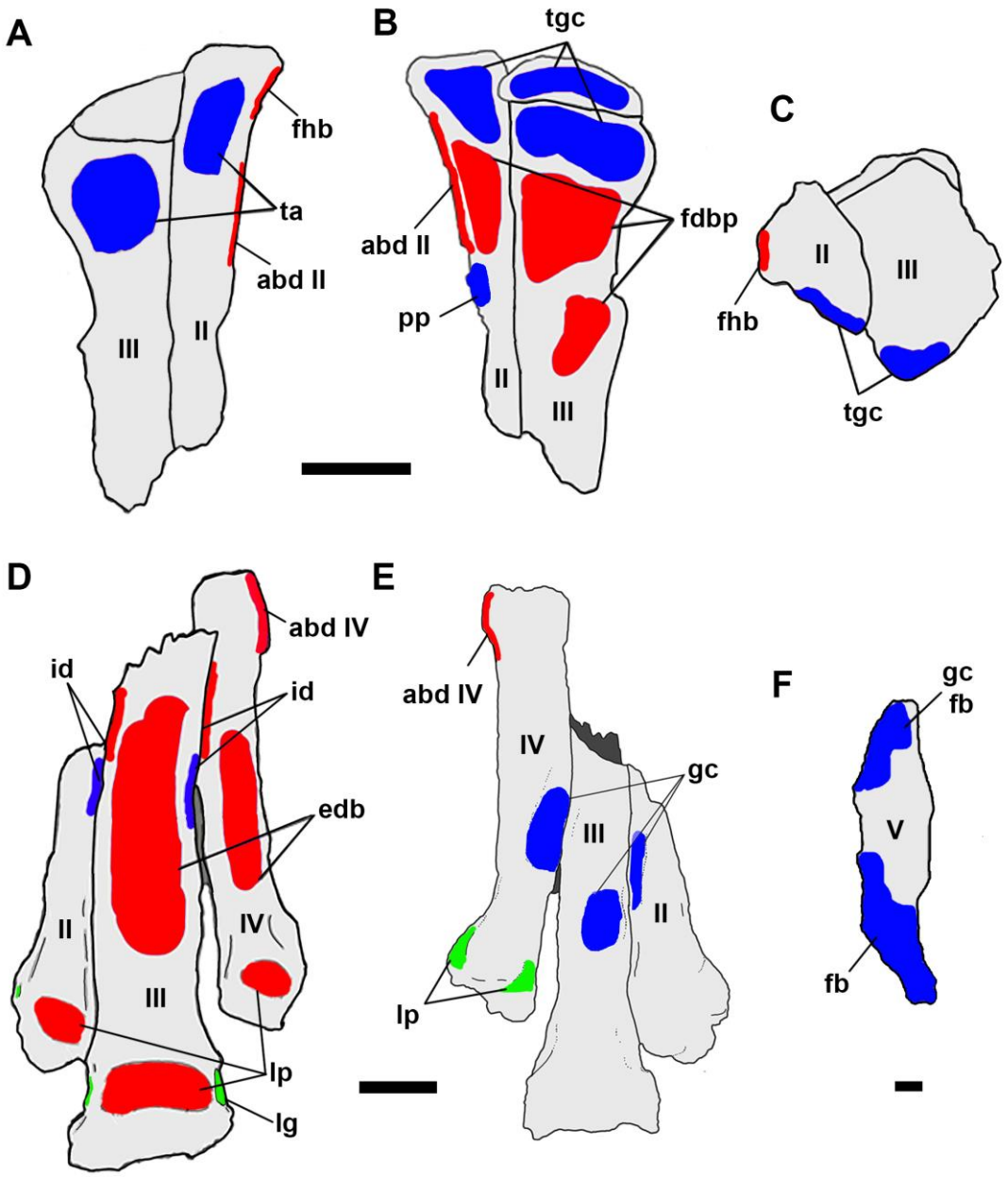

Figura 5.14. Esquema de los metatarsianos de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) y (B) Metatarsianos II y III derechos, sector proximal, en vista dorsal y ventral, respectivamente. (C) Sector proximal del metatarso derecho, mostrando la expansión proximoplantar. (D) y (E) Metatarso izquierdo, sector distal, en vista dorsal y ventral, respectivamente. (F) Metatarsiano V. Cartílago en extremo distal del metatarsiano IV (verde). Abreviaturas musculares según Tabla 1. **Abreviaturas adicionales**: **gc**, *mm. gastrocnemii*; **lg**, ligamentos colaterales; **lp**, ligamentos plantares; **tgc**, inserción común de *mm. gastrocnemii*. Escala 5 cm (A-E), y 1 cm (F).

Grupo extensor digital

Este grupo es el principal constituyente del aspecto dorsal del autopodio, el cual se compone de diferentes músculos que intervienen en la extensión del pie. Los más importantes son el *m. extensor digitorum longus*, *m. extensor hallucis longus*, *m. tibialis anterior*, y otros propios de la musculatura intrínseca del autopodio (*m. extensor digitorum brevis*, *m. extensor proprius*), cuyas homologías aún son dudosas (Hutchinson, 2002). De esta forma, el único músculo que no será tratado es el *m. extensor proprius digiti III* (ver Hudson, 1937) el cual no tendría una homología precisa en el pie cocodriliano, e incluso no está presente en todos los grupos de aves (e.g., Falconidae, Mosto et al., 2013).

M. tibialis anterior (TA)

Constituye el músculo más superficial del grupo extensor y el más voluminoso del pie junto con el *m. extensor digitorum longus*. El *m. tibialis anterior* es un músculo fusiforme que presenta una sola cabeza en cocodrilos, mientras que en aves son dos (Carrano y Hutchinson, 2002). En cocodrilos tiene un origen carnoso en la superficie anterior de la diáfisis tibial, distal a la cresta cnemial, mientras que la inserción está sobre la superficie proximodorsal de los metatarsianos I-IV (Fig. 5.8 E), cerca del extremo distal (Fechner, 2009). Por otro lado, en aves el origen doble del TA tiene lugar, por un lado, en el cóndilo lateral del fémur mediante un tendón, y por otro, en la superficie anterior de la cresta cnemial de forma carnosa (*caput femorale* y *tibiale,* respectivamente; Picasso, 2010). La inserción del TA tiene lugar en la superficie proximodorsal del tarsometatarso (Fig. 5.9 E), en una prominencia denominada *tuberositas m. tibialis cranialis* (Vanden Berge y Zweers, 1993).

Inferencia. En *Skorpiovenator*, la inferencia de dos cabezas del TA es ambigua debido a la falta de un correlato marcado para la cabeza femoral presente en aves. Sin embargo, se infiere el origen del TA en la superficie anterior de la diáfisis tibial, debido a la faceta fibular (Fig. 5.13 A), la cual se caracteriza por ser una cresta proximodistalmente extendida y surcada por abundantes rugosidades (Nivel de Inferencia I), que demarcan el límite y la extensión del TA. La superficie anterior de la faceta fibular correspondería al origen del TA, mientras que la posterior podría indicar la inserción del *m. interosseous cruris* (ver abajo). En cuanto a la inserción del TA, se infiere en la superficie proximodorsal de los metatarsianos II-IV (Fig. 5.14 A), zona que muestra

algunas estrías dispersas (Nivel de Inferencia I). Esta inserción probablemente haya sido mediante tendones separados, al igual que en cocodrilos (*Caiman*, obs. pers.), y ciertas aves donde puede haber tendones accesorios además del tendón común de inserción en aves (Vanden Berge y Zweers, 1993).

M. extensor digitorum longus (EDL)

Constituye el principal músculo del grupo extensor, siendo más profundo al *m. tibialis anterior* y superficial a los demás extensores. Este músculo se extiende desde la articulación femorotibial hasta el autopodio, dividiéndose en los dígitos II al IV. En cocodrilos, el EDL se origina de la superficie anterior del cóndilo lateral del fémur, distalmente al origen de los *mm. femorotibiales,* y se inserta en la zona próximodorsal de los metatarsianos (Fechner, 2009; Suzuki et al., 2011; *Caiman*, obs. pers.; Fig. 5.8 D). En Neornithes, tiene un origen carnoso sobre la superficie anterior del tibiotarso, distal a la cresta cnemial; luego, recorre el surco extensor del tarsometatarso y se divide en múltiples tendones que tienen inserción sobre la superficie proximodorsal de las falanges pre-ungueales y ungueales de los dedos II-IV (Patak y Baldwin, 1998; Gangl et al., 2004; *Rhea*, *Harpyaliaetus*, obs. pers.; Fig. 5.9 E).

Inferencia. En *Skorpiovenator* se infiere el origen del EDL en el aspecto anterolateral de la tibia, anterior a la cresta fibular, y distal a la cresta cnemial. El área de la fosa lateral muestra algunas estriaciones orientadas proximodistalmente (Fig. 5.13 A). Aunque algunos autores previamente han dudado sobre el origen del EDL en el fémur distal o la tibia proximal en dinosaurios no-avianos (Dilkes, 2000; Carrano y Hutchinson, 2002; Fechner, 2009), aquí se opta por reconstruirlo en la tibia anterior debido a las estriaciones anteriormente mencionadas (Nivel de Inferencia II); origen que habría migrado distalmente respecto de la condición cocodriliana.

La inserción del EDL habría migrado distalmente y tendría lugar en la fosa extensora (Carrano, 2007) de los metatarsianos II-IV (Fig. 5.13 D) y las falanges pre-ungueales de los dígitos II-IV (Nivel de Inferencia II); mientras que la inserción en la falange ungueal sería sobre la fosa rugosa de la superficie próximodorsal (Figs. 5.7 F, 5.15 G). Como sucede en arcosaurios, los tendones del EDL probablemente hayan compartido aponeurosis con la inserción de los *mm. digitorum brevis*.

M. extensor digitorum brevis (EDB)

Constituyen unos pequeños músculos bipinnados que asisten en la extensión de los dígitos. En cocodrilos, el origen tiene lugar parcialmente en el calcáneo y en la superficie dorsal de los metatarsianos II-IV (EDB II-IV, Fig. 5.8 E), distal a la inserción del *m. tibialis anterior* (Suzuki et al., 2011; Allen et al., 2014: Fig. 2; *Caiman* obs. pers.). La inserción toma lugar en la superficie proximodorsal de las falanges proximales (Dilkes, 2000; Fechner, 2009). En aves, aunque usualmente se lo menciona como ausente (Carrano y Hutchinson, 2002; Fechner, 2009; Schachner et al., 2011), está presente en algunos grupos pero reducido a un pequeño músculo que se extiende sobre los dedos III y IV (Fig. 5.9 E), denominados *m. extensor digitorum brevis III et IV* (EDB III y EDB IV), respectivamente (e.g., ratites, varias rapaces, Hudson, 1937; Brinkmann, 2010). Ambos músculos tienen un origen carnoso en la superficie dorsal del quinto distal del tarsometatarso, pero se diferencian en las inserciones: el EDB III se inserta en la zona proximodorsal de la primera falange del dígito III, mientras que el EDB IV atraviesa el forámen vascular distal y se inserta en la superficie proximomedial de la primera falange del digito IV (Hudson, 1937; Mosto et al., 2013).

Inferencia. Previamente ha sido hipotetizado que el *m. extensor digitorum brevis* se habría fusionado al *m. extensor digitorum longus* en dinosaurios (Carrano y Hutchinson, 2002; Piechowski y Tałanda, 2020). Sin embargo, la presencia en cocodrilos y varios grupos de aves (particularmente caminadoras, Brinkmann, 2010) conlleva a su reconstrucción en *Skorpiovenator*. Sólo fueron reconstruidos el *m. extensor digitorum brevis III et IV*, ya que reconstruir el correspondiente al digito II requiere un alto nivel de especulación, debido a su ausencia en aves. El origen del EDB de *Skorpiovenator* sería sobre la superficie dorsal de la diáfisis de los metatarsianos III y IV (Fig. 5.14 D), en el tercio distal (Nivel de Inferencia I'); la superficie en esta zona es mayormente lisa por lo que el EDB habría tenido un origen carnoso, como sucede en Neornithes (Hudson, 1937). Sin embargo, la inserción varía según el músculo como sucede en aves: en el caso del EDB III, se produciría en la zona proximodorsal de la primera falange del dedo, en una zona ligeramente rugosa (Nivel de Inferencia I); mientras que el EDB IV lo haría en la superficie proximomedial de la primera falange del dedo IV (Figs. 5.15-16), particularmente en una excavación redondeada y lisa (Nivel de Inferencia I). Esta diferencia se justifica en la morfología del metatarso de *Skorpiovenator*: los metatarsianos III y IV divergen en el sector distal dejando un "espacio

intermetatarsiano" (*sensu* Hudson, 1937), el cual sería homólogo al forámen vascular (=*canalis interosseus*, Vanden Berge y Zweers, 1993; Mosto et al., 2013) presente entre las trócleas III y IV del tarsometatarso aviano. Por otro lado, el EDB III habría compartido aponeurosis con el *m. extensor digitorum longus*, al menos en las falanges proximales.

M. extensor hallucis longus (EHL)

Es un pequeño músculo relacionado con la extensión del dedo I. En cocodrilos, el EHL posee un tendón de origen en la superficie anterior del extremo distal de la fíbula, y se inserta mediante un tendón en la superficie dorsal del metatarsiano y las falanges del dígito I (Hutchinson, 2002; Fechner, 2009). En aves que no han perdido el dedo I, el EHL tiene un origen carnoso en la superficie proximodorsal del tarsometatarso, proximal a la inserción del *m. tibialis anterior*; aunque migra hacia al aspecto medial con la retroversión del dedo I dependiendo del grupo de aves (Hutchinson, 2002). Mientras que la inserción del EHL es mediante un tendón en el tubérculo extensor de la falange ungueal (Carrano y Hutchinson, 2002; *Harpyaliaetus*¸ obs. pers.).

Inferencia. Se infiere el origen del EHL en la superficie anterior del extremo distal de la fíbula, una zona que presenta algunas rugosidades (Nivel de Inferencia II). Este origen sería similar al del autopodio cocodriliano debido a que *Skorpiovenator* no posee metatarsianos fusionados y complejo tibiotarsal, por lo que el origen inferido se restringe a la fíbula distal (Fig. 5.17). La inserción del EHL sería en la superficie proximodorsal de las falanges del dedo I (Nivel de Inferencia I); *Skorpiovenator* solo preserva la falange pre-ungueal de este dígito (Fig. 5.7 A), pero la misma exhibe, en el sector proximodorsal, un montículo bajo pero rugoso que indicaría la inserción tendinosa del EHL (Fig. 5.15 F).

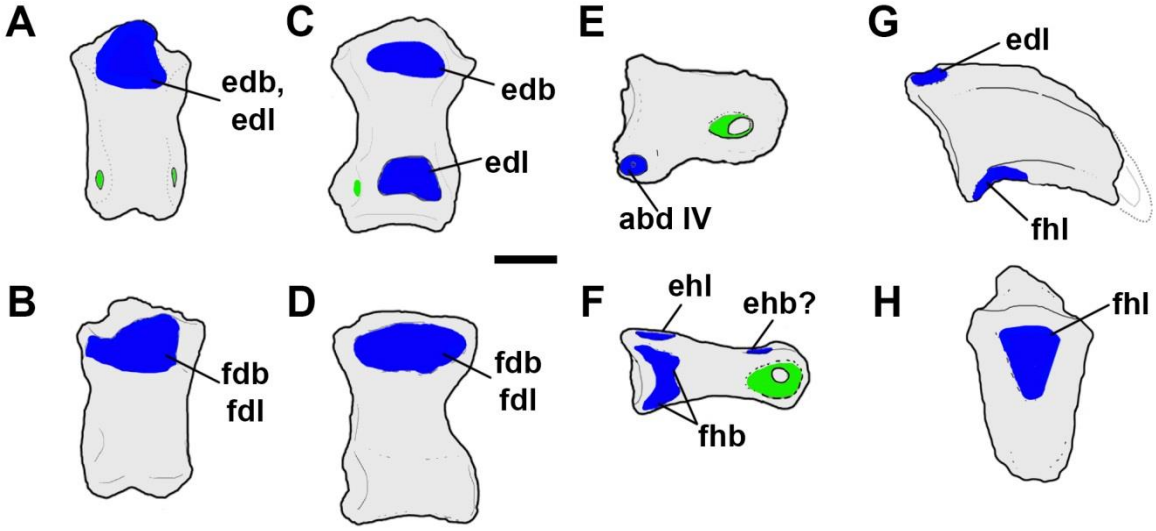

Figura 5.15. Principales inserciones musculares en las falanges de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) y (B), falange II-2 en vista dorsal y ventral, respectivamente. (C) y (D), falange III-2 en vista dorsal y ventral, respectivamente. (E) Falange IV-2 en vista lateral. (F) Falange I-2 en vista lateral. (G) y (H) falange ungueal dedo IV, en vista lateral y ventral, respectivamente. Ligamento colateral marcado en verde. Abreviaturas según Tabla 5.1. **Abreviaturas adicionales**: **edb**, *m. extensor digitorum brevis*; **ehb?**, sitio de inserción del *m. extensor hallucis brevis*? Escala 2 cm.

Mm. fibulares

Está constituido por dos músculos fusiformes en Archosauria actuales: uno mayor, el *m. fibularis longus* (FL), y uno menos voluminoso, el *m. fibularis brevis* (FB); ambos ayudan en la flexión de la articulación del tobillo. En cocodrilos, el *m. fibularis longus* toma origen en la superficie anterolateral de la diáfisis fibular, distalmente a la inserción del *m. iliofibularis*, y se inserta en el aspecto ventral del calcáneo y proximal del metatarsiano V (Fig. 5.8 D), junto con una de las inserciones de los *mm. gastrocnemii* (Suzuki et al., 2011). El FB cocodriliano tiene un origen distal al FL, ubicándose en la superficie anterior de los dos tercios distales de la fíbula, y se inserta en el extremo distal del metatarsiano V (Hutchinson, 2002; Fechner, 2009).

En Neornithes, el origen del FL migró proximalmente hacia el aspecto lateral de la cresta cnemial del tibiotarso, siendo incluso proximal a la inserción del *m. iliofibularis*, debido a los cambios asociados a la fusion del tibiotarso y la reducción de la fíbula (Hutchinson, 2002); mientras que su inserción es sobre la superficie posterior del tibiotarso junto con el tendón del *m. flexor perforatus digiti III* (Fechner, 2009; Fig.

5.9 E, F). En cuanto al FB, el origen del mismo se movió hacia el aspecto lateral del tibiotarso debido a la reducción de la fíbula distal (Hutchinson, 2002). La inserción del FB es sobre la superficie posterolateral del tarsometatarso, posterior a la inserción del FL.

Inferencia. En *Skorpiovenator* se asume un origen e inserción del *m. fibularis longus* y *m. fibularis brevis* más similar a la condición cocodriliana, debido a que la fíbula y los metatarsianos constituyen elementos discretos y sin fusionar. El FL se origina de la superficie anterior de la diáfisis fibular (Nivel de Inferencia I), distal al tubérculo iliofibular (Fig. 5.13 D), lugar que muestra un surco extendiéndose proximodistalmente un cuarto de la distancia de la diáfisis (Fig. 5.5 A); el FL se origina lateralmente a este surco. En tanto la inserción del FL se ubica en la superficie ventral del calcáneo (no preservado, Nivel de Inferencia I'), y en la superficie proximal del metatarsiano V (Fig. 5.14 F), la cual muestra abundantes rugosidades y tubérculos (Nivel de Inferencia I); lugar que compartiría inserción con los *mm. gastrocnemii*.

En cuanto al FB, se infiere el origen en la superficie anterior de la fíbula distal (Nivel de Inferencia I'), y la inserción en el extremo distal del metatarsiano V (Nivel de Inferencia I), el cual se caracteriza por presentar varios montículos pequeños y dispersos.

Músculos menores del sector inferior del miembro posterior

M. popliteus (POP)

Es un músculo con forma globosa que posee fibras que corren oblicuamente entre los extremos proximales de la tibia y fíbula; no se sabe su función con certeza pero intervendría en la rotación externa de la tibia (Suzuki et al., 2011). En cocodrilos, el origen es en el sector proximolateral de la tibia y se inserta en la zona posteromedial de la fíbula proximal, sobre la fosa medial (Fechner, 2009). En aves, el origen es sobre la superficie proximoposterior del tibiotarso y se inserta en el área posteromedial de la fíbula (Vanden Berge y Zweers, 1993). Este músculo ha sido referido como la porción proximal de otro mayor, el *m. interosseus cruris* (Tarsitano, 1981). En cocodrilos, el *m. popliteus* es un músculo voluminoso, comparado con la pequeña cabeza presente en aves (Carrano y Hutchinson, 2002).

Inferencia. En *Skorpiovenator* este músculo puede asignarse con un bajo nivel de especulación: el origen del mismo se infiere en el promontorio rugoso ubicado

posterolateralmente en la tibia proximal (Fig. 5.13 B), posterior a la cresta fibular (Nivel de Inferencia I); la inserción sería en la zona posteromedial de la fosa medial de la fíbula (Fig. 5.13 D), en una serie de excavaciones ovaladas separadas por crestas (Nivel de Inferencia I).

M. interosseous cruris (IC)

Corresponde a otro músculo que posee fibras dirigidas oblicuamente entre la tibia y la fíbula, pero en este caso, sobre los dos tercios distales de la diáfisis llenando el espacio entre ambos huesos, y colaborando con la flexión del tobillo (Klinkhamer et al., 2017). En los cocodrilos, el *m. interosseus cruris* se ubica entre las superficies mediales y laterales de la fíbula y la tibia (Suzuki et al., 2011; Fig. 5.8 D, E). En Neornithes, el IC es inexistente en concordancia con la reducción distal que experimentó la fíbula en el transcurso evolutivo (Hutchinson, 2002). Previamente, el IC ha sido considerado como la porción distal de un mismo grupo muscular que también incluye al *m. popliteus* (Tarsitano, 1981).

Inferencia. En *Skorpiovenator* se infiere el origen en el aspecto lateral de la tibia, en una cresta, la faceta fibular (Fig. 5.13), que corre a lo largo de la diáfisis tibial y porta numerosas rugosidades (Nivel de Inferencia II). Esta cresta demarcaría el límite entre el *m. interosseus cruris*, y el *m. tibialis anterior*. La inserción se infiere sobre el aspecto medial de la diáfisis fibular (Fig. 5.13), en los dos tercios distales de la misma (Nivel de Inferencia II').

M. pronator profundus (PP)

En arcosaurios actuales, este músculo se encuentra bien desarrollado en cocodrilos (Fig. 5.8 D, E) y está involucrado en la extensión y pronación del tobillo (Klinkhamer et al., 2017). En aves se encuentra reducido o incluso ausente (Fechner, 2009); tal ausencia está íntimamente relacionada a la reducción distal que experimentó la fíbula distal en la evolución (Hutchinson, 2002). El PP se origina en el aspecto posteromedial de la fíbula y posterolateral de la tibia, posterior al origen *del m. popliteus* y el *m. interosseus cruris* (Suzuki et al., 2011). La inserción es mediante un tendón simple en la zona ventromedial del metatarsiano I, aunque algunos tendones asociados pueden insertarse en los metatarsianos II y III (Piechoswki y Talanda, 2020; *Caiman*, obs. pers.).

Inferencia. En *Skorpiovenator,* como en cocodrilos, el *m. pronator profundus* tendría un buen desarrollo ya que el sector distal de la fíbula no está reducido (a diferencia de aves) y aún está en estrecha relación con el complejo astrágalo-calcáneo, como en todos los ceratosaurios (Carrano y Sampson, 2008), aunque está proporcionalmente reducido en comparación con cocodrilos. El origen del *m. pronator profundus* se ubicaría en la superficie posteromedial de la fibula y de la zona posterolateral de la tibia (Fig. 5.13); en particular, la fíbula muestra un surco que corre distalmente al tubérculo iliofibular (Nivel de Inferencia II), el cual probablemente haya actuado como límite entre el dominio del *m. pronator profundus* (posteromedial) y el *m. fibularis longus* (anterolateral). La inserción se infiere en la zona ventromedial del metatarsiano I (no preservado) y II (Fig. 5.16); en este último la superficie ventromedial posee estriaciones poco marcadas (Nivel de Inferencia II).

M. abductores (ABD)

Constituyen pequeños músculos del pie, encontrándose variablemente en los dedos II y IV, y cuya función es abducir el dígito correspondiente (Suzuki et al., 2011). En cocodrilos solo está presente el *m. abductor IV* (ABD IV), mientras que en aves están presentes el ABD II y ABD IV (Vanden Berge y Zweers, 1993; Cong et al., 1998). En cocodrilos, el ABD IV se origina del aspecto lateral del metatarsiano IV y distal del metatarsiano V, y se inserta en la superficie proximolateral de la primera falange del dígito IV (Suzuki et al., 2011). En aves, el ABD IV se origina en la zona proximolateral del tarsometatarso, lateral al hipotarso y se inserta mediante un tendón en la superficie lateral de la primera falange (Fig. 5.9 F); el ABD II se origina de la cara medial de la mitad distal del tarsometatarso y se inserta en la base de la falange proximal (Vanden Berge y Zweers, 1993; Mosto, 2016).

Inferencia. En *Skorpiovenator* se infiere el origen del ABD IV en la superficie lateral de la diáfisis del metatarsiano IV (Nivel de Inferencia I') y se inserta en la primera falange del dígito IV (Nivel de Inferencia I'). En tanto, el ABD II se infiere con un grado de especulación mayor debido a que se encuentra solo en aves: el origen se ubica en la superficie medial de la diáfisis del metatarsiano II (Nivel de Inferencia II') y la inserción se infiere para la zona proximomedial de la primera falange, la cual muestra rugosidades poco marcadas (Nivel de Inferencia II). La presencia en *Skorpiovenator* se

justifica en base al gran desarrollo del metatarsiano II, el cual contribuiría parcialmente en la extensión del dedo (Figs. 5.16, 5.17).

Mm. interdigiti (ID) y *mm. adductores* (AD)

Ambos grupos son mencionados debido a que posiblemente sean equivalentes topográficamente entre sí: los *mm. interdigiti* son mencionados en el autopodio de los cocodrilos y los *mm. adductores* en las aves (Haughton, 1868; Cong et al., 1998; Brinkmann, 2010; Pereyra et al., 2018). Por un lado, los músculos interdigitales de cocodrilos (=*interosseous dorsalis,* Brinkman, 1980; Suzuki et al., 2011; =*intermetatarsales*, Diogo et al., 2018) comprenden unos pequeños músculos laminares que se extienden entre los metatarsianos II-III y III-IV (Fig. 5.8 F). Su origen e inserción es carnoso extendiéndose entre las diáfisis de los metatarsianos, aunque poseen algunos tendones dirigidos al aspecto proximal de las falanges proximales, sin dejar correlatos (*Caiman*, obs. pers.). La función de estos músculos es ayudar a estabilizar la posición del metatarso. Por otro lado, *mm. interdigitii* como tal no han sido mencionados en aves.

En cuanto a los *mm. adductores* de aves, constituyen unos músculos pequeños de origen carnoso e inserción tendinosa. El AD II se origina de la zona proximoposterior del tarsometatarso, siendo el músculo más profundo del aspecto ventral del metatarso, insertándose en la cara proximolateral de la primera falange del dedo II (Mosto et al., 2013). El AD IV tiene origen en la superficie anterolateral del tarsometatarso proximal (aunque en *Casuarius* es distal; ver Brinkmann, 2010) insertándose proximomedialmente en la primera falange del dedo IV (Hudson, 1937). Ambos músculos son muy pequeños y la presencia del ADD IV es rara (Hudson, 1937; Vanden Berge y Zweers, 1993). Tales aductores no han sido mencionados con este nombre en cocodrilos.

Según Hudson (1937) no se conocen homólogos para los *mm. aductores* avianos en otros grupos de tetrápodos. Sin embargo, una posible hipótesis es que ambos grupos musculares sean homólogos, aunque diferenciados debido a los cambios morfológicos presentes en el autopodio aviano. En cocodrilos, los *mm. interdigitii* intervienen en la estabilización del metatarso mediante la adducción de estos músculos, evitando que los metatarsianos II-IV se desvíen de la posición normal (Brinkman, 1980). Estos músculos interdigitales en cocodrilos presentan al menos dos capas (superficial y profunda,

Suzuki et al., 2011; *Caiman*, obs. pers.), por lo que al menos una de estas capas sería homóloga a los *mm. adductores* de aves, músculos cuya extensión y función es muy similar.

Inferencia. Aunque la inferencia de tal grupo de músculos en *Skorpiovenator* involucra un elevado grado de especulación, se justifica la presencia de los mismos en base a la morfología de los metatarsianos. *Skorpiovenator*, al igual que cocodrilos, posee un autopodio con metatarsianos diferenciados y sin fusionar, por lo cual sería muy probable la presencia de estos paquetes musculares entre los metatarsianos cuya función sería estabilizar el autopodio. Por lo tanto, los *mm. interdigitii* de *Skorpiovenator* tendrían su origen e inserción en la diáfisis de los metatarsianos II-III y III-IV (Figs. 5.16-17) sin dejar correlatos marcados (Nivel de Inferencia I' para origen e inserción).

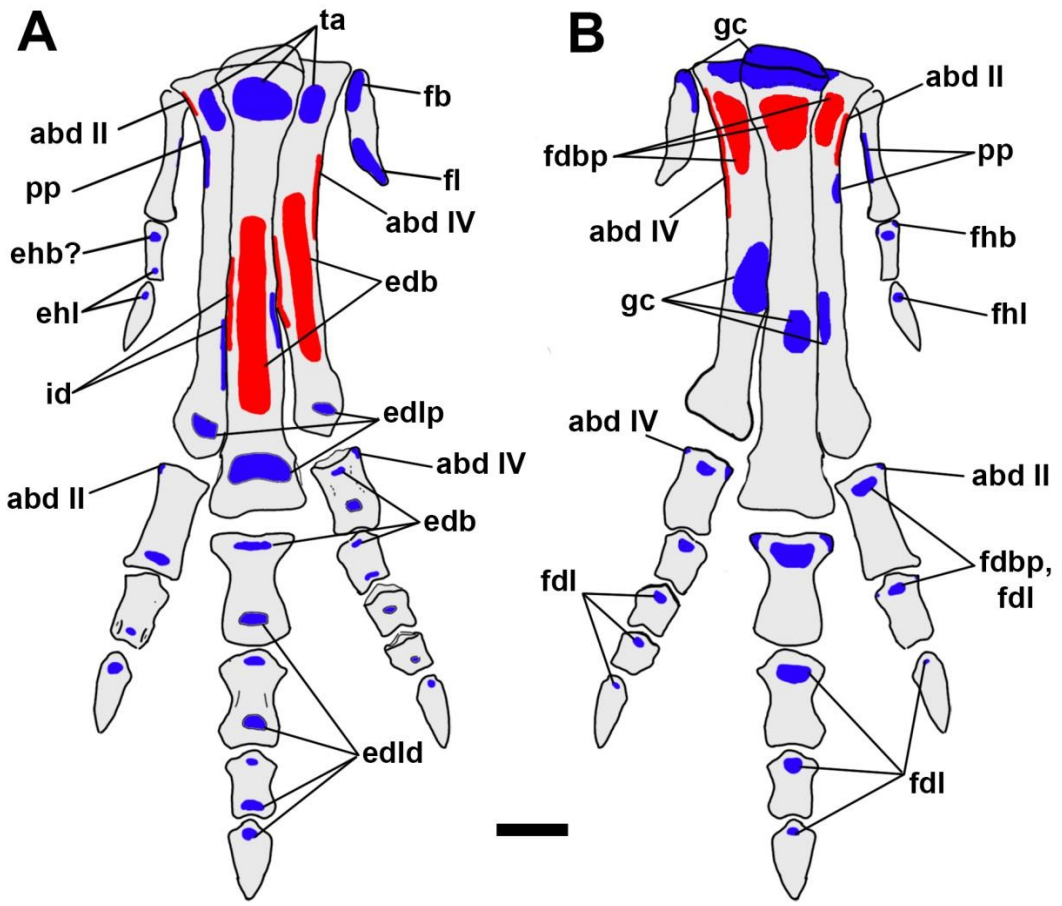

Figura 5.16. Esquema de la musculatura del autopodio de *Skorpiovenator bustingorryi*. Abreviaturas musculares según Tabla 5.1. **Abreviaturas adicionales**: **edlp**, *m. extensor digitorum longus* inserción proximal; **edld**, *m. extensor digitorum longus*, inserción distal; **ehb?**, posible inserción *m. extensor hallucis brevis*?. Escala 5 cm.

Correlatos de tejidos blandos no miológicos

En el transcurso de la descripción de los correlatos y la inferencia de músculos surgieron algunos rasgos asociados con tejidos no musculares, algunos de los cuales poseen estrecha asociación con músculos como sucede en arcosaurios actuales. A continuación se nombran los principales tejidos no musculares asociados:

- *Surco de la cabeza femoral*: la superficie posterior de la cabeza femoral de *Skorpiovenator* muestra un surco relativamente profundo que se extiende oblicuamente y presenta algunas estriaciones. Aunque tales características pueden parecer correlatos musculares, en realidad corresponde al surco para el pasaje del ligamento isquiofemoral (Langer, 2003). Tal surco está presente en varios terópodos no avianos (e.g., *Syntarsus*, Rowe, 1989; Novas, 1996; *Giganotosaurus*, MUCPv-CH-1).
- *Cartílago hialino del fémur proximal*: la superficie posteroproximal, lateral al surco del ligamento isquiofemoral, se caracteriza por tener rugosidades irregulares. Tal superficie estaría cubierta por cartílago hialino calcificado, como sugieren estudios recientes (Tsai et al., 2018).
- *Fascia plantaris:* también llamada aponeurosis plantar (Carrano y Hutchinson, 2002; Fechner, 2009) constituye la estructura más superficial del aspecto ventral del autopodio y no deja ningún tipo de correlato. Sin embargo, se encuentra presente y bien desarrollada en arcosaurios actuales sirviendo como inserción secundaria de los *mm. gastrocnemii* (Schachner et al., 2011), y actuando como origen de algunos músculos flexores del autopodio (*Caiman*, *Rhea*, obs. pers.). Aunque no deje correlatos óseos, *Skorpiovenator* probablemente habría tenido una *fascia plantaris* en el aspecto ventral del pie.
- *Ligamentos plantares en el metatarsiano III y IV:* en *Skorpiovenator*, el extremo distal de estos elementos posee proyecciones posteriores bien marcadas, las cuales habrían sido el lugar de anclaje de los ligamentos plantares. Estos, en aves actuales, representan un tejido fibrocartilaginoso bien desarrollado que se dispone en la superficie posterior de las trócleas del tarsometatarso (Baumel y Raikow, 1993; *Rhea*, *Tyto*, *Harpyaliaetus*, obs. pers.). Dichos ligamentos sirven para dar pasaje y contener a los tendones flexores perforantes y el *m. flexor digitorum longus* (White et al., 2016).

- *Ligamentos colaterales:* los forámenes colaterales presentes, lateral y medialmente, en el extremo distal de los metatarsianos y falanges son correlatos de los ligamentos colaterales, que unen las articulaciones metatarsiano-falangeal e interfalangeal (Zinoviev, 2011) y están presentes en aves actuales (Vanden Berge y Zweers, 1993; *Rhea*, obs. pers.).

Tabla 5.2. Músculos reconstruidos y niveles de inferencia en *Skorpiovenator bustingorryi*.

TABLA 5.2

MÚSCULO	ORIGEN	INSERCIÓN
IT I	borde anterior del ilion (I)	cresta cnemial de la tibia (I)
IT II	borde anterodorsal del ilion (I)	
IT III	borde posterodorsal del ilion (I)	
AMB	tubérculo *ambiens* del isquion (I)	cresta cnemial de la tibia, superficie anterolateral (I)
FMTI	superficie posteromedial del fémur (I)	zona anterolateral de la cresta cnemial (I)
FMTE	superficie anterolateral del fémur (I)	
ILFB	ilion postacetabular (I')	tubérculo iliofibular (I)
IFE	superficie lateral del ilion, anterior a la prominencia medial (I)	repisa trocantérica del fémur (II)
ITC	superficie anterolateral del ilion preacetabular (I')	trocánter menor del fémur (II)
IFI (PIFI I)	fosa preacetabular del ilion (II)	superficie proximomedial del fémur (I')
PIFI II	superficie ventrolateral del ala preacetabular y centros vertebrales dorsales (II')	trocánter accesorio del fémur (I)
FTI III	tuberosidad isquiática (I)	superficie proximomedial de la tibia (I)
FTE	hoja postacetabular del ilion (I)	superficie proximomedial de la tibia (I)
ADD I	superficie anterolateral del isquion (I)	superficie posterior del fémur (I')
ADD II	isquion posterolateral (I)	montículo rugoso en superficie posterior del fémur (I)
PIFE I	margen anterior del pubis (II)	trocánter mayor del fémur (I)
PIFE II	superficie posteromedial del pubis (II)	trocánter mayor del fémur (I)
PIFE III	proceso obturador del isquion (II)	trocánter mayor del fémur (II)
ISTR	? (posiblemente superficie medial del isquion)	zona posterior de la repisa trocantérica (I)
CFB	fosa brevis del ilion (II)	superficie lateral del cuarto trocánter (I)
CFL	cuerpos vertebrales y procesos transversos de caudales proximales (I)	superficie medial del cuarto trocánter (I)
GL	superficie posterior del cóndilo lateral del fémur (I)	zona proximoventral de los metatarsianos II-V (I)
GM	montículo en la superficie posteromedial de la	

	cresta cnemial (I)	
GI	fosa poplítea del fémur (II)	
FDBS	I´ (posiblemente calcáneo)	superficie proximoventral de falanges proximales (I)
FDBP	superficie proximoventral de metatarsianos II-IV (II)	superficie proximoventral de falanges pre-ungueales (II)
FHB	superficie proximomedial metatarsiano II (I’)	superficie proximomedial y proximolateral de falange pre-ungueal (I)
FHL	fosa poplítea del fémur (I’)	fosa flexora de falange ungueal (I)
FDL	cóndilo lateral femoral/superficie proximoposterior fibular (I’/I)	fosa proximoventral de falanges pre -ungueales y ungueales (I)
EDL	superficie anterior de la cresta cnemial (II)	fosa dorsal en metatarsianos y falanges pre-ungueales II-IV, y la ungueal (II)
TA	superficie anterior de diáfisis tibial (I)	superficie proximodorsal de metatarsianos II-IV (I)
EDB	diáfisis anterior de metatarsianos II-IV (I’)	superficie proximomedial de falanges proximales (I)
EHL	superficie anterior de fíbula distal (II)	fosa dorsal de las falanges (I)
FL	diáfisis fibular, anteriormente a un surco (I)	superficie ventral del calcáneo/zona proximal metatarsianos V (?/I)
FB	diáfisis fibular, posteriormente a un surco (I’)	zona distal metatarsianos V (I)
POP	promontorio rugoso en tibia posterolateral (I)	fosa medial de la fibula (I)
IC	superficie lateral de la diáfisis tibial (II)	aspecto medial de diáfisis fibular (II’)
PP	zona posterolateral de la diáfisis tibial, posteriormente al IC (II)	zona ventromedial de metatarsiano I y II (II)
ABD II	superficie medial metatarsiano II (II’)	zona proximomedial de la falange proximal (II)
ABD IV	superficie lateral metatarsiano IV (I’)	zona proximolateral de la falange proximal (I’)
ID	superficie interna entre metatarsianos II/III-III/IV (I’)	superficie interna entre metatarsianos II/III-III/IV (I’)

DISCUSIÓN

En base a la presente contribución se considerarán los siguientes aspectos relacionados a la reconstruccion en *Skorpiovenator*: 1) **músculos inferidos y comparación con reconstrucciones previas en terópodos**, e interpretaciones acerca de los principales músculos apendiculares; 2) **porcentaje de músculos inferidos** para *Skorpiovenator* y la relación causal con correlatos, así como la presencia y distribución de los mismos en otros Abelisauroidea; 3) **desarrollo de la musculatura caudal**, así como la comparación con otras interpretaciones y discusión respecto al punto transicional; y, 4) **resultados principales** asociados con la musculatura del autopodio, la cual representa la reconstrucción más completa para el pie de un terópodo.

Músculos inferidos y comparación con reconstrucciones previas en terópodos

Los resultados presentados aquí muestran un total de 40 músculos reconstruidos (Tabla 5.2) para el miembro posterior de *Skorpiovenator*. Esto es interesante cuando se lo compara con las reconstrucciones previas realizadas para la misma región anatómica en otros terópodos mesozoicos (Tabla 5.3). Como fue mencionado en la introducción del capítulo, solo algunas reconstrucciones musculares han sido publicadas hasta ahora. De estas, se mencionan la miología del ornitomímido *Dromiceiomimus* (Russell, 1972), el tiranosáurido *Tyrannosaurus* (Carrano y Hutchinson, 2002), el ave hesperornithiforme *Hesperornis* (Zinoviev, 2011) y el megaraptórido *Australovenator* (White et al., 2016). Hay que destacar además, la contribución realizada por Grillo y Azevedo (2011) en el herrerasáurido *Staurikosaurus*, el cual constituye una forma de saurisquio basal y cuya locomoción era bípeda, resulta útil para las comparaciones con terópodos derivados.

Los trabajos mencionados trataron la musculatura de la cintura pélvica y el miembro posterior con diferentes grados de detalle y contexto metodológico, los cuales serán brevemente reseñados en los párrafos siguientes para contextualizar la reconstrucción muscular realizada en la presente tesis. Además, el trabajo sobre *Australovenator* de White et al. (2016) será tratado en particular en la sección de discusión sobre autopodio, debido a que, en este taxón, solo fue reconstruida la musculatura pedal (ver abajo; ver Tabla 5.4).

Russell (1972) realizó una revisión sobre ornitomímidos de América del Norte, donde incluye la reconstrucción muscular detallada de cintura pélvica y elementos proximales del miembro (fémur y tibia) de *Dromiceiomimus* (18 músculos; ver Tabla

5.3). En ese trabajo, reconstruyó mayormente aquellos músculos originados en la cintura pélvica y con inserciones en fémur y tibia (e.g., *m. iliotibiales, m. iliofibularis, m. caudofemoralis*, entre otros) pero no ahonda en sectores más distales como es el autopodio. Además, se ve seriamente limitada la reconstrucción debido a que sólo considera los músculos presentes en cocodrilos, a pesar de que curiosamente compara los hábitos locomotores de ornitomímidos con aquellos de las ratites actuales.

El caso de *Tyrannosaurus* es icónico debido a que fueron publicadas varias reconstrucciones a lo largo del siglo XX incluyendo aquella inicial de Romer (1923b), con modificaciones subsiguientes de Walker (1977) y Tarsitano (1981). Sin embargo, estos trabajos han sido criticados debido a estar sesgados hacia el modelo muscular de los cocodrilos actuales (Rowe, 1986; Novas, 1996; Carrano y Hutchinson, 2002; Langer, 2003). El trabajo de Carrano y Hutchinson (2002) sobre *Tyrannosaurus* constituye la reconstrucción muscular de referencia más completa hasta la actualidad en terópodos no avianos. Además, en ese mismo trabajo se dio prioridad a la metodología del EPB (Witmer, 1995a) para considerar las homologías entre cocodrilos y aves, y su posterior inferencia en *Tyrannosaurus*. En este sentido, Carrano y Hutchinson (2002) reconstruyeron una gran cantidad de músculos (31 músculos; Tabla 5.3) incluyendo cintura pélvica y miembro posterior, aunque algunos músculos del autopodio no fueron inferidos. Como indicaron estos autores, varios de los músculos del pie no fueron inferidos debido a la complejidad en arcosaurios actuales y la falta de correlatos marcados.

Un estudio reciente es el de Grillo y Azevedo (2011) en el saurisquio basal *Staurikosaurus* del Triásico de Brasil. El mismo también fue realizado utilizando la metodología del EPB, comparando correlatos de cocodrilos y aves. Los resultados del mismo arrojaron una cantidad relativamente baja de músculos (23 músculos; Table 5.3), sin embargo, esto se debe a que el material examinado no incluyó un ejemplar con el esqueleto apendicular completo.

Tabla 5.3. Cuadro comparativo de la musculatura pélvica y del miembro posterior en diferentes terópodos.

TABLA 5.3

Russell (1972)	Carrano y Hutchinson (2002)	Grillo y Azevedo (2011)	Esta tesis
m. iliotibialis	*mm. iliotibiales*	*mm. iliotibiales*	*mm. iliotibiales*
---	*m. ambiens*	*m. ambiens*	*m. ambiens*
m. femorotibialis	*mm. femorotibiales*	*mm. femorotibiales*	*mm. femorotibiales*
m. iliofibularis	*m. iliofibularis*	*m. iliofibularis*	*m. iliofibularis*
m. quadratus lumborum	*m. iliofemoralis externus*	*m. iliofemoralis externus*	*m. iliofemoralis externus*
m. iliofemoralis (cabeza posterior)	*m. iliotrochantericus caudalis*	*m. iliotrochantericus caudalis*	*m. iliotrochantericus caudalis*
m. puboischiofemoralis internus (cabeza púbica)	*m. iliofemoralis internus*	*m. puboischiofemoralis internus I*	*m. iliofemoralis internus*
m. puboischiofemoralis internus II (cabeza ischiática)	*m. iliotrochantericus medialis et cranialis*	*m. puboischiofemoralis internus I*	*m. puboischiofemoralis internus II*
---	*m. flexor tibialis internus III*	*m. flexor tibialis internus III*	*m. flexor tibialis internus III*

m. flexor tibialis	*m. flexor tibialis externus*	*m. flexor tibialis externus*	*m. flexor tibialis externus*
---	*mm. adductors femores*	*mm. adductors femores*	*mm. adductors femores*
---	*m. puboischiofemoralis externus I*	*m. puboischiofemoralis externus I*	*m. puboischiofemoralis externus I*
m. puboischiofemoralis externus (cabeza púbica)	*m. puboischiofemoralis externus II*	*m. puboischiofemoralis externus II*	*m. puboischiofemoralis externus II*
m. puboischiofemoralis externus	*m. puboischiofemoralis externus III*	*m. puboischiofemoralis externus III*	*m. puboischiofemoralis externus III*
m. ischiotrochantericus	*m. ischiotrochantericus*	*m. ischiotrochantericus*	*m. ischiotrochantericus*
m. caudifemoralis longus	*m. caudofemoralis longus*	*m. caudofemoralis longus*	*m. caudofemoralis longus*
m. caudifemoralis brevis	*m. caudofemoralis brevis*	*m. caudofemoralis brevis*	*m. caudofemoralis brevis*
mm. iliocaudalis et ischiocaudalis	*m. ilioischiocaudalis*	*m. ilioischiocaudalis*	*m. ilioischiocaudalis*
m. gastrocnemius	*m. gastrocnemius lateralis*	---	*m. gastrocnemius lateralis*
	m. gastrocnemius medialis	---	*m. gastrocnemius medialis*
	---	---	*m. gastrocnemius intermedius*
---	---	---	*m. flexores digitorum breves superficialis*

---	---	---	*m. flexores digitorum breves profundus*
---	---	---	*m. flexor hallucis brevis*
---	*m. flexor hallucis longus*	---	*m. flexor hallucis longus*
---	*m. flexor digitorum longus*	---	*m. flexor digitorum longus*
---	*m. extensor digitorum longus*	---	*m. extensor digitorum longus*
---	*m. tibialis anterior*	---	*m. tibialis anterior*
---	---	---	*m. extensor digitorum brevis*
---	*m. extensor hallucis longus*	---	*m. extensor hallucis longus*
---	*m. fibularis longus*	---	*m. fibularis longus*
---	*m. fibularis brevis*	---	*m. fibularis brevis*
---	*m. popliteus*	---	*m. popliteus*
---	---	---	*m. interosseous cruris*
---	---	---	*m. pronator profundus*

---	---	---	*m. abductor II et IV*
---	---	---	*mm. interdigitii*

Así, en este contexto, la reconstrucción muscular de *Skorpiovenator* presentada muestra un gran número de músculos inferidos (Fig. 5.17). Tal reconstrucción incluyó los grupos musculares de la cintura pélvica y las regiones del miembro posterior (estilopodio, zeugopodio y autopodio; Figs. 16-17; Tabla 5.2). Las inferencias derivadas de la recostrucción ejemplifican la modificación de varios músculos apendiculares cuando se compara con la condición primitiva de saurisquios basales bípedos (e.g., *Saturnalia* Langer et al. 1999, Langer, 2003; *Staurikosaurus*, Grillo y Azevedo, 2011) y poseen numerosas semejanzas con la recontrucción realizada en el celurosaurio *Tyrannosaurus* (Carrano y Hutchinson, 2002).

La morfología de la cintura y miembro posterior de *Skorpiovenator* y *Tyrannosaurus* indican la presencia y un posible desarrollo similar de numerosos músculos en las principales líneas evolutivas de terópodos no avianos (Ceratosauria y Tetanurae). Varios de los músculos aquí reconstruidos son componentenes importantes en la retracción (*mm. caudofemorales*), adducción (*mm. adductores femores; mm. puboischiofemorales externi*), abducción (*m. ileofemoralis*) y protracción del miembro (*m. puboischiofemoralis internus*), así como aquellos extensores y flexores de la articulación femorotibial (*mm. iliotibiales, m. ambiens, m. iliofibularis, mm. femorotibiales, m. flexor tibialis externus*). Además, varios de los correlatos presentes en *Skorpiovenator* y *Tyrannosaurus* no solo se hayan bien representados en un amplio abanico de ceratosaurios y tetanuros no avianos, sino que caracterizan en general al clado más inclusivo, Dinosauriformes (Rowe, 1989; Novas, 1992, 1996; Langer, 2003). Los correlatos que se encuentran frecuentemente presentes en dinosauriformes incluyen: la fosa brevis, las estriaciones en el borde dorsal del ilion, el tubérculo *ambiens*, el cuarto trocánter, la repisa trocantérica, los trocánteres proximales del fémur, las líneas intermusculares femorales, una fosa poplítea marcada, el tubérculo iliofibular, la cresta cnemial expandida anteriormente con abundantes rugosidades, la proyección proximoplantar del metatarso, cicatrices en la superficie plantar de metatarsianos II-IV, y las fosas dorsales y ventrales en las falanges.

Cuando se analizan los correlatos presentes, en particular, en *Skorpiovenator* y *Tyrannosaurus*, surgen algunas diferencias y particularidades para nombrar. Por un lado, respecto al ilion, la prominencia vertical de *Skorpiovenator* es tenue en comparación con la marcada cresta presente en *Tyrannosaurus* (Carrano y Hutchinson, 2002; Brochu, 2003). En ambos taxones, esta característica, la proyección medial y la

cresta marcada, correspondería al correlato asociado a la separación de los orígenes del *m. iliofemoralis externus* y *m. iliofibularis* (Hutchinson, 2001a). Por otro lado, una diferencia importante está dada por la fosa preacetabular, o *cuppedicus*, la cual es una carácter típicamente presente en terópodos tetanuros (como *Tyrannosaurus*) y se describe por ser una amplia fosa que excava laterodorsalmente el pedúnculo púbico, y , se encuentra enmarcada en un gran espacio delimitado entre el pedúnculo púbico y el ala preacetabular (Hutchinson, 2001a). Esta fosa se ha hipotetizado como el origen del *m. iliofemoralis internus* aviano, el cual es homólogo al *m. puboischiofemoralis internus II* de cocodrilos (cuyo origen está en el ilion medioventral e isquion proximal), y habría migrado lateralmente como se oberva en aves modernas (Carrano y Hutchinson, 2002). *Skorpiovenator* posee una fosa poco marcada y topográficamente equivalente, por lo que se puede considerar homóloga a la fosa preacetabular; sin embargo el pedúnculo púbico esta poco excavado y la cavidad es pequeña. De esta forma, la morfología presente en *Skorpiovenator* quizás indique que el *m. puboischiofemoralis internus II* no estaba completamente lateralizado como en aves modernas, pero tendría una condición intermedia (Fig. 5.17). Otra interpretación, es que el *m. puboischiofemoralis internus II* retuviera un origen medial (como en cocodrilos) y el espacio preacetabular sirviera como pasaje para este músculo como fue hipotetizado en *Majungasaurus* (Carrano, 2007). No obstante, aunque tenue, la fosa presente en *Skorpiovenator* le da sustento a un origen parcialmente lateralizado para este músculo. Esta fosa tiene cierta variación en su desarrollo entre los abelisáuridos y será tratada en la sección siguiente (Correlatos presentes en *Skorpiovenator* y su distribución en Abelisauridae).

Un último aspecto del ilion corresponde al ala postacetabular de estos terópodos. En *Skorpiovenator* (así como en abelisauroideos en general), esta esstructura es proporcionalmente más alta que aquella presente en *Tyrannosaurus*. Además, tomando a la fosa brevis como referencia, se extiende más posteriormente que la condición en *Tyrannosaurus* (Carrano y Hutchinson, 2002: Fig. 4). Tal extensión dorsal y posterior del ala postacetabular podría dar lugar a un mayor volumen del *m. iliofibularis* y *m. flexor tibialis externus* (Fig. 5.17), los cuales forman los músculos más importantes que intervienen en la flexión de la articulación femorotibial en arcosaurios actuales.

Respecto a la tibia y fíbula de ambos terópodos, más allá de las diferencias en las proporciones, estos muestran varios correlatos idénticos (Figs. 5.13, 5.17) como las

rugosidades de la cresta cnemial de la tibia (inserción de los *mm. femorotibiales, mm. iliotibiales,* y *m. ambiens*), la fosa medial de la fíbula con depresiones internas (inserción del *m. popliteus*), y el surco distal al tubérculo iliofibular (origen de los *mm. fibulares*). La superficie posterolateral de la tibia de *Tyrannosaurus* posee varias estrías marcadas que indicarían el origen del *m. popliteus*, mientras que en *Skorpiovenator* (y en numerosos abelisáuridos) el origen está marcado por un promontorio rugoso (Figs. 5.13, 17). Finalmente, un detalle que concierne a la estructura del metatarso proximal podría indicar diferentes arreglos en las inserciones de ciertos músculos en ambos terópodos. Además de las diferencias en las proporciones que tienen terópodos tan dispares como *Skorpiovenator* y *Tyrannosaurus*, la morfología que presentan los metatarsianos en los dos tercios proximales es muy diferente. Por un lado, aunque los metatarsianos II-IV de *Skorpiovenator* están firmemente en contacto proximalmente, la superficie anterior de los tres elementos se expone anteriormente. Mientras que por otro lado, en *Tyrannosaurus* el metatarsiano III se haya reducido respecto del II y IV que lo rodean, formando una estructura relativamente acanalada. Esta diferencia en las diferentes morfologías podría tener injerencias en la inserción del *m. tibialis anterior*, el cual, en relación a la estructura acanalada en *Tyrannosaurus,* podría indicar que los tendones de inserción estuvieran muy próximos entre sí y quizás fusionarse en un tendón común como ocurre en aves actuales (Vanden Berge y Zweers, 1993; *Rhea*, *Harpyliaetus*, obs. pers.). Los metatarsianos de *Skorpiovenator*, aunque próximos entre sí, son elementos discretos cuya superficie anterior está bien expuesta y ornamentada por estriaciones que indicarían la inserción tendinosa y separada del *m. tibialis anterior* (Figs. 5.16-17). En relación a otros correlatos del autopodio y la miología reconstruida, como estos ameritan una comparación más extensa, serán tratados en los párrafos siguientes de la presente Discusión ("El autopodio de los abelisáuridos").

.

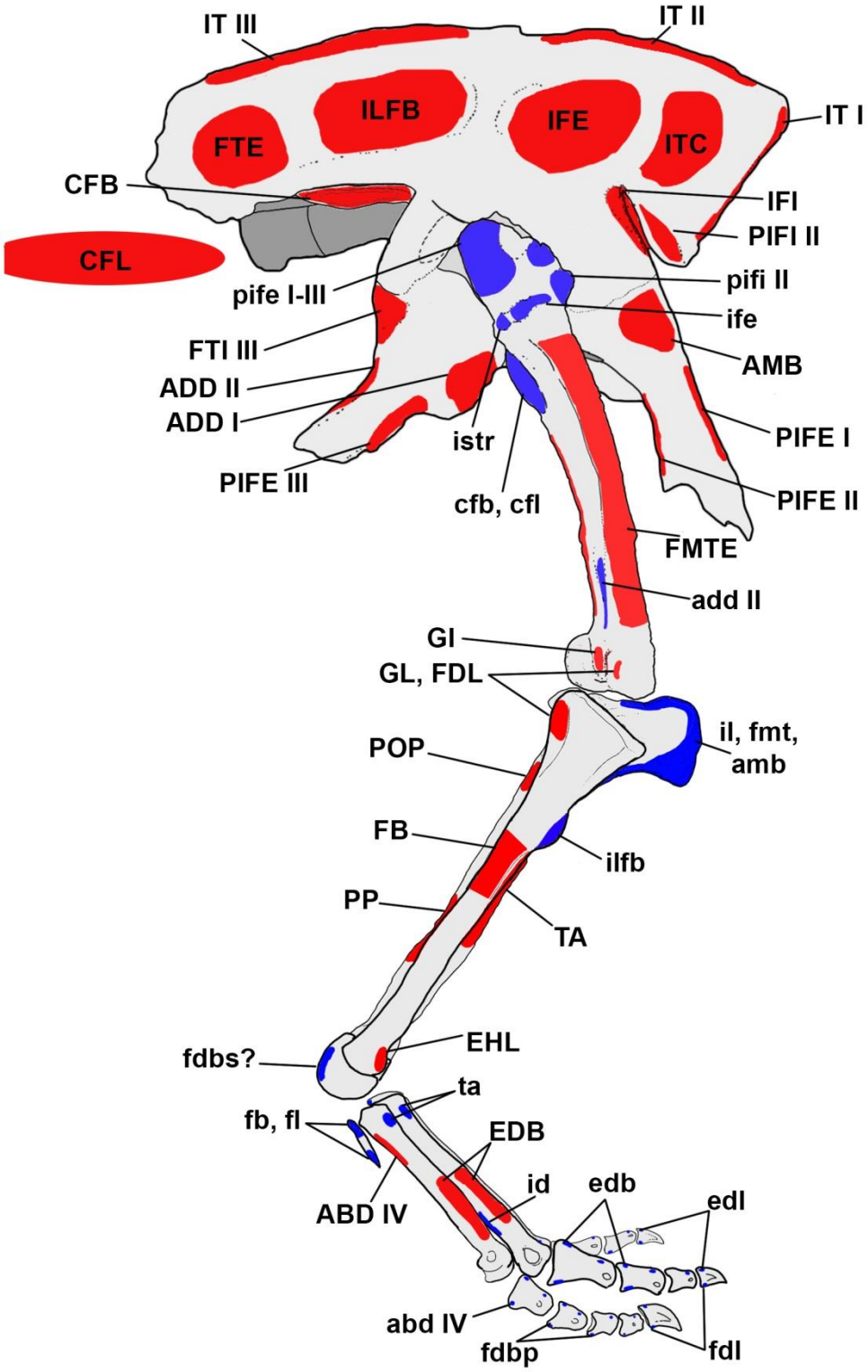

Figura 5.17. Composición sobre la musculatura apendicular de *Skorpiovenator bustingorryi.* Abreviaturas según Tabla 5.1. Orígenes (en rojo y mayúscula) e inserciones (en azul y minúscula). Abreviatura adicional: **fdbs**?, origen del *m. flexor digitorum brevis superficialis*?.

Correlatos presentes en *Skorpiovenator* y su distribución en Abelisauridae

Como se mencionó previamente, la reconstrucción efectuada llevó a la inferencia de 40 músculos, pertenecientes a 13 grupos musculares. De este total, un 65% de los orígenes de los músculos le corresponden a Niveles de Inferencia I y I', mientras que para las inserciones les corresponde un 77% (Tabla 5.4). Esto significa que *Skorpiovenator* presenta una gran cantidad de correlatos óseos que pudieron ser asociados a aquellos presentes en arcosaurios actuales y que sustentan la relación causal con los músculos inferidos. En cuanto a Niveles II y II', el valor de origen e inserción es del 32% y 20%, respectivamente, y estaría relacionado a que varios músculos habrían experimentado modificaciones asociadas a los cambios morfológicos (migración de los lugares de origen e inserción) evidenciados en el transcurso evolutivo del linaje de las aves (i.e., reducción de la cola, formación de tibiotarso, reducción del extremo distal de la fíbula, formación de tarsometatarso, desaparición de metatarsiano V), respecto a la condición ancestral vista en cocodrilos (Carrano y Hutchinson, 2002; Piechowski y Talanda, 2020).

Si se comparan los valores de orígenes e inserciones con nivel I y I' de *Skorpiovenator,* se observa que son similares a los presentes en *Tyrannosaurus*. En éste, los orígenes e inserciones musculares de tipo I y I' tienen valores de 61% y 74%, respectivamente (Carrano y Hutchinson, 2002). El porcentaje de orígenes (65%) e inserciones (77%) de músculos con Nivel I o I', en *Skorpiovenator*, es ligeramente superior a aquel de *Tyrannosaurus* probablemente a que se infirieron un mayor número de músculos. No obstante, pese a que en *Skorpiovenator* fueron reconstruidos una gran cantidad de músculos, los porcentajes de inferencia para orígenes e inserciones no son excesivamente altos y probablemente tenga relación en que varios músculos no dejan ningún tipo de correlato en los huesos. Por lo que, la inferencia en estos casos se basó mediante la identificación topográfica observable en arcosaurios actuales, como por ejemplo, la inferencia de *mm. interdigitii*, los cuales no evidencian correlatos pero su presencia en arcosaurios actuales y la morfología justifica su inferencia, resultando en los porcentajes restantes de Niveles de Inferencia tipo II y II' (Tabla 5.4).

Tabla 5.4. Porcentajes de músculos con Niveles de origen e inserción correspondientes a I y I', y II y II' reconstruidos para el miembro posterior de *Skorpiovenator bustingorryi*. * Los niveles III y III' se listan para mostrar el porcentaje de origen e inserción muscular no reconstruido.

Tabla 5.4

Niveles de Inferencia	ORIGEN	INSERCIÓN
Niveles I y I'	65%	77%
Niveles II y II'	32%	20%
Niveles III y III' *	3%	3%

La cadera de los abelisáuridos muestra numerosos correlatos que se encuentran frecuentemente presentes, e incluye: las estriaciones marcadas en el borde dorsal del ilion (origen del *mm. iliotibiales*), tubérculo *ambiens* (origen del *m. ambiens*), la zona estriada en el sector postacetabular del ilion (origen del *m. flexor tibialis externus*), fosa brevis (origen del *m. caudofemoralis brevis*), el montículo rugoso del isquion posterior (origen del *m. flexortibialis III*), muesca y proceso obturador (origen del *m. puboischiofemoralis III*) y estriaciones paralelas en la diáfisis isquiática posterior (origen del *m. adductor femoris II*). La gran mayoría de estos correlatos se encuentran presentes con diferentes grados de desarrollo en abelisáuridos como *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Aucasaurus* (MCF-PVPH 236), *Majungasaurus* (Carrano, 2007), así como noasáuridos (e.g., *Masiakasaurus*, Carrano et al., 2011) y *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000). Estos correlatos se hallan bien representados en otros terópodos no avianos (e.g., *Piatnizkysaurus*, MACN-CH 895; *Allosaurus*, Hutchinson, 2001a; *Tyrannosaurus,* Brochu, 2003). Algunos de ellos poseen variaciones relativas: por ejemplo, el tubérculo *ambiens* es más prominente (i.e., se proyecta más anteriormente) en algunos taxones como *Carnotaurus* (Bonaparte et al., 1990) y *Eoabelisaurus* (Pol y Rauhut, 2012), mientras que en *Skorpiovenator* se caracteriza por ser un montículo bajo y más suave. De forma muy similar, el montículo donde se origina el *m. flexor tibialis III* varía entre estos abelisáuridos. Tales diferencias no necesariamente reflejan cambios en el volumen de los músculos como indicaron Bryant y Seymour (1990), pero es

necesario remarcarlas debido a que diferentes reconstrucciones del lugar de origen de un músculo tienen incidencia en, por ejemplo, estudios de biomecánica (Hutchinson et al., 2005). Sin embargo, como se mencionó antes, un rasgo de *Skorpiovenator* que llama la atención es la prominencia vertical en la superficie lateral del ilion, la cual formaría el límite entre los orígenes del *m. iliofibularis* y *m. iliofemoralis externus*, como fue planteado por Carrano y Hutchinson (2002) para la cresta medial de tiranosáuridos. Tal prominencia es un rasgo autapomórfico de *Skorpiovenator* debido a que otros abelisáuridos carecen del mismo (e.g., *Carnotaurus*, *Aucasaurus*, *Majungasaurus*), y se asemeja a la cresta baja y poco marcada de algunos tetanuros basales como *Piatnizkysaurus* y *Allosaurus* (Benson, 2008). Por contraste, sí se diferencia de la cresta marcada y profunda de los tiranosáuridos (Holtz, 2004). Los *m. iliofemoralis externus* y *m. iliofibularis* estarían presentes desde arcosaurios dinosauromorfos ya que la morfología femoral evidencia una subdivisión del *m. iliofemoralis* primitivo (aunque en Sauropodomorpha la evidencia es ambigua), mientras que el *m. iliofibularis* está presente desde saurios basales (Carrano, 2000; Hutchinson, 2001a, b). Sin embargo, la presencia de correlatos distintivos que delimiten el origen de estos músculos, en Theropoda, está presente en unos pocos casos como los mencionados.

Otro rasgo de *Skorpiovenator*, también brevemente mencionado, es la fosa formada entre el pedúnculo púbico y el ala preacetabular que daría origen al *m. puboischiofemoralis internus I;* esta es muy diferente a la marcada fosa preacetabular presente en terópodos tetanuros. Como otros correlatos dentro de Abelisauridae, dicha fosa también presenta cierta variación, siendo en *Skorpiovenator* poco marcada y pequeña; mientras que una morfología similar se observa en el ilion izquierdo de *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y en *Majungasaurus* (Carrano, 2007). Otros abelisáuridos exhiben, por contraste, una fosa más amplia, con un espacio formado entre el pedúnculo púbico y el ala preacetabular es mucho más amplio, como se ve en *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Rahiolisaurus* (Novas et al., 2010). Cabe destacar que Novas et al. (2010) reconoció previamente esta estructura en *Rahiolisaurus* indicando su similitud con la fosa *cuppedicus* (=fosa preacetabular) de tetanuros.

En el caso del fémur, la presencia de correlatos bien reconocibles no solo se encuentran en abelisáuridos, sino en numerosos grupos de terópodos por lo que la mayoría de estos correlatos son conservativos, y se pueden nombrar: trocánter menor y trocánter accesorio presentes (origen del *m. iliofemoralis externus* y *m.*

iliotrochantericus caudalis, presentes desde Dinosauriformes basales; Novas, 1996; Hutchinson, 2001a,b), línea intermuscular anterior y posterior que delimita los orígenes de los *mm. aductores femores* y *mm. femorotibiales* (Theropoda en general, Hutchinson, 2001b, Langer, 2003), trocánter mayor ampliamente rugoso (numerosos terópodos no-avianos, Hutchinson, 2001b), montículo rugoso posterior (inserción del *m. aductor femoris II*), y fosa poplítea, la cual es el lugar de origen de varios músculos (*m. gastrocnemius intermedius*, *m. flexor hallucis longus*). Es interesante recalcar que existe un promontorio bajo y levemente rugoso en la superficie anterior del fémur distal de *Skorpiovenator*, correlato que marcaría la extensión distal del origen del *m. femorotibialis externus*. Dicho rasgo fue resaltado primeramente por Novas et al. (2008) en un abelisáurido innominado (CPP 174), y se observó en el fémur de otros abelisáuridos como *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv-294).

Mención aparte merece el cuarto trocánter del fémur, lugar de inserción de los *mm. caudofemorales* (Gatesy, 1990). En *Skorpiovenator*, el cuarto trocánter es un tubérculo prominente rugoso, rasgo también presente en numerosos terópodos no-paravianos en los que se retiene esta condición (Gatesy, 1995; Langer, 2003; Hutchinson, 2001b; Carrano y Sampson, 2008). Esta condición se diferencia del cuarto trocánter reducido a una fina cicatriz en eumaniraptores derivados (Hutchinson y Gatesy, 2000; Mayr, 2017). Sin embargo, dentro de los abelisáuridos, parece haber cierta variación en la morfología y tamaño del cuarto trocánter: en *Skorpiovenator*, *Xenotarsosaurus* (Martinez et al., 1986) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv-294) se presenta como una estructura ancha y prominente, mientras que en *Majungasaurus* (Carrano, 2007) y *Carnotaurus* (MACN-CH 894) el cuarto trocánter es una cresta relativamente baja y angosta. Asimismo, la última condición se observa en los abelisauroideos noasáuridos *Velocisaurus* (MPCN-PV 370) y *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2002).

Los correlatos de la tibia, en general, han sido reconocidos previamente (Rowe, 1986; Carrano y Hutchinson, 2002). La cresta cnemial de los abelisáuridos se caracteriza por estar notablemente expandida proximodistalmente, lo cual le da “forma de hacha” en vista lateral (Novas, 2009). Esta expansión de la cresta cnemial está asociada a la inserción de numerosos músculos extensores de la articulación femorotibial (e.g., *mm. iliotibiales*, *mm. femorotibiales*), así como al origen de algunos extensores del autopodio (*m. extensor digitorum longus*), los cuales podrían haber aumentado sus sitios de anclaje en relación a la expansión mencionada. Asimismo, en la

presente contribución se agregan algunos correlatos de la tibia que, aunque reconocidos previamente, no habían sido asignados a un grupo muscular preciso. Entre ellos: el promontorio rugoso en el aspecto posterior de la tibia (origen del *m. popliteus*), el montículo suave en la superficie medial de la cresta cnemial (origen del *m. gastronemius medialis*), y faceta fibular rugosa (separación del *m. pronator profundus* y *m. tibialis anterior*). Tales correlatos reconocidos aquí para *Skorpiovenator* también se encuentran presentes en las tibias de abelisauroideos como *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv-298), *Xenotarsosaurus* (Martínez et al., 1986), *Quilmesaurus* (Coria, 2001), y algunos noasáuridos (e.g., *Masiakasaurus*, *Afromimus*, Carrano et al., 2002; Sereno, 2017).

En cuanto a la fíbula, los correlatos clásicos son el tubérculo iliofibular y la fosa medial, lugares de inserción del *m. iliofibularis* y *m. popliteus*, respectivamente (Gauthier, 1986; Hutchinson, 2002; Carrano y Sampson, 2008). Sin embargo, en *Skorpiovenator* se reconocieron algunos correlatos adicionales: las excavaciones subcirculares dentro de la fosa medial (inserción del *m. popliteus*), y surco longitudinal distalmente al tubérculo iliofibular, el cual separaría las cabezas de origen del *m. fibularis longus* y *m. fibularis brevis*. Todos los correlatos nombrados en este párrafo están presentes en la fíbula de abelisáuridos (e.g., *Majungasaurus*, Carrano, 2007; *Xenotarsosaurus*, Martínez et al., 1986; *Arcovenator*, Tortosa et al., 2013), noasáuridos (e.g., *Masiakasaurus*, *Afromimus*, Sereno, 2017; Cerroni et al., 2019) y ceratosaurios basales (*Ceratosaurus*, Madsen y Welles, 2000; *Eoabelisaurus*, Pol y Rauhut, 2012). Más aún, las excavaciones de la fosa medial y el surco en la diáfisis fibular han sido observadas en una amplia gama de tetanuros como *Piatnizkysaurus* (MACN-CH 895), *Giganotosaurus* (MUCPv-CH 1), *Gualicho* (MPCN-PV 0001) y *Tyrannosaurus* (Brochu, 2003), indicando que en estos terópodos también tendrían orígenes similares de los *mm. fibulares*.

Finalmente, los elementos del autopodio presentan diferentes correlatos para varios músculos relacionados con la flexión, extensión y abducción de los dedos. Los mismos serán mencionados en detalle en la sección correspondiente al autopodio.

Correlatos y extensión de los *mm. caudofemorales* en *Skorpiovenator*

Está ampliamente aceptado que el cuarto trocánter constituye el correlato indiscutible para la inserción de ambos *mm. caudofemorales* en cocodrilos (Gatesy,

1990, 1995); mientras que en aves está sustancialmente reducido a una cicatriz poco marcada o inexistente (Hutchinson, 2001b). Sin embargo, existe un continuo debate sobre la extensión del *m. caudofemoralis longus* y su origen específico en la cola. Clásicamente, se ha considerado al "punto transicional" como una aproximación para inferir la extensión más distal del *m. caudofemoralis longus* en la cola de los terópodos no-Pygostilia (Gauthier, 1986; Gatesy, 1990; Persons y Currie, 2011b; Motta et al., 2018). Dicho punto transicional está definido como el lugar donde la última vértebra caudal portadora de procesos transversos contacta con la primera caudal que carece de los mismos, así como también la presencia de prezigapófisis alargadas y el acortamiento dorsoventral de los arcos hemales (Russell, 1972; Gatesy, 1995). En el caso de *Skorpiovenator*, aunque el holotipo no preserva la serie caudal completa, se halló preservada hasta la vértebra caudal 10, la cual es portadora de procesos transversos. En base a esto se puede decir que el *m. caudofemoralis longus* se habría originado del aspecto ventral de, al menos, las primeras 10 vértebras caudales en *Skorpiovenator*; no obstante, el punto transicional exacto en este taxón es indeterminable. En el abelisáurido *Majungasaurus,* que posee la serie caudal casi completa, el punto transicional ocurre entre las vértebras 19 y 20 (O' Connor, 2007). Sumado a esto, se ha hipotetizado previamente que en varios terópodos no-avianos (ceratosaurios y tetanuros) caracterizados por tener colas con numerosos elementos vertebrales (e.g., 53, *Ceratosaurus*; +30 *Tyrannosaurus*, Gatesy, 1990; 50, *Allosaurus*, Cau y Serventi, 2017), la extensión distal del *m. caudofemoralis longus* podría haber alcanzado el sector mediodistal de la cola; razón por la que en *Skorpiovenator* el músculo podría haberse extendido posteriormente de manera similar. Tal condición contrasta con lo observado en el linaje de los paravianos derivados, donde la progresiva reducción del *m. caudofemoralis longus* queda demostrada por el punto transicional ubicado más proximalmente en la serie caudal (Gatesy, 1990, 1995; Motta et al., 2018).

Aunque el *m. caudofemoralis longus* con un origen distalmente localizado en los terópodos sería similar al presente en cocodrilos actuales (Mallison et al. 2015), al momento de efectuar reconstrucciones hay que tener en consideración que en cocodrilos la extensión más posterior de este músculo tiene lugar antes de la desaparición de los procesos transversos (*Caiman*, obs. pers.). Más aún, el origen del músculo en una vértebra específica varía según la especie de cocodrilo, pudiendo originarse desde la vértebra caudal 12 (*Crocodylus*, Klinkhamer et al., 2017) hasta la 15 (*Alligator*, Romer, 1923b). Por lo que se sugiere prudencia al momento de utilizar el punto transicional

como marcador preciso de la extensión del *m. caudofemoralis longus*. En este sentido, quizás la aproximación más acertada para determinar el origen del *m. caudofemoralis longus* sea identificando correlatos óseos (Mallison et al., 2015). Así, los procesos transversos de *Skorpiovenator* se caracterizan por tener un septo rugoso en la superficie ventral, el cual fue previamente hipotetizado por Persons y Currie (2011a) como correlato que marca del límite entre el *m. caudofemoralis longus* y el *m. ilioischiocaudalis* (músculo hipaxial sin relación con el miembro posterior) en el abelisáurido *Aucasaurus*, y también fue observado en las caudales proximales de otros abelisáuridos (e.g., *Ekrixinatosaurus*, MUCPv-294; *Ilokelesia*, MCF-PVPH 35; *Majungasaurus*, O'Connor, 2007). Recientemente, Cau y Serventi (2017) reportaron la presencia de surcos estriados en el aspecto lateral de cuerpos vertebrales caudales proximales y mediodistales de *Allosaurus*, y determinaron que podrían constituir correlatos para el *m. caudofemoralis longus*. Sin embargo, en *Skorpiovenator* no fueron identificados ningún tipo de correlatos en los cuerpos vertebrales.

Una consideración final respecto a los procesos transversos en los abelisáuridos, es que estos se caracterizan por tener expansiones distales marcadas y que articulan con los elementos precedentes, un rasgo que se acentúa en las formas sudamericanas (i.e., Brachyrostra). Previamente, Persons y Currie (2011a) mencionaron que la inclinación dorsoventral que poseen los procesos transversos daría lugar a una expansión en la musculatura caudofemoral. Sumado a esto, este mayor volumen podría haber estado asociado a la expansión distal de los procesos transversos, los cuales le darían mayores áreas de sujeción al origen del *m. caudofemoralis longus*.

En cuanto a la inserción del *m. caudofemoralis longus*, el cuarto trocánter, es una estructura prominente en *Skorpiovenator* que podría indicar una mayor área de inserción para ambos *mm. caudofemorales*; condición que contrasta con algunos abelisáuridos (e.g., *Carnotaurus*, *Majungasaurus*) cuyo cuarto trocánter es comparativamente más bajo y angosto. Aunque el tamaño de un correlato óseo no está necesariamente asociado con un mayor volumen muscular (Bryant y Seymour, 1990), sí podría indicar que hay una tendencia a dejar correlatos evidentes en algunos taxones que en otros, y que el área de inserción tal vez fuera mayor.

El autopodio de los abelisáuridos: morfología y musculatura pedal

El presente estudio permitió la reconstrucción muscular más completa del pie de un dinosaurio terópodo. Previamente, la inferencia de muchos músculos autopodiales ha

sido evitada por la complejidad de estos en arcosaurios actuales y las complicadas homologías (Dilkes, 2000; Carrano y Hutchinson, 2002; Fechner, 2009; Piechowski y Talanda, 2020). Sin embargo, las disecciones realizadas para esta tesis sobre material fresco en arcosaurios actuales, sumado a la utilización del EPB como marco metodológico, resultó en la reconstrucción de 15 músculos pedales, incluyendo aquellos del grupo flexor, extensor, aductor, y abductor. De esos 15, nueve corresponden a músculos con orígenes en elementos proximales como el fémur, tibia y fíbula (e.g., *m. extensor digitorum longus*, *m. flexor digitorum longus*, *mm. fibulares*, *m. tibialis anterior*), mientras que seis corresponden a musculatura intrínseca del autopodio (e.g., *m. extensor digitorum brevis*, *m. flexores breves*, *m. extensor hallucis brevis*, *mm. abductores*, *mm. interdigitii*).

Una de las características que habría tenido la musculatura en *Skorpiovenator*, es que varios músculos del pie adquieren un origen más proximal en el miembro (respecto a la condición cocodriliana), de manera similar a lo que sucede en el pie aviano (Hutchinson, 2002; Fechner, 2009). Esto se infirió para varios músculos cuyo origen toma lugar en cercanías de la articulación de la rodilla (fémur distal, tibia proximal, mitad proximal de diáfisis fibular), como lo son el *m. extensor digitorum longus*, *m.tibialis anterior*, *mm. fibulares*, *mm. gastrocnemii*, *m. flexor hallucis longus*, *m. flexor digitorum longus*, entre otros. Esto sucede en, por ejemplo la cresta cnemial, la cual está fuertemente expandida proximodistalmente y alojaría toda esta musculatura implicada en la articulación de la rodilla y que colabora en la extensión y flexión del pie, como se observa en la cresta cnemial de aves actuales (Carrano y Hutchinson, 2002; Fechner, 2009; Piechowski y Talanda, 2020).

No obstante, algunas inserciones en el pie de *Skorpiovenator* presentan un patrón parcialmente similar al presente en cocodrilos actuales, debido a que la morfología del autopodio se asemeja en algunos aspectos a la de estos reptiles actuales. Dichos rasgos incluyen: fíbula distal presente (aunque proporcionalmente reducida en abelisáuridos), metatarsianos II-IV discretos y sin fusionar, y presencia del metatarsiano V. Por estas carácterísticas algunos músculos retendrían inserciones separadas, como en el caso del *m. tibialis anterior*, el cual tendría un tendón de inserción en cada metatarsiano (II-IV), o los *mm. gastrocnemii*, los cuales se insertarían en la proyección posterior del metatarsiano II y III, y en el metatarsiano V; así como además, los *mm. gastrocnemii*, tendrían inserciones accesorias en la superficie ventral del metatarso. Estos patrones reflejan condiciones intermedias, debido a que los metatarsianos tienen

un contacto firme proximalmente lo cual llevaría a que las inserciones, aunque separadas, tenderían a estar más cerca entre sí, a diferencia del tendón común presente en aves. Como se mencionó, la fíbula distal, aunque presente, es proporcionalmente más pequeña que en la condición presente en cocodrilos. Por ende, algunos músculos que toman origen en la fíbula distal, como el *m. extensor hallucis longus*, poseen un área menor; esto se correspondería con la reducción del dígito I y la consiguiente reducción en los músculos intervinientes.

Sin embargo, los principales músculos extensores y flexores de los dedos, el *m. extensor digitorum longus* y *m. flexor digitorum longus*, presentan una migración distal de las inserciones, similarmente a lo que ocurre en el pie de las aves; aunque la ubicación es ligeramente más proximal, lo cual se sustenta por la morfología de los metatarsianos. Por ejemplo, en aves el tendón común del *m. flexor digitorum longus* se separa en tres tendones característicos en el extremo distal del tarsometatarso, a la altura de las trócleas (Vanden Berge y Zweers, 1993; Patak y Baldwin, 1998; *Rhea*, *Harpyaliaetus*, obs. pers.) insertándose en las falanges ungueales. Mientras que en cocodrilos, la fascia tendinosa del *m. flexor digitorum longus* se divide en varios tendones en la mitad proximal del metatarso (Cong et al., 1998; *Caiman*, obs. pers.). Los metatarsianos de *Skorpiovenator*, aunque discretos y sin fusionar, están firmemente articulados entre sí en la mitad proximal, mientras que en el sector distal son divergentes entre sí; algo que está acentuado entre el metatarsiano III y IV. Tal separación de los metatarsianos podría indicar el lugar de la trifurcación del *m. flexor digitorum longus*, la cual ocuparía una posición intermedia respecto a lo que ocurre en cocodrilos (mitad proximal) y aves (extremo distal del tarsometatarso).

Asimismo, es interesante notar que la morfología del autopodio de *Skorpiovenator* permitió reconstruir varios de los músculos intrínsecos como los *mm. extensores digitorum breves*, *mm. flexores breves superficialis et profundi*, *mm. abductores*, y *mm. interdigitii*. Los metatarsianos sin fusionar, la presencia del V y las estriaciones en la superficie anterior y posterior de estos huesos, dan sustento a la presencia de los músculos extensores y flexores cortos, los cuales habrían intervenido en los movimientos finos de extensión y flexión, respectivamente. Lo mismo ocurre para los músculos *m. abductor II* y *m. abductor IV*, presentes en cocodrilos y aves y cuya función es la abducción de los dedos. Por otro lado, el origen de estos músculos en el metatarso probablemente haya tenido un componente predominantemente carnoso con vientres bien delimitados, como se observa en el pie de cocodrilos (Cong et al.,

1998; Suzuki et al., 2011); en contraste con la marcada reducción a tendones finos agrupados "en canal" que caracteriza a las aves (Hutchinson, 2002).

Aunque fueron inferidas varias de las capas de la musculatura flexora, la cual caracteriza la zona ventral del pie (e.g., *m. flexores breves superficialis et profundus*, *m. flexor hallucis brevis*), es altamente especulativo determinar si *Skorpiovenator* habría adquirido múltiples subdivisiones de músculos flexores perforados y perforantes como en aves actuales. Tampoco es posible establecer el tipo de arreglo que habrían tenido los flexores entre sí (e.g., conexiones mediante *vinculum* tendinoso, tendones asociados por aponeurosis; Hudson, 1937).

Un punto interesante concierne a los *mm. interdigitii* en *Skorpiovenator*. Como se comentó en la descripción, tales músculos en cocodrilos probablemente sean homólogos a los adductores digitales de aves (ver Vanden Berge y Zweers, 1993 y Suzuki et al., 2011). La morfología de los metatarsianos de *Skorpiovenator* justifica la presencia de estos músculos, al menos en el tercio distal del metatarso. Dichos músculos habrían actuado en la adducción de los metatarsianos y mantenido la estabilidad del autopodio, como sucede en cocodrilos. En aves, los músculos aductores digitales están representados por orígenes carnosos con vientres pequeños e inserciones tendinosas reducidas (Brinkmann, 2010); incluso el *m. adductor II* suele ser muy raro cuando presente (Vanden Berge y Zweers, 1993). Pero tal condición en aves probablemente sea consecuencia de las modificaciones en el pie durante la evolución incluyendo la fusión en un tarsometatarso, que conllevaría a la marcada reducción a tendones finos de varios músculos autopodiales (Hutchinson, 2002), quedando ambos *m. adductores II et IV* como remanentes.

En conclusión, el pie de *Skorpiovenator* y de los abelisáuridos en general (e.g., *Aucasaurus*, *Majungasaurus*, *Rahiolisaurus*), si bien tienen ciertas diferencias en las proporciones de los metatarsianos (ver Canale et al., 2016), presentan caracteres morfológicos muy similares, como la expansión proximoplantar del metatarso, metatarsianos sin fusionar (pero firmemente articulados en la mitad proximal), rugosidades plantares, metatarsiano V, entre otras. Por lo que los abelisáuridos presentarían una combinación de caracteres osteológicos asociados a musculatura como la presente en cocodrilos y aves. Cabe aclarar que las inferencias presentadas aquí no son indicativas de que Abelisauridae fuera el único grupo de terópodos que presentara estos caracteres y la musculatura inferida, ya que otros terópodos no avianos poseen caracteres "en mosaico". Sin embargo, dicha combinación de características observada

tiene repercusión en la reconstrucción de los sitios de origen muscular, los cuales habrían adoptado posiciones más proximales (como en aves), así como habrían retenido algunas inserciones en el metatarso (como en cocodrilos). Algunos músculos importantes mantendrían condiciones intermedias en sus patrones de inserción como el *m. flexor digitorum longus* y el *m. extensor digitorum longus*.

Inserción de los *mm. gastrocnemii* y semejanzas con el hipotarso aviano

El hipotarso de las aves es una estructura ubicada en la superficie posterior del tarsometatarso proximal y está formado por la fusión del tarsiano distal III con el extremo proximal del metatarsiano III, formando un amplio surco posterior rodeado de crestas que varían en profundidad y tamaño según el grupo taxonómico (Vanden Berge y Zweers, 1993; Mayr, 2017). Además, es el lugar de inserción del tendón común de los *mm. gastrocnemii* (Fechner, 2009; Brinkmann, 2010). En los terópodos abelisáuridos como *Skorpiovenator*, *Aucasaurus* (MCF-PVPH-236) y *Majungasaurus* (Carrano, 2007), el metatarsiano III y tarsiano distal III poseen una proyección posterior notoria en la superficie proximoplantar, la cual, se expande hacia los metatarsianos II y IV; aunque no llega a formar la estructura compleja del tarsometatarso aviano ni es acanalada posteriormente.

Coria y colegas (2002), en la descripción del abelisáurido *Aucasaurus*, notaron por primera vez en estos terópodos que la expansión posterior del metatarsiano III se asemejaba al hipotarso de algunas aves; una afirmación sustentada por Novas et al. (2010) en *Rahiolisaurus*. Por otro lado, Carrano y Hutchinson (2002) recomendaron evitar el uso del término “hipotarso” para terópodos no-avianos como *Tyrannosaurus*, y reservar tal término para la estructura fusionada y completa de las aves. No obstante, la morfología descripta aquí en el metatarso de los abelisáuridos indica que se trata de una estructura homóloga, sin alcanzar el grado de complejidad de un verdadero hipotarso. Además, la reconstrucción muscular aportada aquí muestra que el sector proximoplantar del metatarso de *Skorpiovenator* sería funcionalmente similar, ya que soportaría la inserción de la mayor parte de los *mm. gastrocnemii* al igual que ocurre en Neornithes actuales (Vanden Berge y Zweers, 1993; Schachner et al., 2011).

En definitiva, el desarrollo de una expansión proximoplantar en el metatarso de los abelisáuridos (e.g., *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*, *Majungasaurus*, *Rahiolisaurus*) es morfológica y funcionalmente similar al hipotarso aviano, ya que concentraría la

inserción de los *mm. gastrocnemii* en el mismo. Esto, además, representa una característica derivada cuando se la compara con otros grupos cercanamente emparentados a Abelisauridae, como noasáuridos (e.g., *Elaphrosaurus*, Rauhut y Carrano, 2016) y ceratosaurios basales (e.g., *Ceratosaurus*, Gilmore, 1920), donde el sector proximoplantar del metatarso carece de tal proyección posterior marcada. Además, la presencia de un "hipotarso" en abelisáuridos podría haberse originado independientemente de aves, aunque sin formar la estructura compleja y fusionada de estos arcosaurios actuales.

Comparación con Tyrannosaurus y Australovenator

Como se mencionó antes, son muy escasas las reconstrucciones musculares del pie de los terópodos (Tabla 5.5). Carrano y Hutchinson (2002) publicaron una reconstrucción muy completa de la musculatura de *Tyrannosaurus* infiriendo un gran número de músculos apendiculares; sin embargo restringieron la inferencia del autopodio a tresmúsculos (*m. flexor digitorum longus*, *m. extensor digitorum longus, mm. fibulares*) debido a la complejidad presente en arcosaurios actuales.

Recientemente, White et al. (2016) dieron a conocer la musculatura pedal del megaraptórido *Australovenator*. Aunque el objetivo de su trabajo está enfocado en los rangos de movimientos, proveyeron una reconstrucción muscular bastante completa cuando se la compara con la del autopodio en *Tyrannosaurus* (Carrano y Hutchinson, 2002). Si bien White y colegas (2016) reconstruyeron músculos nunca antes inferidos en terópodos no avianos (e.g., *m. extensor digitorum brevis*, *mm. abductor II et IV*, *m. adductores II et IV*), no utilizaron un método de optimización cladística y comparaciones con ambos grupos de arcosaurios actuales. En cambio, se limitaron a mapear la musculatura del ave actual *Dromaius* ("emú") en el pie de *Australovenator* alegando que este terópodo tendría capacidades cursoriales similares a la del emú (ver White et al., 2016). Sin embargo, al no tener en cuenta los correlatos y la correspondiente musculatura de cocodrilos, así como la morfología pedal de *Australovenator*, el resultado queda sesgado hacia una condición netamente aviana; donde incluso la inferencia de ciertos músculos flexores (e.g., *m. flexor perforans et perforatus*), con homologías difícilmente asignables, lleva a que la especulación sea muy alta. Es interesante recalcar que White et al. (2016) infirieron músculos adductores digitales en *Australovenator*; de manera similar a los músculos interdigitales interpretados para *Skorpiovenator* en la presente tesis.

Tabla 5.5. Cuadro comparativo de la musculatura autopodial en *Tyrannosaurus* (Carrano y Hutchinson, 2002), *Australovenator* (White et al., 2016) y *Skorpiovenator*.

TABLA 5.5

Origen e inserción	Carrano y Hutchinson (2002)	White et al. (2016)	Esta tesis
Origen en articulación femorotibial e inserción en el autopodio	*m. gastrocnemii*	---	*m. gastrocnemii*
	---	*mm. flexores perforatus II, III et IV*	*m. flexores digitorum breves superficialis*
	---	*mm. flexores perforans et perforatus II et III*	---
	m. fibularis longus	---	*m. fibularis longus*
	m. fibularis brevis	---	*m. fibularis brevis*
	m. extensor digitorum longus	*m. extensor digitorum longus*	*m. extensor digitorum longus*
	m. extensor hallucis longus	*m. extensor hallucis longus*	*m. extensor hallucis longus*
	m. flexor hallucis longus	*m. flexor hallucis longus*	*m. flexor hallucis longus*
	m. flexor digitorum longus	*m. flexor digitorum longus*	*m. flexor digitorum longus*
	m. tibialis anterior	---	*m. tibialis anterior*
	---	---	*m. pronator profundus*
Origen e inserción en el autopodio (músculos pedales intrínsecos)	---	---	*m. flexores digitorum breves profundus*
	---	*m. flexor hallucis brevis*	*m. flexor hallucis brevis*
	---	*m. extensor brevis digiti*	*m. extensor digitorum brevis*
	---	*m. abductor II et IV*	*m. abductor II et IV*
	---	*m. adductor II et IV*	*mm. interdigitii*

Si bien hay homologías dudosas en el pie de los terópodos no-avianos, los resultados presentados aquí para *Skorpiovenator* brindan nueva y valiosa información en relación con los correlatos y la musculatura inferida de un dinosaurio carnívoro utilizando el EPB como marco metodológico. Tal reconstrucción puede ayudar a entender algunos aspectos asociados a los cambios osteológicos y su correlación con los tejidos blandos en la evolución de los abelisáuridos. Esto, sumado a reconstrucciones futuras que incluyan un amplio abanico de terópodos, seguramente ayude a determinar con precisión los cambios ocurridos en la musculatura durante la evolución de los mismos en la línea que lleva a Neornithes.

Comentarios sobre las implicancias funcionales de la musculatura en abelisáuridos

Las implicancias relacionadas con la locomoción y la contrastación de hipótesis de hábitos locomotores requieren estudios en profundidad utilizando métodos cuantitativos de comparación, análisis del brazo de momento de las líneas de acción musculares y generación de modelos biomecánicos musculoesqueléticos (Hutchinson et al., 2005, 2012; Bates y Schachner, 2012; Otero, 2018). Aunque este tipo de análisis exceden a los objetivos de la presente tesis, algunas interpretaciones derivadas de la presencia y desarrollo relativo de los músculos de *Skorpiovenator* serán mencionadas. Las mismas constituyen solamente enunciados en base a características cualitativas (i.e. presencia de correlatos y anatomía apendicular), las cuales algunas han sido enunciadas en diversos trabajos previos y deben ser contrastadas a futuro con nuevos estudios de biomecánica utilizando la reconstrucción muscular aquí presentada como base.

La notable expansión anterior y posterior del ilion caracteriza a Theropoda, en relación a la cintura pélvica anteroposteriormente corta de saurisquios basales (e.g., *Staurikosaurus, Herrerasaurus, Saturnalia)*. Esto habría permitido la expansión y desarrollo de un mayor volumen de músculos implicados en la flexión y extensión de la articulación de la rodilla (*m. flexor tibialis externus, iliofibularis, mm. iliotibiales*), así como un incremento en sus principales líneas de acción (Novas, 1992; Carrano, 2000; Carrano y Hutchinson, 2002). En particular, el ala postacetabular alta y bien desarrollada de los abelisáuridos podría haber implicado un mayor volumen muscular, a diferencia del presente en otros ceratosaurios basales (e.g., *Ceratosaurus*) y tetanuros no avianos (allosauroideos, tiranosáuridos). El ala postacetabular aloja al *m. iliofibularis* y al *m. flexor tibialis externus*, los cuales constituyen los principales músculos flexores de la rodilla en arcosaurios actuales; en particular el *m. iliofibularis* parece ser el músculo

principal de la cadera en algunas ratites actuales (Bates y Schachner, 2012). Por lo que un aumento en estos músculos podría generar mayores líneas de acción en sentido principalmente anteroposterior, quizás en un grado mayor que en otros terópodos como *Tyrannosaurus*, donde el ala postacetabular es superficialmente menor (Hutchinson et al., 2005). Además, en conjunto con el *m. caudofemoralis brevis* (originándose de la fosa brevis) y un *m. caudofemoralis longus* notablemente voluminoso (como ha sido hipotetizado en otros abelisáuridos, Persons y Currie, 2011a), estos músculos podrían extenderse más posteriormente, reforzando su roles en la retracción del miembro (Carrano, 2000).

El ala preacetabular de los abelisáuridos está expandida anteriormente de manera similar a otros terópodos no ceratosaurios como *Tyrannosaurus*. De esta forma, también se habría dado una expansión de los músculos implicados en la protracción del miembro focalizando esta acción en sentido anteroposterior (*m. iliofemoralis externus*, *m. iliotrochantericus caudalis*), los cuales al expandirse a mayor distancia (más anteriormente), les daría un mayor brazo de momento como ocurre en aves modernas (Hutchinson et al., 2005). Como los músculos protractores no actúan exclusivamente en una sola función, también tienen contribuyen en la rotación del miembro y la extensión de la articulación femorotibial.

Como planteó Carrano (2000), el incremento en el rol extensor de los músculos asociados a la rodilla en dinosaurios también estaría acompañado con la expansión de la cresta cnemial de la tibia. La cresta cnemial de los abelisáuridos sudamericanos es muy prominente con una morfología particular ("forma de hacha") la cual ocurre por la expansión proximodistal, siendo muy diferente a la de otros terópodos no avianos como *Tyrannosaurus*. La cresta cnemial de muchos abelisáuridos (e.g., *Skorpiovenator*, *Xenotarsosaurus*, *Aucasaurus*, *Quilmesaurus*), además de estar muy expandida, presenta numerosos correlatos y rugosidades cubriendo la superficie anterior y posterior. Un área relativamente más amplia de la cresta cnemial alojaría, quizás, un mayor volumen para varios músculos extensores y protractores del miembro (*mm. iliotibiales, m. ambiens, mm. femorotibiales*), así como daría lugar a los principales músculos extensores del tobillo como los *mm. gastrocnemii* y el *m. extensor digitorum longus*. Este mayor volumen tendría incidencia en las líneas de acción de estas articulaciones ya que daría lugar a mayores brazo de momento en la extensión del

autopodio durante la locomoción, aunque esto se debe contrastar a futuro con estudios biomecánicos (Hutchinson et al., 2005).

Como han notado numerosos estudios previos, los cambios morfológicos generales en el esqueleto apendicular de terópodos no avianos reflejan la dominancia de las funciones de protracción y retracción muscular por sobre aquellas de abducción y adducción en muchos grupos musculares, incluyendo aquellos músculos más distalmente posicionados (como los extensores del pie); todos cambios aparejados con la postura parasagital de estos animales (Carrano, 2000; Carrano y Hutchinson, 2002; Carrano y Hutchinson, 2005). Aunque los terópodos descienden de ancestros bípedos de postura parasagital (dinosauriformes basales, Novas, 1996), varios de los cambios producidos en el esqueleto apendicular de Theropoda (e.g., alargamiento del ilion) se asociarían con la postura permanentemente erecta y la diversificación de hábitos locomotores (Piechowski y Talanda, 2020).

Finalmente, el conocimiento de la variación de los correlatos es útil ya que ayuda a elucidar los posibles patrones musculares (y su relación causal con el carácter osteológico) en la evolución de un grupo particular, cuyo rol es necesario en estudios miológicos relacionados con biomecánica (e.g., brazos de momento) y/o filogenia (e.g., optimización y creación de caracteres).

CAPÍTULO 6

NEUMATICIDAD

INTRODUCCIÓN

La *neumaticidad* del esqueleto es aquel rasgo referido a la condición anatómica de poseer huesos con espacios ocupados por ciertos tejidos blandos rellenos de aire, comúnmente llamados *divertículos neumáticos* (Britt, 1993, 1997; Witmer, 1997a; Wedel, 2005). En general, dichos tejidos invaden el hueso mediante expansiones o divertículos, derivados mayormente del sistema respiratorio (Duncker, 1971; Pirlot, 1976; O'Connor, 2004; 2006). Los divertículos son tejidos blandos de pared delgada que invaden e inducen a la reabsorción del tejido óseo circundante, resultando en la formación de forámenes, fosas y cavidades dentro de los huesos (Witmer, 1997b); dicho proceso es denominado *neumatización*.

Entre los tetrápodos actuales, la neumaticidad en el cráneo es muy común en varios grupos de arcosaurios y mamíferos (Koppe et al., 1999; Witmer, 1997a,b; Wedel, 2006); por el contrario, la neumaticidad postcraneana está presente únicamente en las aves (King, 1966; Britt, 1993; O'Connor, 2004; Sereno et al., 2008). En organismos fósiles, ambos tipos de neumaticidad han sido inferidos para varios grupos: mientras que la neumaticidad craneana estaría presente en varios arcosauriformes basales,

pseudosuquios, pterosaurios y dinosaurios (Witmer, 1995b; Witmer, 1997a); la neumaticidad postcraneana estaría restringida a pterosaurios y dinosaurios (Romer, 1966; O'Connor, 2006; Butler et al., 2009; Cerda et al., 2012).

En cualquier caso, las características neumáticas generales consisten en forámenes y excavaciones en el hueso cortical que suelen conducir a cámaras o espacios internos, ya sea en el cráneo, cuerpos vertebrales, arcos neurales e incluso en algunos huesos apendiculares (O'Connor, 2004, 2006; Sereno et al., 2008). No obstante, como se ha visto en organismos actuales, el origen neumático de estas estructuras difiere en el cráneo y el postcráneo habiendo dos dominios de tejidos blandos bien evidentes (Fig. 6.1):

- *Senos aéreos paranasales y paratimpánicos:* ambos derivados de evaginaciones epiteliales de la cavidad nasal y de la faringe, respectivamente. Los mismos son los que forman las principales excavaciones y cavidades que rodean a la fenestra anteorbital, así como el aspecto lateral y ventral de la región ótica del neurocráneo (Currie, 1997; Witmer 1997a,b). Tales tejidos están presentes en numerosos arcosaurios y mamíferos (Witmer, 1995b; Witmer y Ridgely, 2008).
- *Pulmones y sacos aéreos derivados de los mismos:* Los sacos aéreos son expansiones epiteliales derivados de las paredes internas de los pulmones; tales sacos están pobremente vascularizados y son muy elásticos (Britt, 1993, 1997; O'Connor, 2006). Por otro lado, los pulmones avianos son estructuras rígidas y densas, ubicadas dorsalmente en la cavidad corporal estando fuertemente adosados a las vértebras y costillas torácicas (King, 1966; O'Connor y Claessens, 2004). Los pulmones poseen expansiones parenquimatosas que neumatizan vértebras dorsales y costillas adyacentes en varias aves, mientras que la mayoría de los sacos aéreos son responsables de los rasgos neumáticos en el resto de la secuencia vertebral y, cuando presente, en huesos apendiculares (O'Connor, 2001; Paul, 2001; Benson et al., 2011).

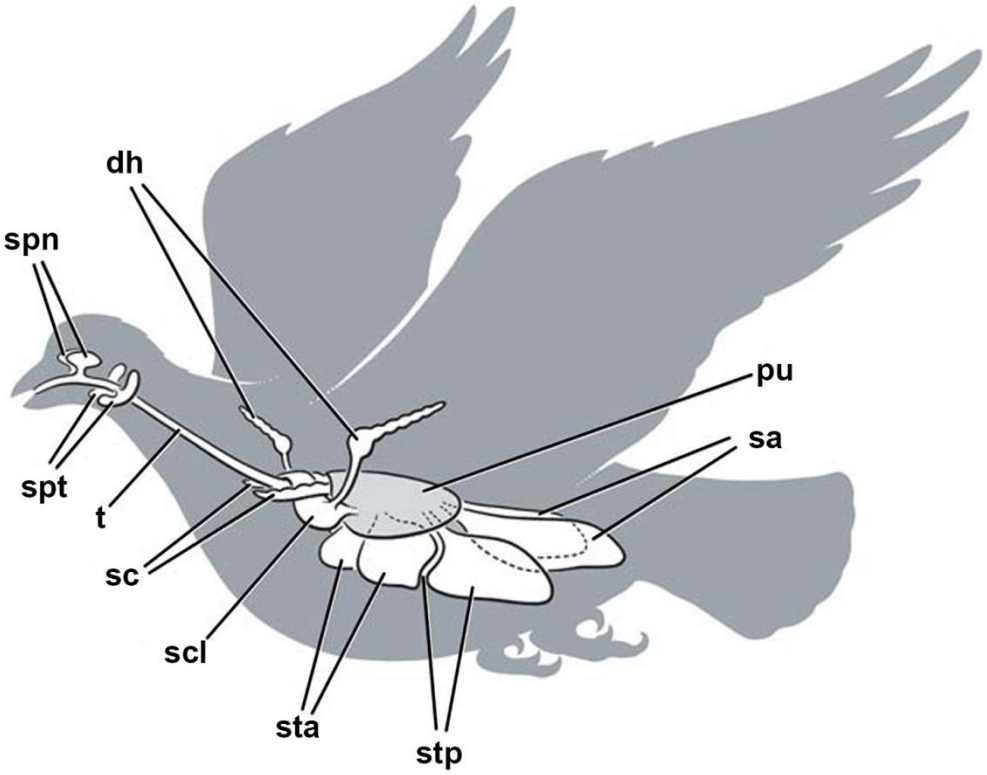

Figura 6.1. Senos aéreos craneanos y sacos aéreos postcraneanos en aves actuales (modificado de Sereno et al., 2008). **Abreviaturas**: **dh**, divertículo humeral; **pu**, pulmón; **sa**, saco abdominal; **sc**, sacos cervicales; **scl**, saco clavicular; **sta**, sacos torácicos anteriores; **stp**, sacos torácicos posteriores; **t,** tráquea.

Existe un gran consenso en que los dinosaurios saurisquios, incluyendo numerosos saurópodos y terópodos derivados, habrían tenido un gran desarrollo de la neumaticidad esquelética producto de la invasión de divertículos epiteliales conteniendo aire, tanto en el cráneo como en el esqueleto postcraneano (Janensch, 1947; Britt, 1993; Witmer, 1997a; O'Connor y Claessens, 2004; O'Connor, 2006; Benson et al., 2011; Cerda et al., 2012; Leone Gold et al., 2013). Sin embargo, como la neumaticidad craneana y postcraneana de Archosauria plantea dos dominios diferentes en origen, y para facilitar la comprensión de los términos y resultados obtenidos, este capítulo incluye una breve revisión de los antecedentes respecto a lo estudios previos en neumaticidad craneana y postcraneana en dinosaurios saurisquios, enfocado en los terópodos no avianos. Además, también se brinda un repaso de las generalidades de la neumaticidad de cráneo y postcráneo, incluyendo los rasgos osteológicos asociados a la presencia de tejidos blandos neumáticos.

NEUMATICIDAD CRANEANA: ANTECEDENTES Y GENERALIDADES

Antecedentes

Históricamente los rasgos neumáticos en el cráneo de dinosaurios saurisquios han sido reconocidos desde principio del siglo XX en algunas contribuciones (von Huene, 1914; Gilmore, 1920). Sin embargo, recién para el último cuarto del siglo varios trabajos referentes al cráneo de dinosaurios saurisquios y ornitisquios comenzaron a asignar ampliamente que ciertos rasgos (como fenestras y cavidades) poseían una naturaleza neumática, de manera similar a los senos que ocupan espacios en el cráneo de cocodrilos y aves (Madsen, 1976; Osmólska, 1976, 1985; Currie, 1985; Bonaparte, 1986). En particular, la década de 1990 experimentó una oleada de trabajos descriptivos en numerosos terópodos no avianos en los cuales se reconocieron numerosas características relacionadas con la neumaticidad craneana (e.g., *Sinraptor* Currie y Zhao 1993; tiranosáuridos, Bakker et al 1988; *Monolophosaurus* Zhao y Currie 1994; *Allosaurus*, Chure y Madsen, 1996). Sin embargo, en esta misma década se destacan los trabajos fundamentales de Lawrence Witmer quien exploró detalladamente la influencia de los sacos aéreos paranasales y paratimpánicos de arcosaurios actuales (Witmer, 1990, 1995b, 1997a,b) en la formación de cavidades neumáticas, así como su distribución en las diferentes regiones craneanas en varios grupos de arcosaurios fósiles incluyendo: arcosauriformes basales, crocodilomorfos, pterosaurios, y dinosaurios ornitisquios y saurisquios (Witmer, 1997a,b). En particular, este autor hizo hincapié en la diversidad y desarrollo de la neumaticidad craneana de saurópodos y terópodos, incluyendo posibles explicaciones sobre la función biológica de los senos aéreos. Además, propuso un esquema de clasificación de los diferentes correlatos neumáticos (i.e., recesos, forámenes y fenestras) del cráneo asociados a los senos paranasales y paratimpánicos (Witmer, 1997a,b). A partir de aquí, y en conjunto con el avance de las técnicas de Tomografía Computada (TC), cada vez más contribuciones describieron la presencia y extensión de las cavidades internas (recesos) así como la reconstrucción del tejido que le habría dado origen (divertículo o seno aéreo). De esta forma, numerosos trabajos sobre terópodos han resultado en la identificación y reconstrucción de la neumaticidad craneana como en tiranosáuridos (Brochu, 2003; Witmer y Ridgely, 2008; Leone Gold et al., 2013), oviraptorosaurios (Kundrat y Janáček, 2007), ornitomímidos (Dufeau, 2011; Tahara y Larsson, 2011), ceratosaurios (Sampson y Witmer, 2007; Paulina-

Carabajal y Filippi, 2018; Cerroni et al., 2020b), megaraptóridos (Sereno et al., 2008) y celurosaurios basales (Aranciaga-Rolando et al., 2019).

Aunque ampliamente abordada, la neumaticidad de los dinosaurios terópodos (así como también en numerosos saurópodos y ornitisquios) ha estado clásicamente enfocada en la región del neurocráneo. La misma está relacionada con el desarrollo del sistema de senos paratimpánicos, los cuales surgen como sobrecrecimientos de la faringe y la cavidad del oído medio (Bakker et al., 1988; Molnar, 1991; Currie y Zhao, 1993; Chure y Madsen, 1996; Currie, 1997; Witmer 1997a; Coria y Currie, 2002; Brochu, 2003; Rauhut, 2003; Sampson y Witmer, 1997), así como también por invasión de algún divertículo anterior de los sacos aéreos cervicales (Witmer, 1997b; Witmer y Ridgely, 2010; Dufeau, 2011). Por otro lado, como notaron previamente Witmer (1997a) y Leone Gold et al. (2013), menos trabajos se ha centrado en otras regiones craneanas como el dermatocráneo, paladar y mandíbula. Dichas regiones están relacionadas con la presencia de divertículos aéreos derivados del seno paranasal (sobrecrecimientos de la cavidad nasal), así como del seno faríngeo medio, un derivado del canal de Eustaquio (Witmer, 1995b; Sampson y Witmer, 2007; Witmer y Ridgely, 2008; Kundrat y Janáček, 2007; Dufeau, 2011; Tahara y Larsson, 2011).

En el caso de los terópodos ceratosaurios, los estudios en relación a la neumaticidad, estuvieron enfocados mayormente en la neumaticidad neurocraneana (Sanders y Smith, 2005; Paulina-Carabajal, 2011a,b; Paulina-Carabajal y Filippi, 2018). Algunos de estos trabajos han resaltado y detallado rasgos neumáticos asociados con la fenestra anteorbitaria y a los senos paranasales que la habrían caracterizado, así como los posibles divertículos que habrían invadido regiones próximas a esta fenestra (Sampson y Witmer, 2007; Witmer y Ridgely, 2008; Cerroni et al., 2020b). Más aún, estos trabajos han develado la presencia de recesos neumáticos conspicuos en elementos como el lacrimal y frontales, con diferente grado de desarrollo (e.g., *Majungasaurus*, Sampson y Witmer, 2007; *Carnotaurus*, Cerroni et al., 2020b), y los cuales plantean que la neumaticidad en estos huesos era más diversa de lo que se creía; así como reconocer que los rasgos derivados de la neumaticidad paranasal, habrían sido previamente infravalorados. Por lo cual, constituye un punto de partida interesante para analizar la neumaticidad en el cráneo de *Skorpiovenator*, no solo desde el punto de vista descriptivo, sino también sumando nuevos posibles estados de carácter dentro de Abelisauridae así como la incidencia de los tejidos neumáticos en el cráneo.

Generalidades de la neumatización craneana: definiciones y clasificaciones

En cuanto a las generalidades de la neumaticidad craneana, como se dijo previamente, la misma se forma por la invasión de tejidos blandos, o senos aéreos, conformados por epitelios de pared fina y parcialmente llenos de aire (Witmer, 1995b). Estos tejidos se crecerían por evaginación de las paredes de la cavidad nasal y la faringe, generando excavaciones sobre los huesos a lo largo de la ontogenia de los individuos (Witmer, 1995b; Currie, 1997; Dufeau, 2011).

Dado que estos tejidos en el cráneo también se los suele llamar "sacos aéreos", y a fin de evitar confusiones con los "sacos aéreos pulmonares" (Fig. 6.2), se seguirá los esquemas de Witmer (1997a,b) y Witmer y Ridgely (2008) para denominar a los principales tejidos neumáticos del cráneo como "senos aéreos" (e.g., seno paranasal, seno paratimpánico) y a las expansiones subsidiarias de los mismos como "divertículos" (e.g., divertículo lacrimal). Los senos aéreos generan excavaciones neumáticas en la superficie externa e interna de los huesos; las excavaciones y/o cavidades que contienen a los senos se llaman "recesos" o recesos neumáticos (Witmer, 1990; Witmer, 1997a,b; Dufeau, 2011). En varios casos, la apertura externa que lleva a un receso interno suele ser denominada fenestra (e.g., fenestra promaxilar, Witmer, 1997a; fenestra lacrimal, Rauhut, 2003). Esto es importante para remarcar debido a que el correlato osteológico para la neumaticidad corresponde a un receso, mientras que el tejido blando que le dio origen y que puede ser reconstruido (cuando se cuenta con información de tomografías computadas), es un seno aéreo o un divertículo del mismo.

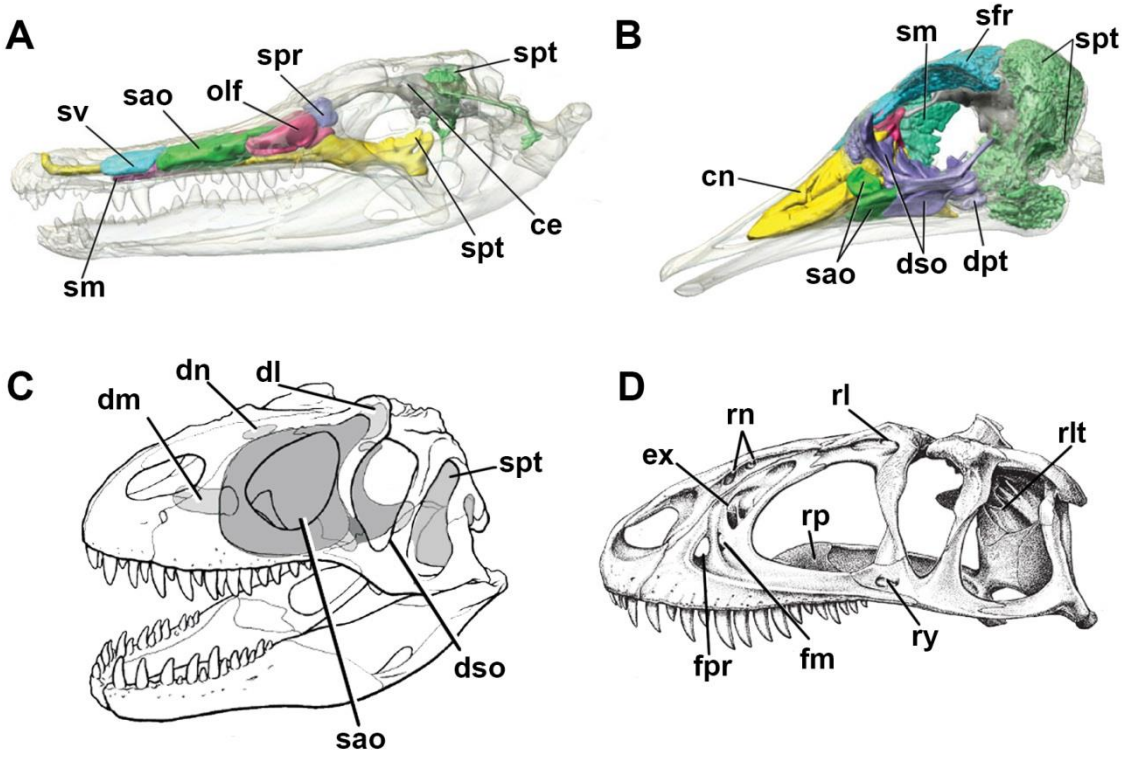

Figura 6.2. Senos neumáticos principales en Archosauria actuales y fósiles: (A) *Alligator* Daudin 1802 y (B) *Struthio* Linnaeus 1758 (modificado de Witmer y Ridgely, 2008). (C) Principales senos neumáticos en el cráneo de *Allosaurus* (modificado de Witmer, 1997b); y (D) correlatos asociados a la neumaticidad craneana en *Sinraptor* (modificado de Witmer, 1997b). Abreviaturas: **ce**, cavidad endocraneana; **cn**, cavidad nasal; **dn**, divertículo nasal; **dm**, divertículo maxilar; **dpt,** divertículo pterigoideo; **dso,** divertículo suborbital; **ex,** excavaciones; **fm**, fenestra maxilar; **fpr**, fenestra promaxilar; **olf**, tejido olfatorio; **rl**, receso lacrimal; **rlt**, receso lateral timpánico; **rn**, receso nasal; **rp**, receso palatino; **ry**, receso yugal; **sao**, seno anteorbital; **sfr**, seno frontal; **sm**, seno mesetmoidal; **spr**, seno prefrontal; **spt**, seno paratimpánico.

Por otro lado, la neumaticidad craneana puede ser clasificada en base a la fuente de origen y a la distribución según la región anatómica. En otras palabras, según qué tejidos blandos o senos aéreos le dan origen y qué regiones (y por lo tanto, qué elementos) fueron afectadas. Existen varios sistemas asociados con los recesos neumáticos en el cráneo de los arcosaurios (Fig. 6.2), cuya clasificación se basa en las propuestas de Witmer (1997a,b) modificada ulteriormente por Dufeau (2011), y que distingue los siguientes tipos:

- *Senos paranasales*: ubicados en el ámbito de la fenestra anteorbital (donde se aloja la cavidad nasal), también se los denomina senos anteorbitales y suelen dividirse y expandirse en evaginaciones secundarias (divertículos) que alcanzan otros huesos colindantes a la fenestra anteorbital. La excavación dominante que se observa sobre varios huesos que delimitan a la fenestra anteorbital (i.e., maxilar, lacrimal, nasal) es la llamada "fosa anteorbital", y es producto de los senos paranasales; mientras que aperturas mayores en el sector anterior del maxilar, como las fenestras maxilar y promaxilar (sensu Witmer, 1997a), también constituyen aperturas que se internan dentro del maxilar formando recesos propiamente dichos. Según el grupo de arcosaurios que se trate, y particularmente dentro de los dinosaurios terópodos, otros huesos también pueden estar neumatizados externa e internamente, como el caso de nasales, palatinos, lacrimales, frontales y yugales.
- *Senos paratimpánicos*: el otro grupo importante, aunque menos desarrollado, es el paratimpánico (Bakker et al., 1988; Witmer 1997b). Este grupo de senos deriva de la cavidad timpánica como evaginaciones del saco del oído medio, generando excavaciones y cavidades en el aspecto lateral del neurocráneo (e.g. proótico, lateroesfenoides, basiesfenoides). Usualmente, estos senos son los formadores de los recesos timpánico lateral y timpánico posterior, recesos basispterigoideos, y recesos paraoccipitales (Currie, 1997; Sanders y Smith, 2005; Paulina-Carabajal, 2015). El hueso cuadrado también posee excavaciones y cavidades que se internan, y que en algunos casos, forma un amplio receso cuadrado como en el caso de algunos terópodos tetanuros (e.g., *Mapusaurus* Coria y Currie, 2006; *Aerosteon*, Sereno et al., 2008; *Alioramus* Kurzanov 1976, Leone Gold et al., 2013). Algunos terópodos celurosaurios se caracterizan por la neumatización de ciertos huesos mandibulares como el articular y el surangular, implicando quizás la invasión de algún divertículo ventral del seno paratimpánico (*Ornithomimus* Marsh 1890, Tahara y Larsson, 2011; *Bicentenaria*, Aranciaga-Rolando et al., 2019)
- *Seno faríngeo medio*: aunque existe cierto debate respecto a su origen como evaginación dorsal de la faringe, las evidencias muestran que se trataría de un tejido que habría neumatizado ampliamente el sector ventral del neurocráneo, más específicamente, el hueso basiesfenoides (Witmer, 1997b; Tahara y Larsson, 2011). No obstante, también se lo ha postulado como un divertículo mayor derivado del seno paratimpánico (Witmer, 1997a). Independientemente de su hipótesis de origen, actualmente se piensa que actúa como un grupo independiente que tiene una gran

incidencia neumática (Dufeau, 2011). El seno faríngeo medio produce excavaciones importantes y de gran tamaño en el aspecto ventral del neurocráneo. Particularmente, los dos recesos importantes en el basiesfenoides son: el receso subselar ubicado anteriormente, y separado por un tabique transversal y posteriormente ubicado, y el receso basiesfenoidal de gran tamaño, que puede internarse dorsalmente alcanzando las proximidades del cuello del cóndilo occipital (Paulina-Carabajal y Filippi, 2018). Otras excavaciones han sido alegadas como producto del seno faríngeal medio, como las observadas en el ectopterigoides (receso ectopterigoideo) y pterigoides (receso pterigoideo, e.g., *Velociraptor* Osborn 1924, Witmer, 1997a).

- *Divertículos de los sacos aéreos cervicales anteriores*: constituyen la única excepción de neumatización craneana por parte de los sacos aéreos pulmonares. Esto se da mediante divertículos provenientes de los sacos cervicales que pueden dejar excavaciones en el aspecto posterior del neurocráneo, como en el caso de los recesos paracondilares y subcondilares (Witmer, 1997b; Sampson y Witmer, 2007); aunque otros autores alegan que estas excavaciones podrían ser producto de divertículos posteriores del receso timpánico lateral (Dufeau, 2011). Por el contrario, los senos aéreos craneanos no neumatizan el esqueleto postcraneano (Wedel, 2005).

NEUMATICIDAD POSTCRANEANA: ANTECEDENTES Y GENERALIDADES

Antecedentes

El reconocimiento de estructuras neumáticas en dinosaurios se remonta al siglo XIX con las descripciones realizadas por Seeley (1870), Cope (1877) y Marsh (1877); quienes reconocieron rasgos neumáticos en las vértebras de varios saurópodos. Más tarde, Seeley (1888) y Marsh (1896) identificaron también características de este tipo en las vértebras cervicales de terópodos celurosaurios. En particular, Seeley (1888) menciona que los forámenes se conectaban con varias cámaras internas de gran tamaño. Para la primera mitad del siglo XX, Gilmore (1920) notó la presencia de pleurocelos en los centros vertebrales de los terópodos *Allosaurus* y *Ceratosaurus*. Sin embargo, se destacan los trabajos pioneros de Longman (1933) y Janensch (1947): en ambos trabajos los autores asociaron los rasgos neumáticos de las vértebras de numerosos saurópodos a un extensivo sistema de sacos aéreos que los habría generado, de manera muy similar a los rasgos presentes en aves actuales. El trabajo de Janensch (1947), aunque enfocado principalmente en saurópodos, también incluyó algunos terópodos entre los que se destacan varios tiranosáuridos (*Gorgosaurus*, *Tyrannosaurus*), y en

particular, el abelisauroideo *Elaphrosaurus*, el cual era interpretado como un celurosaurio ornitomímido para ese momento (ver Rauhut y Carrano, 2016). En este trabajo, Janensch (1947) reconoció pleurocelos en los centros vertebrales, así como amplios espacios en el arco neural y costillas de estos terópodos; y además, hipotetizó que los sacos aéreos de los saurópodos serían similares a aquellos de las aves y habrían invadido las vértebras mediante los pleurocelos. Posteriormente, varios autores sugirieron también, de manera similar, que la neumaticidad postcraneana estaría relacionada con un sistema respiratorio de tipo aviano (Bakker, 1972; Colbert, 1989).

La contribución más destacable de fines del siglo XX es la tesis doctoral de Brooks Britt (1993), cuyos enunciados principales se encuentran resumidos en Britt (1997). En su disertación proveyó una de las listas más completas de correlatos osteológicos relacionados con la neumaticidad vertebral, utilizando disecciones en ratites actuales como marco comparativo de estudio. Entre las principales características que detalló en la determinación de rasgos neumáticos en huesos fósiles incluyen: forámenes externos de gran tamaño, fosas externas de textura crenulada, láminas de los arcos neurales bien desarrolladas, y grandes cavidades internas comunicadas con el exterior vía forámenes. El otro aporte notable de Britt (1993) fue la utilización de tomografías computadas para visualizar la estructura interna de las vértebras sin necesidad de producir fracturas mecánicas, metodología ampliamente utilizada el día de hoy. Gracias a esta técnica, identificó dos patrones de estructura interna llamados "camelado" y "camerado" (ver descripción abajo). No obstante, algunas de estas estructuras internas fueron previamente reconocidas en saurópodos titanosaurios por Powell (1986).

A partir de la década del 2000 los estudios de neumaticidad aumentaron considerablemente debido a los numerosos trabajos de Matthew Wedel (Wedel et al., 2000; Wedel, 2003, 2005, 2006, 2009), los cuales están enfocados en saurópodos, pero agregó muchas descripciones sobre rasgos neumáticos y amplió las clasificaciones previas de Britt (1993). Además, estos estudios en la neumaticidad de los saurópodos fueron reforzados por trabajos de Schwarz et al. (2005) y Schwarz y Fritsch (2006), quienes enfatizaron el uso de tomografías computadas.

Si bien en las décadas recientes fueron numerosas las contribuciones en las que se describen características neumáticas en las vértebras de diferentes grupos de

terópodos no avianos, tales como megalosáuridos (Bonaparte, 1986), abelisauroideos (Bonaparte et al., 1990; Carrano et al., 2002), tiranosáuridos (Brochu, 2003; Holtz, 2004), carcarodontosáuridos (Coria y Currie, 2006), allosáuridos (Currie y Zhao, 1993), es a partir de los aportes de Patrick O'Connor cuando se le da una mirada integradora a la neumaticidad en dinosaurios terópodos. Las contribuciones de este autor revisten gran importancia debido a que efectuó comparaciones directas con aves actuales mediante disecciones y utilizando el EPB de Witmer (1995a) como marco metodológico (O'Connor y Claessens, 2004; O'Connor, 2006, 2009). De esta forma, en estos trabajos, O'Connor indicó que ciertos rasgos clásicamente asignados como neumáticos podían generarse por otros tejidos blandos no relacionados a sacos aéreos (e.g., grasa, vasos sanguíneos); por lo que concluyó que el amplio abanico de correlatos previamente utilizados para inferir neumaticidad (por ej., Britt, 1993) se encontraba sobrevalorado. De esta manera, remarcó que los correlatos neumáticos más confiables son aquellas aperturas externas vinculadas con cavidades internas del hueso (O'Connor, 2006). Además, este autor propuso que la neumaticidad en terópodos no avianos, tomando como base al abelisáurido *Majungasaurus* (objeto de estudio principal en estos trabajos), sería consistente con la regionalización de los sacos aéreos pulmonares, de forma similar a la presente en aves actuales; aunque previamente, Paul (2001) y Perry (2001) también hipotetizaron, de forma similar, la presencia de un sistema respiratorio como el de las Neornithes en terópodos no avianos. Estas hipótesis implicarían que un sistema pulmonar aviano habría evolucionado tempranamente en neoterópodos basales, indicando el potencial para la ventilación de flujo continuo y enfatizando que tales adaptaciones respiratorias habrían sido consistentes con las altas tasas metabólicas de estos terópodos (O'Connor y Claessens, 2004; O'Connor, 2009). Posteriormente, el aporte de Schachner et al. (2009) sustentó estas hipótesis en base a la morfología de las costillas dorsales, pero sostuvieron que los pulmones de los terópodos no avianos no habrían adquirido el grado de desarrollo como el que presentan actualmente las aves.

Sereno et al. (2008) describieron el esqueleto altamente neumatizado del megaraptórido *Aeroesteon*, y presentaron un modelo de evolución de los sacos aéreos desde los terópodos basales hacia la línea de los maniraptores. En el mismo, propusieron que los principales factores que condujeron a la adquisición de estos tejidos tendrían relación con el flujo ventilatorio, el balance de locomoción y la termorregulación. Sin embargo, plantearon sus dudas respecto de la posibilidad de

identificar el tipo exacto de ventilación que habría tenido el sistema respiratorio de los terópodos, basándose únicamente en correlatos osteológicos.

Recientemente, Benson et al. (2011) elaboraron el análisis más completo sobre la neumaticidad vertebral a lo largo de todos los linajes de Theropoda, proveyendo un amplio muestreo de taxones. En dicho trabajo, dieron a conocer varios patrones de neumaticidad para dinosaurios carnívoros (patrón "común", "extendido" y "reducido") y concluyeron que el aumento en la neumaticidad postcraneana se concentra en grupos de terópodos de gran tamaño; sugiriendo que la reducción de la masa corporal en respuesta a las limitaciones gravitacionales en tamaños gigantes influyó en la temprana evolución de la neumaticidad. Aunque el trabajo de Benson y colegas ha sido criticado por basarse exclusivamente en caracteres externos, y por no incluir tomografías computadas (Watanabe et al., 2015; Aranciaga-Rolando et al., 2020), el mismo constituyó el primer estudio integrador referente a la neumaticidad vertebral en terópodos, y cuya clasificación de patrones de neumaticidad es ampliamente utilizado hasta hoy. Más recientemente, los esquemas de Benson et al. (2011) han sido modificados y ampliados para aumentar la diversidad en la neumaticidad caudal en ciertos grupos de celurosaurios (ornitomimímidos, Watanabe et al., 2015; megaraptóridos, Aranciaga-Rolando et al., 2020).

Cabe remarcar que a pesar del estudio extensivo realizado en el abelisáurido *Majungasaurus* por O'Connor y Claessens (2004) y O'Connor (2007), hasta el día de hoy, son pocas las contribuciones relacionadas a la neumaticidad del grupo de los abelisáuridos. Tales se limitan a la identificación de pleurocelos, forámenes y fosas en las vértebras de diferentes taxones (*Ilokelesia*, Coria y Salgado, 1998; *Eoabelisaurus*, Pol y Rauhut, 2012; *Carnotaurus*, Méndez, 2014; *Viavenator*, Filippi et al., 2018). Empero, en una breve comunicación reciente se describieron estructuras policameradas en una vértebra cervical de *Viavenator* utilizando tomografías computadas (Zurriaguz et al., 2018), siendo, al día de hoy, el único reporte de la estructura interna en la vértebra de un abelisáurido. Por otro lado, Brum y colegas (2016) identificaron estructuras cameladas en la supeficie medial del ilion de un abelisáurido indeterminado, siendo el único caso de neumatización de la cintura pélvica. En cuanto al grupo hermano de los abelisáuridos, los Noasauridae, el conocimiento de la estructura interna en este linaje se incrementó notablemente en tiempos recientes y ha revelado que las vértebras cervicales poseen estructuras policameradas (Rauhut y Carrano, 2016; Brum et al., 2018; Smyth et

al., 2020); aunque en ciertos elafrosaurinos la estructura es camelada (Poropat et al., 2020).

Por estas razones, es interesante realizar una descripción de la neumaticidad postcraneana en *Skorpiovenator*, no sólo para identificar patrones en la distribución de las características neumáticas del taxón, sino también para inferir diferencias entre los abelisáuridos que se conocen al momento, y además generar posibles explicaciones a tal variación dentro de los terópodos ceratosaurios.

Generalidades de la neumatización postcraneana: presencia en aves actuales, identificación en fósiles y clasificación

Sacos aéreos de las aves y regiones neumatizadas

Las aves poseen cinco pares de sacos aéreos durante la embriogénesis, aunque un par termina fusionándose (el interclavicular), por lo que quedan cuatro pares que emiten divertículos que neumatizan el esqueleto axial: cervicales, torácicos anteriores, torácicos posteriores, abdominales, y el interclavicular. De estos, los sacos torácicos no poseen divertículos (Pirlot, 1976). Por otro lado, el par cervical neumatiza las vértebras cervicales y dorsales anteriores así como sus costillas. El par abdominal invade las vértebras dorsales posteriores, las costillas, el sinsacro y el miembro posterior. Los divertículos interclaviculares neumatizan el miembro anterior, cintura pectoral, clavícula y costillas esternales. Sin embargo, el grado de invasión de estos divertículos, y por lo tanto, de la neumatización varía según el grupo de aves que se trate (Duncker, 1971; Britt, 1993; O'Connor, 2004).

Criterios para identificar neumaticidad en dinosaurios no avianos

Britt (1993) identificó una serie de caracteres osteológicos en dinosaurios no avianos que los relacionó con la neumaticidad, incluyendo: cámaras internas conectadas con forámenes, fosas de textura crenulada, corteza externa de pared fina, surcos suaves o crenulados, y forámenes de gran tamaño. La presencia de cámaras internas comunicadas con el exterior mediante grandes forámenes es, quizás, el rasgo más aceptado y menos ambiguo (Wedel et al., 2000; Wedel, 2003; O'Connor, 2006; Benson et al., 2011). Tal característica está presente en los centros vertebrales, arcos neurales y costillas de numerosos saurópodos, terópodos, y otros arcosaurios como pterosaurios (Wedel, 2005; Butler et al., 2009).

Sin embargo, otras características descriptas por Britt (1993) son más ambiguas. Como por ejemplo las fosas o excavaciones (sean lisas o crenuladas) sobre la vértebra, las cuales pueden estar asociadas con otro tipo de tejidos blandos que dejaron la excavación (e.g., depósitos de grasa, músculos) como fue demostrado en arcosaurios actuales (O'Connor, 2004, 2006); mientras que con los forámenes surge el mismo tipo de incertidumbre. No obstante, se considera que fosas que contienen forámenes, y forámenes de gran tamaño (que no impliquen canales vasculares), pueden ser indicativas de neumaticidad con un grado menor de ambigüedad (Wedel, 2005; O'Connor, 2006). Por otro lado, las finas láminas de los arcos neurales podrían estar formadas mediante divertículos neumáticos, pero esto también incluye un grado de especulación importante (Benson et al., 2011).

Clasificación de la organización interna de las vértebras neumáticas

Britt (1993, 1997) formalizó dos categorías de complejidad interna de las vértebras, utilizando como parámetros el tamaño y cantidad de compartimentos, grosor de los tabiques óseos y patrón de conexión (Fig. 6C-D), dando como resultado las siguientes estructuras:

- "Camerada" o simples: Esta categoría se refiere a la presencia de pocas cámaras de gran tamaño separadas por tabiques gruesos.
- "Camelada" o complejas: Este tipo de patrón está formado por un gran número de pequeños espacios (=macroceldas, "camelas") interconectados con septos óseos muy finos.

Cabe recalcar que estructuras cameradas y cameladas son extremos de un mismo espectro morfológico continuo (Benson et al., 2011). Al respecto, Wedel et al. (2000) modificaron y ampliaron esta clasificación con nuevos términos para este espectro morfológico de neumaticidad (acamerado, procamerado, camerado, policamerado, semicamelado, camelado, somfospóndilo).

Patrones de neumatización de Benson et al. (2011)

Basándose en la presencia de rasgos neumáticos en el centro y arco neural de la secuencia vertebral, Benson et al. (2011) clasificaron varios patrones de neumaticidad para determinar el desarrollo neumático según el "compartimento" en la serie vertebral (e.g., cervicales postaxiales, dorsales anteriores, caudales medias, etc.). A modo general, fueron reconocidos tres tipos de patrones:

- Común: es aquel donde la neumatización alcanza, al menos, las vértebras postaxiales y dorsales anteriores, y ocasionalmente el centro del axis (C2); estas características se encuentran en muchos terópodos no avianos. En otras palabras, si alguna parte de la columna está neumatizada, entonces probablemente lo estén las cervicales postaxiales y al menos algunas dorsales anteriores.
- Reducido: se define por vértebras cervicales y dorsales anteriores completamente aneumáticas, y este es común en saurisquios basales (e.g., *Herrerasaurus*) y aves buceadoras. La regla general es que si cervicales o dorsales anteriores son aneumáticas, entonces probablemente toda la columna lo sea.
- Extendido: aquí, la neumatización se desarrolla más anterior y posteriormente que en el patrón común, alcanzando compartimentos muy distales como vértebras caudales; el patrón extendido caracteriza a varios linajes de terópodos no avianos (con variaciones en la neumatización según los compartimentos) incluyendo allosauroideos, ceratosaurios, tiranosauroideos, megalosauroideos, ornitomimosaurios y numerosos grupos de maniraptores. Como reglas generales del patrón extendido: 1) sí los arcos neurales de dorsales media-posteriores y sacras son neumáticos, entonces cualquier vértebra anterior a las mismas está neumatizada; 2) sí los centros de dorsales medioposteriores y sacras son neumáticos, entonces sus correspondientes centros y los arcos neurales de las dorsales anteriores son reconstruidos como neumáticos; y finalmente, 3) sí cualquier vértebra caudal es neumática, entonces todas las vértebras precaudales pueden reconstruirse como neumáticas (en el centro y arco neural).

TERMINOLOGÍA Y MÉTODOS

Neumaticidad craneana. Como fue mencionado previamente, la nomenclatura de la neumaticidad craneana se utilizará el esquema propuesto por Witmer (1997a,b). En este sentido, excavaciones y cavidades neumáticas serán denominadas *recesos.* Cuando se hable de la fuente de origen se hablará de *senos* (en caso de estructuras principales) o *divertículos* (subsidiarios del primero). Los recesos son nominados según el hueso que caracterizen (e.g., una cavidad neumática en el nasal es un "receso nasal", Witmer, 1997b).

Neumaticidad postcraneana. La identificación de rasgos neumáticos sigue los postulados de Britt (1993) y Wedel (2005). En el caso de los forámenes, estos involucran una apertura en el tejido óseo; sin embargo el término *pleurocelo* será

utilizado solo para aquellos forámenes de gran tamaño que ocupan el aspecto lateral del centro vertebral y que exclusivamente comuniquen con el interior de la vertebra.

Organización interna. Se seguirá el esquema de Britt (1993) utilizando términos camerado y camelado, para designar a las vértebras con cámaras y camelas, respectivamente. Si se hallara algún tipo intermedio, se utilizará la clasificación propuesta por Wedel et al. (2000).

Nomenclatura de láminas y fosas del arco neural. Para las láminas y fosas se seguirá la nomenclatura de O'Connor (2007).

Metodologías. La caracterización de correlatos externos se hizo mediante observación directa del material, y la misma indica la presencia de forámenes y excavaciones, así como posición, cantidad y tamaño relativo. En los sectores que existan fracturas naturales, se caracterizó la presencia y tipo de cavidades internas. Por otro lado, se utilizaron tomografías computadas de las vértebras dorsales más posteriores (ver Capítulo 3: Materiales y Métodos), para caracterizar la organización interna de la neumaticidad.

Abreviaciones adicionales. C, cervical; D, dorsal.

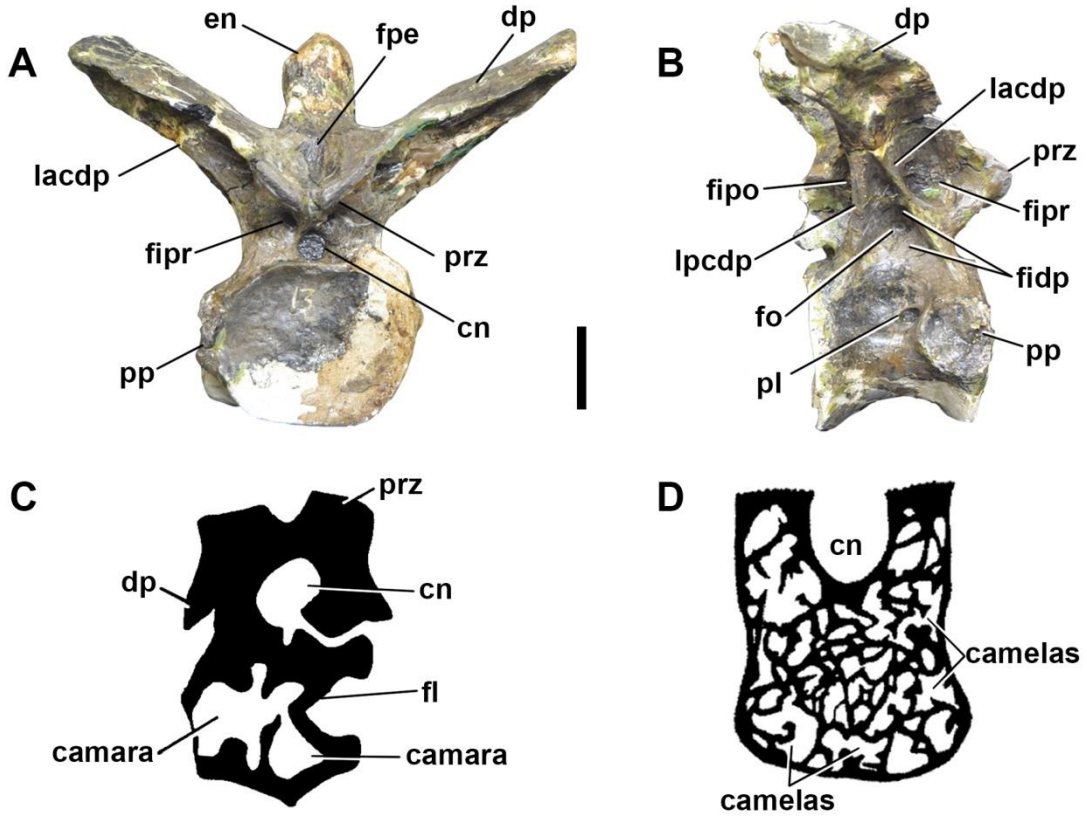

Figura 6.3. Rasgos neumáticos en vértebras de algunos saurisquios. Vértebra dorsal 3 del abelisáurido *Carnotaurus sastrei* (MACN-CH 894) en vista (A) anterior y (B) lateral mostrando las principales rasgos neumáticos como forámenes, fosas y láminas. (C) Sección transversal de vértebra cervical del terópodo *Marshosaurus* Madsen, 1976 (modificado de Britt, 1993: Fig. 19) mostrando una organización camerada del centro. (D) sección transversal de vértebra del saurópodo *Saltasaurus* Bonaparte y Powell, 1980 mostrando la organización camelada (modificado de Powell, 1986). **Abreviaturas**: **cn**, canal neural; **dp**, diapófisis; **fpe**, fosa preespinal; **en**, espina neural; **fidp,** fosa infradiapofiseal; **fipo**, fosa infrapostzigapofiseal; **fipr**, fosa infraprezigoapofiseal; **fl**, fosa lateral; **fo**, foramen; **lacdp**, lamina anterior centrodiapofiseal; **lpcdp**, lamina posterior centrodiapofiseal; **pl**, pleurocelo; **pp**, parapófisis; **prz**, prezigoapófisis. Escala 5 cm.

NEUMATICIDAD DE *SKORPIOVENATOR*

CRÁNEO

En esta sección se describieron aquellos huesos que presentan excavaciones, aperturas y, cuando identificables en las tomografías computadas, cavidades internas. Además, aunque fueron priorizados aquellos elementos que se encuentran en cercanías

de zonas principales de senos aéreos (cavidad anteorbital, zona ótica, región posterior del cráneo), algunos huesos de otras zonas presentan excavaciones y canales internos de dudoso origen neumático por lo que fueron descriptos para posteriormente discutir su posible origen, neumático o no.

Generalidades del cráneo de Skorpiovenator. El cráneo está completo pero deformado dorsoventralmente por cizalla; estando el lado derecho dorsalmente elevado respecto del izquierdo (Fig. 6.4). No obstante, muestra numerosas características típicamente presentes en abelisáuridos, tales como: cráneo anteroposteriormente corto y dorsoventralmente alto, particularmente en la región del hocico; fuerte ornamentación en varios huesos del hocico (i.e., premaxilar, maxilar, nasales, dentario), circumorbitales (postorbital y lacrimal) y frontales; a su vez, frontales engrosados transversalmente y caracterizados por un par de domos óseos a la altura del postorbital, aunque sin formar proyecciones córneas como en algunos abelisáuridos (e.g., *Carnotaurus*, Bonaparte, 1985; *Majungasaurus*, Sampson et al., 1998); presencia de forámenes dorsales comenzando en los nasales los cuales se continúan en el techo craneano (siendo delimitados por el frontal y los huesos circumorbitales) órbitas casi obliteradas por la expansión distal del postorbital que se extiende hacia el espacio orbital, el cual está casi obstruido; proceso anterior del postorbital fuertemente expandido; yugal dorsoventralmente alto; contacto entre lacrimal y postorbital excluyendo al frontal de la órbita; escamoso posteroventralmente arqueado; cresta nucal baja y a la altura de la cresta sagital; cóndilos del cuadrado subiguales en tamaño; abertura del receso basiesfenoidal en forma de gota; muesca ventral de la lámina tuberobasal; paladar arqueado dorsoventralmente; y, fenestra mandibular anteroposteriormente corta.

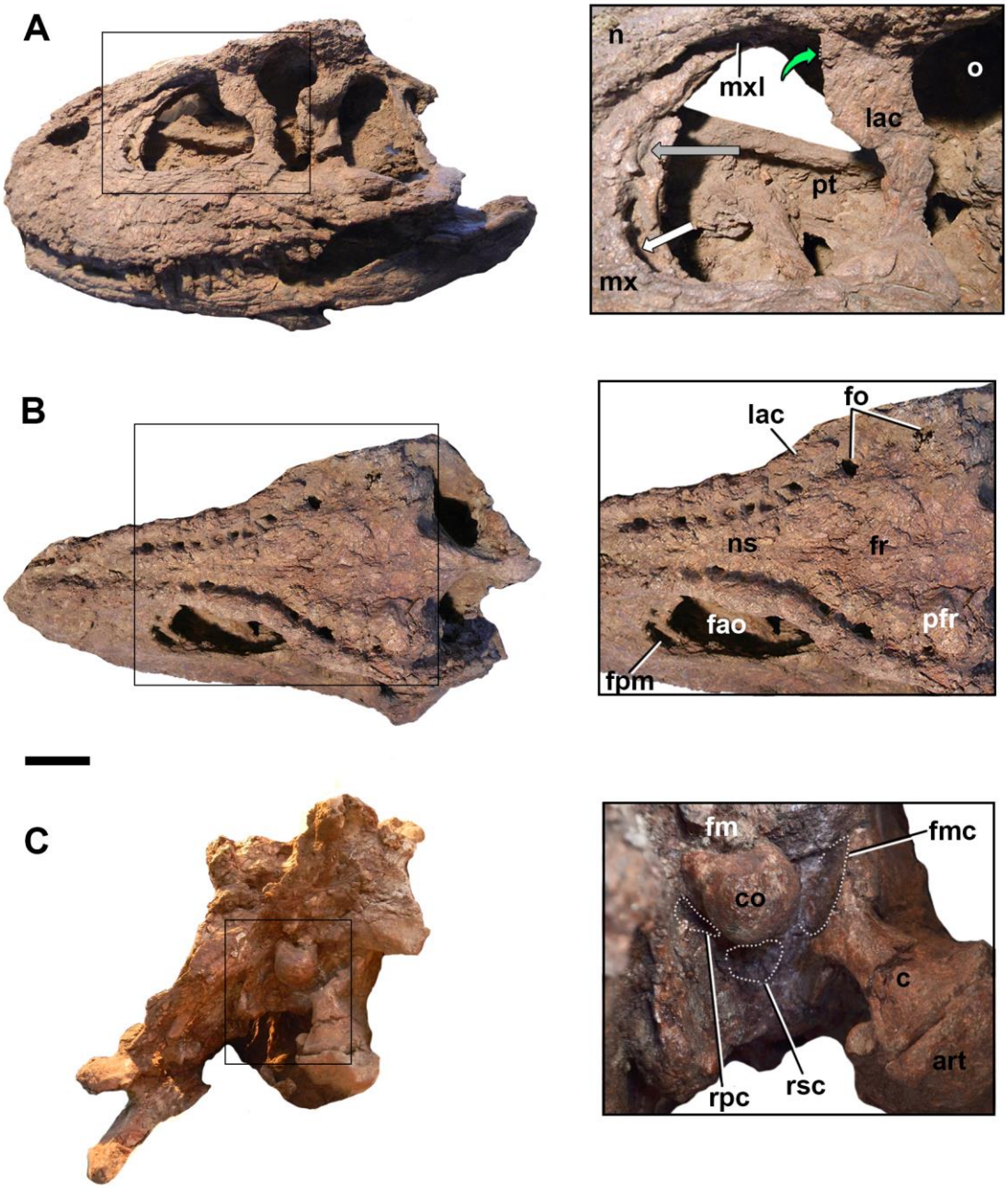

Figura 6.4. Principales rasgos del cráneo de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) Vista lateral izquierda y detalle de los correlatos neumáticos de la fenestra anteorbital (recuadro a la derecha), señalando la fosa anteorbital (flecha gris), la fenestra promaxilar (flecha blanca), y el foramen anterior del lacrimal (flecha verde), parcialmente oculto por la lámina lateral. (B) Vista dorsal del cráneo y detalles (recuadro a la derecha) de la superficie dorsal. (C) Vista posterior del cráneo donde se observa la fuerte deformación dorsoventral, y detalle de la región occipital (recuadro a la derecha) mostrando los principales recesos (línea punteada). **Abreviaturas**: **art,** articular; **c**, cuadrado; **co**, cóndilo occipital; **fao**, fenestra anteorbital; **fmc**, fosa medial del cuadrado; **fo**, forámenes; **fpm**, fenestra promaxilar; **fr**, frontal; **lac**, lacrimal; **mx**, maxilar; **mxl**,

contacto maxilolacrimal; **ns**, nasales; **o**, orbita; **pfr**, protuberancia frontal; **pt**, pterigoides; **rpc**, recesos paracondilares; **rsc**, receso subcondilar. Escala 10 cm.

Los siguientes elementos no contienen ninguna evidencia de neumaticidad externa o interna: premaxilar, postorbital, yugal, cuadradoyugal, parietal, supraoccipital, palatinos, pterigoides, complejo otoccipital, y posiblemente todos los elementos de la mandíbula inferior, los cuales serán discutidos en la sección de Discusión. Algunos huesos poseen cavidades, canales internos y/o fosas que podrían representar correlatos neumáticos y serán discutidos también (e.g., nasales, escamoso, articular). El ectopterigoides está presente pero sin evidencias de neumaticidad por mala preservación.

Maxilar

Entre las características generales de este hueso se encuentran: ornamentación superficial marcada por rugosidades y crestas, contacto subvertical con el premaxilar, cuerpo dorsoventralmente alto, rama ascendente anteroposteriormente amplia, extremo posterior de la rama ascendente formando una lámina transversalmente muy fina que contacto con el lacrimal, y presencia de 19 dientes (Fig. 6.4.A).

En cuanto a los correlatos neumáticos, el rasgo predominante en el aspecto lateral del maxilar es la fosa anteorbital (Fig. 6.5A). Esta fosa es anteroposteriormente corta y se encuentra desarrollada solo sobre la rama ascendente del maxilar, como en la gran mayoría de los abelisáuridos; salvo en algunos ejemplares donde se encuentra excavando el cuerpo maxilar (Lamanna et al., 2002; Novas et al., 2004; Cerroni et al., 2020c). No hay excavaciones accesorias o sub-recesos en la rama ascendente como si existe en *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920).

La apertura principal de la fosa anteorbital es la fenestra promaxilar. La misma tiene forma de ranura en vista lateral, siendo dorsoventralmente alta y anteroposteriormente corta, y se encuentra parcialmente oculta en vista lateral. La información derivada de las tomografías computadas indican que la fenestra promaxilar conduce internamente a una cavidad pequeña y semiesférica, que constituye el receso promaxilar, el cual probablemente haya estado invadido por un divertículo derivado del seno paranasal formando el divertículo maxilar. Un patrón similar se ha descripto en otros abelisáuridos (Witmer y Ridgely, 2008; Cerroni et al., 2020a) y tetanuros (Tahara y Larsson, 2011; Leone Gold et al., 2013).

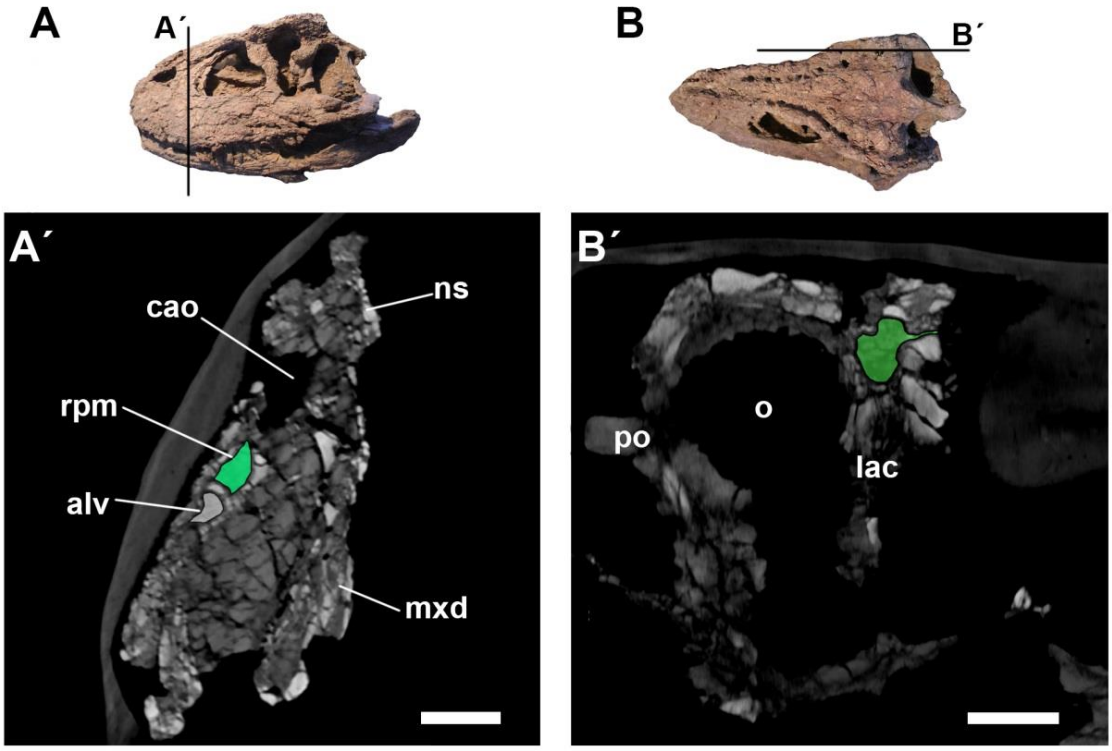

Figura 6.5. Recesos asociados a la cavidad anteorbital de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) Cráneo en vista lateral izquierda mostrando el nivel del corte A´. (A´) Receso promaxilar (verde) en corte coronal. (B) Cráneo en vista dorsal mostrando la altura del corto sagital B´. (B´) Corte sagital mostrando el receso lacrimal y la conexión con la cavidad anteorbital (verde). **Abreviaturas**: **alv**, alveolo dental; cao, cavidad anteorbital; **lac**, lacrimal; **mxd**, maxilar derecho; **ns**, nasales; **o**, orbita; **po**, postorbital; **rpm**, receso promaxilar. Escala 5 cm.

Lacrimal

El lacrimal es un elemento que se caracteriza por tener forma de "T" en vista lateral, con un mayor desarrollo de la rama ventral, mientras que la rama anterior se encuentra reducida a una fina lámina en su contacto con el maxilar (Fig. 6.4A). Es un elemento que se encuentra fuertemente ornamentado por crestas y surcos. La rama ventral es sigmoidea lateralmente y muestra un marcado proceso suborbital dirigido hacia la órbita. En la confluencia de la rama ventral y la rama anterior, se encuentra un foramen de gran tamaño, el cual está oculto en vista lateral por el desarrollo de la lámina lateral del lacrimal (sobrecrecimiento dérmico; *sensu* Sampson y Witmer, 2007).

Sobre la superficie anteromedial del lacrimal, anterior a la cresta medial, se extiende dorsoventralmente una excavación angosta paralela al eje mayor del lacrimal; esta fosa no es visible por estar cubierta por la lámina lateral. Aunque no se observe lateralmente, su superficie está orientada hacia el aspecto interno de la cavidad anteorbitaria. Por otro lado, en el sector anterodorsal, en la confluencia de la rama ventral y horizontal, existe un gran foramen neumático contenido en la fosa anteorbital del lacrimal (parcialmente visible en vista lateral, Fig. 6.4B); el foramen está dirigido anteriormente hacia el ámbito de la cavidad anteorbitaria.

En las tomografías computadas puede observarse la presencia de dos cavidades que caracterizan el interior de la rama dorsal (Fig. 6.5B), las cuales son subesféricas y se conectan entre sí; las mismas constituyen el receso lacrimal. Aunque no se distingue con nitidez en las tomografías, el foramen anterior aparenta tener una conexión angosta con el receso lacrimal. Esto demostraría la invasión del interior del lacrimal por un divertículo proveniente del seno paranasal (el divertículo lacrimal). Esto fue previamente planteado en los lacrimales de varios terópodos como *Majungasaurus*, *Allosaurus, Tyrannosaurus* y *Ornithomimus* (Witmer y Ridgely, 2008; Tahara y Larsson, 2011); en estos taxones el lacrimal también se caracteriza por tener varias cámaras interconectadas aunque los patrones pueden diferir entre sí (ver Discusión).

Nasales

Los nasales constituyen elementos pares, no fusionados, bordeados por crestas bilaterales muy gruesas, lo que le da una sección transversalmente cóncava al aspecto dorsal del cráneo. Además, la ornamentación de la superficie, está menos desarrollada que en otros huesos del hocico (e.g., maxilar).

A pesar de esto último, poseen una característica muy notoria: la presencia de una hilera de forámenes de gran tamaño a lo largo del aspecto dorsolateral de cada nasal (Fig. 6.6). Estos forámenes corresponden a estructuras de gran tamaño de diámetro variable (8-12 mm) que contienen surcos poco marcados que se extienden a la superficie externa. La información derivada de las tomografías reveló que estos forámenes se conectan entre sí mediante un canal común que recorre anteroposteriormente el interior de cada nasal (Cerroni et al., 2020b). La superficie ventral de los nasales está severamente dañada, por lo cual no fue posible observar la existencia de conexión entre este canal interno y la cavidad anteorbitaria. Pese a ello, en

las tomografías se observaron algunos indicios de canales que podrían señalar una conexión ventral con la cavidad anteorbitaria.

El patrón simétrico y continuo de los forámenes dorsales, en conjunto con los surcos superficiales, y la presencia de un canal interno que recorre el nasal y que conecta con los forámenes, indicaría la naturaleza vascular de estos rasgos. Lo que estaría relacionado con la irrigación por parte de las venas y arterias nasales laterales; además, podrían estar inervados por alguna subdivisión de la rama oftálmica del nervio trigémino como ocurre en cocodrilos. Esto le daría sustento a la naturaleza neurovascular y no un origen neumático (ver Cerroni et al., 2020b). Por ejemplo, el amplio receso nasal que caracteriza a *Majungasaurus* es una cavidad extensa y relativamente irregular debido a los septos óseos que se proyectan dentro del receso; además el origen de receso nasal en este abelisáurido tiene lugar en unos foramenes de gran tamaño y dirigidos lateroventralmente hacia la cavidad anteorbitaria, demostrando la conexión con los senos paranasales (Sampson y Witmer, 2007). Estas diferencias en la anatomía interna, permiten asumir origenes completamente diferentes entre estos abelisáuridos; siendo los canales y forámenes de *Skorpiovenator* probablemente neurovasculares, mientras que en *Majungasaurus* el receso es claramente neumático.

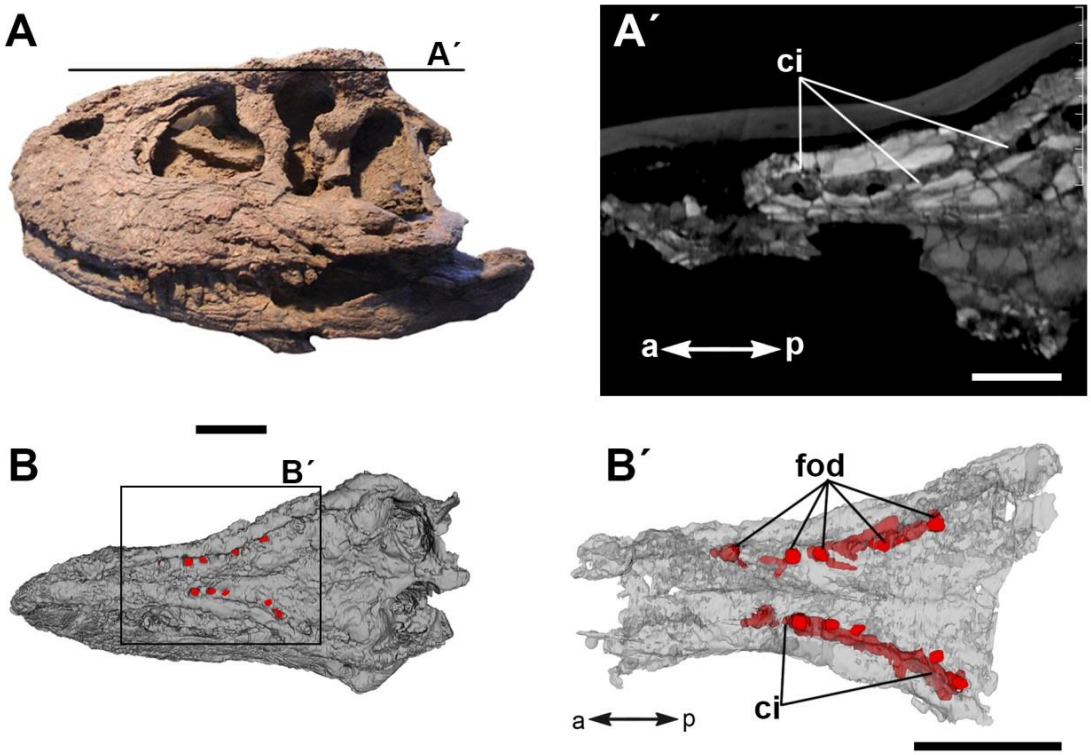

Figura 6.6. (A) Cráneo de *Skorpiovenator bustingorryi* en vista lateral izquierda mostrando al nivel del corte horizontal A´ en los nasales. (A´) Corte horizontal mostrando el canal interno de los nasales. (B) Modelo tridimensional del cráneo en vista dorsal mostrando el nivel del corte B´. (B´) Modelo tridimensional semitransparente de los nasales en vista dorsal mostrando el canal interno (rojo). **Abreviaturas**: **a**, anterior; **ci**, canal interno; **fod**, foramenes dorsales; **p**, posterior. Escala 5 cm.

Basiesfenoides

Este elemento constituye el componente más importante del neurocráneo, conformando el piso de la cavidad endocraneana. Es un hueso fuertemente fusionado con los elementos circundantes como el basioccipital y proótico (Fig. 6.4 C).

Debido a que el cráneo de *Skorpiovenator* posee un elevado grado de deformación postmortem, algunas de las características neumáticas del basiesfenoides no están preservadas. Sin embargo, se puede distinguir la apertura en forma de gota que corresponde al receso basiesfenoidal en vista ventral (Fig. 6.7 D). Este receso está delimitado posteriormente por la lámina basituberal, y lateralmente, por los procesos basipterigoideos. La información aportada por las tomografías computadas indica que el receso basiesfenoidal se interna dorsalmente en el basiesfenoides, dividiéndose en dos cámaras separadas por un tabique óseo (Fig. 6.7 B). Ambas divisiones del receso basiesfenoidal alcanzan el cuello del cóndilo occipital. Este último rasgo se observa en algunos abelisáuridos, como *Carnotaurus* (Cerroni y Paulina-Carabajal, 2019), *Ilokelesia* (Paulina-Carabajal, 2011a) y *Ekrixinatosaurus* (MUCPv-294).

Por otro lado, los recesos timpánicos laterales son observables en las tomografías computadas, y constituyen pequeñas excavaciones en la superficie lateral del basiesfenoides, ventral a la cresta preótica (Fig. 6.7 C). En cuanto al receso subselar, no fue posible distinguirlo ya que las paredes anterolaterales del basiesfenoides están rotas.

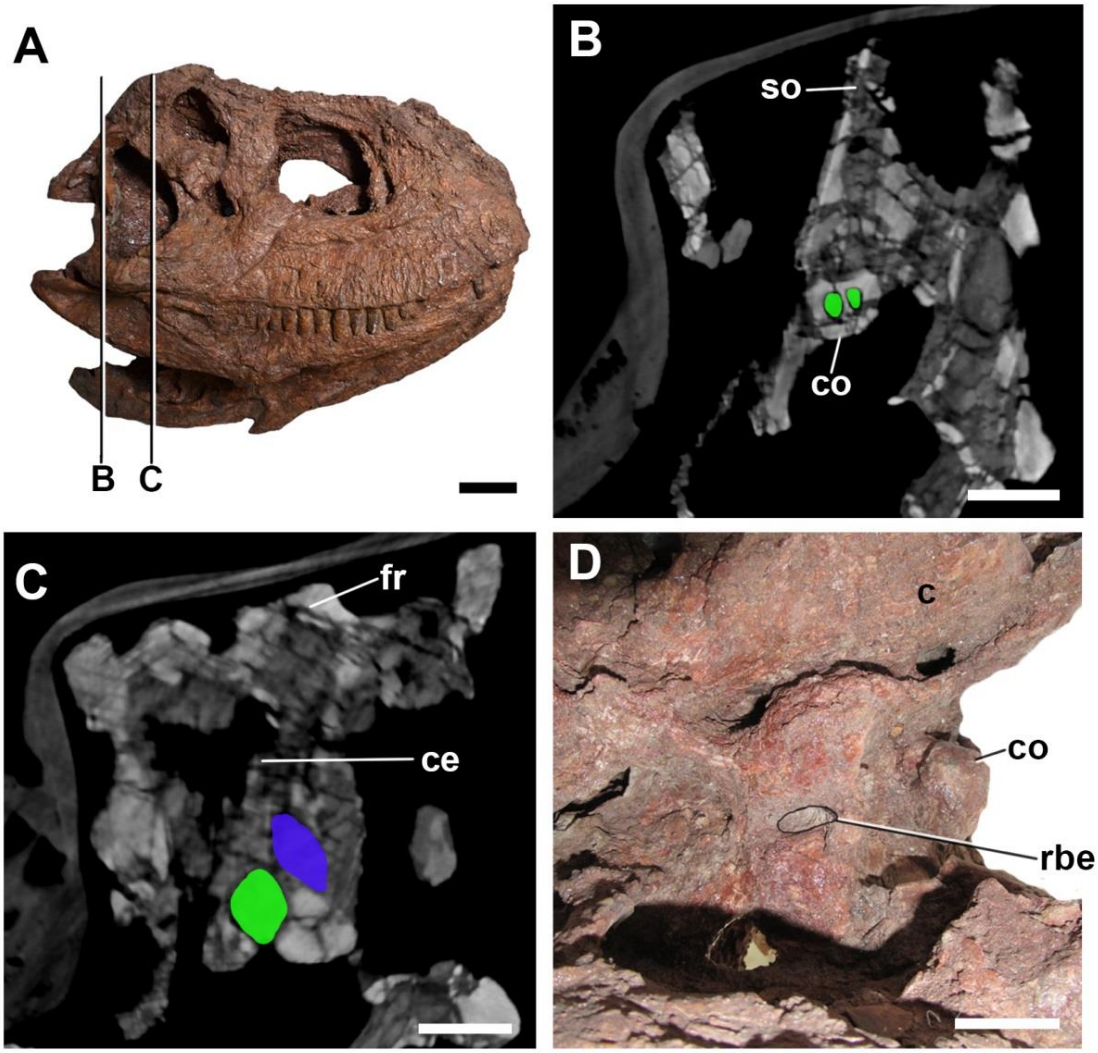

Figura 6.7. Recesos asociados al sistema paratimpánico de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) Cráneo en vista lateral derecha mostrando el lugar de las secciones en las tomografías. (B) Sección coronal mostrando receso basiesfenoidal invadiendo el cuello del cóndilo occipital (verde). (C) Sección coronal mostrando el receso basiesfenoidal (verde) y receso lateral timpánico (azul). (D) Detalle del cráneo en vista ventral mostrando la entrada del receso basiesfenoidal. **Abreviaturas**: **c**, cuadrado; **ce**, cavidad endocraneana; **co**, cóndilo occipital; **fr**, frontal; **rbe**, receso basiesfenoidal; **so**, supraoccipital. Escala 5 cm.

Basioccipital

Este elemento forma el cuerpo principal del cóndilo occipital y las tuberosidades basales. El cóndilo occipital se dirige algo posteroventralmente y tiene contorno hemisférico, siendo más ancho lateromedialmente que el foramen magno.

En este hueso existen dos tipos de excavaciones: los recesos paracondilares y el receso subcondilar (Fig. 6.4 C). Los primeros se encuentran ubicados a ambos lados del

cóndilo occipital, y se caracterizan por ser excavaciones ovoides, relativamente poco profundas y desarrolladas mediolateralmente. Debido a la preservación, no se logra ver si alguno de estos recesos está asociado con algún foramen. En cuanto al receso subcondilar, este se ubica inmediatamente por debajo del cóndilo occipital, y constituye una excavación pequeña, circular y muy somera. Aunque se ha hipotetizado que estas excavaciones podrían haber sido producidas por algún divertículo paratimpánico (Bakker et al., 1988; Witmer, 1997b), recientemente se ha alegado que la fuente de neumatización habría sido producto de los sacos aéreos cervicales (Dufeau, 2011).

Cuadrado

El cuadrado es un hueso relativamente alto y transversalmente ancho, formado por un eje principal que se extiende dorsoventralmente desde la cabeza articular escamosal hasta los cóndilos articulares (Fig. 6.4C). Además, posee una rama pterigoidea laminar anteromedial y una rama cuadradoyugal anterolateral. Ambos cóndilos articulares son transversalmente anchos pero subiguales en tamaño.

La rama pterigoidea del cuadrado de *Skorpiovenator* presenta una excavación relativamente somera, subtriangular, y demarcada ventralmente por una cresta robusta que corre anteroposteriormente (Fig. 6.4 C). Por otro lado, la superficie anterior también posee una fosa, pero mucho menos conspicua. Ambas excavaciones representarían correlatos de la invasión neumática de divertículos derivados de los senos paratimpánicos, como fue hipotetizado en *Majungasaurus* (Witmer y Ridgely, 2008). Además, dichas excavaciones se encuentran bien presentes en el cuadrado de otros abelisáuridos como *Abelisaurus* (MPCA 11098) y *Carnotaurus* (MACN-CH 894). Más aún, Sampson y Witmer (2007) argumentaron que la fosa medial de la rama pterigoidea representaría la pared lateral de la parte epitelial del oído medio (ver Discusión del presente capítulo).

Escamoso

Este hueso es un elemento relativamente grácil y pequeño, se arquea posteroventralmente y posee tres procesos conspicuos que le dan una forma trirradiada, el proceso postorbital, cuadradoyugal y postcuadrático. Particularmente, en la confluencia entre el proceso postcuadrático y el cuadradoyugal, se encuentra una notoria fosa lateral, la cual es subtriangular en vista lateral, es relativamente profunda y se abre posteroventralmente (Fig. 6.8D). En cuanto al origen de esta fosa, es incierto, debido a que la expresión lateral de la misma la exime de cualquiera de los dominios de sacos

aéreos nombrados previamente, incluyendo el más cercano que corresponde al sistema paratimpánico. Además, externamente la fosa carece de forámenes y las tomografías indican que la estructura interna se compone de hueso compacto. Fosas similares se encuentran en los escamosos de abelisáuridos sudamericanos como *Abelisaurus* (MPCA 11098), *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Spectrovenator* (Zaher et al., 2020); mientras que en formas extra-sudamericanas, el escamoso carece de esta fosa (e.g., *Majungasaurus*, *Arcovenator*, Tortosa et al., 2013).

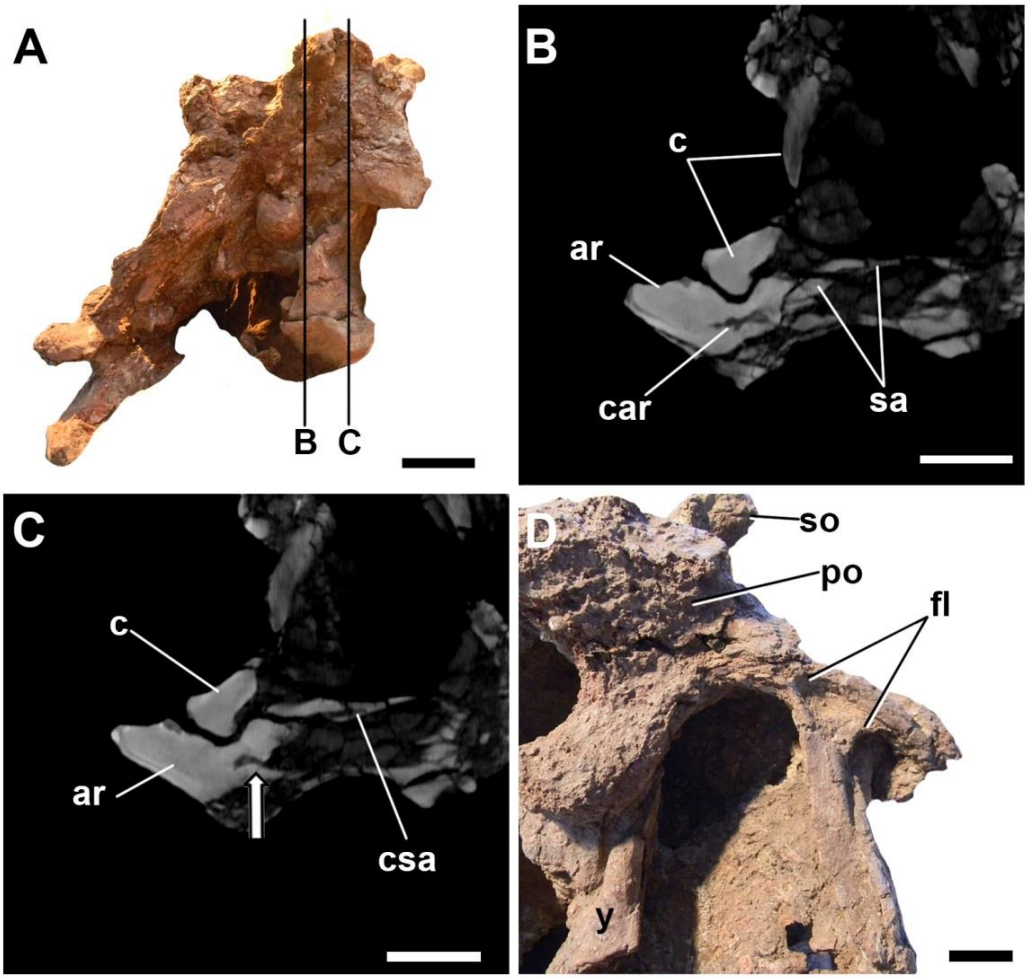

Figura 6.8. Cavidades internas en el articular de *Skorpiovenator bustingorryi:* (A) Vista posterior del cráneo mostrando los sitios de corte de las tomografías B-C. (B) Corte sagital del articular mostrando la presencia de una cavidad interna. (C) Cavidad del articular y surangular; flecha blanca indica salida de la cavidad en la fenestra mandibular interna. (D) Fosa lateral del escamoso, en vista lateral izquierda. **Abreviaturas**: **ar**, articular; **c**, cuadrado; **car**, cavidad del

articular; **csa**, cavidad del surangular; **fl**, fosa lateral; **sa**, surangular; **so**, supraoccipital; **y**, yugal. Escala 5 cm.

Articular y surangular

El articular forma la fosa glenoide y el proceso retroarticular, y contacta lateralmente con el surangular y ventralmente con el prearticular. Entre la fosa glenoidea y el proceso retroarticular existe una serie de depresiones limitadas por crestas bajas.

Las tomografías computadas evidenciaron una estructura inédita para el articular en abelisáuridos: un par de cámaras internas conectadas y completamente encerradas por tejido cortical en el cuerpo del articular, pero sin extenderse hacia el proceso retroarticular (Fig. 6.8 B, C). Tales cámaras no se asemejan a tejido trabecular debido a que son fácilmente distinguibles en los tomogramas. Sin embargo, no se observa ningún canal o conducto que las conecte con el exterior. Aunque el foramen de la *chorda tympani* se encuentra usualmente visible en el sector dorsal del articular en otros abelisáuridos (e.g., *Majungasaurus*, Sampson y Witmer, 2007: Fig. 32; *Carnotaurus*, MACN-CH 894), en *Skorpiovenator* no es posible individualizarlo (aunque sí se observan algunas depresiones rellenas de sedimento) por lo que no es posible confirmar si se conecta con las cámaras internas.

La presencia de cámaras con origen neumático en el articular de un abelisáurido sería algo muy inusual debido a que se han regitrado solo en linajes de celurosaurios, y en particular, en Neornithes actuales, en los cuales están muy desarrolladas como recesos articulares (Witmer y Ridgely, 2008; Tahara y Larsson, 2011).

Por otro lado, el surangular es un elemento anteroposteriormente alargado, lateromedialmente amplio y caracterizado por una marcada plataforma ósea lateral. Las tomografías muestran algunas pequeñas cavidades internas en el sector proximocentral del hueso. Sin embargo, estos espacios parecen constituir trabéculas de gran tamañao, las cuales además no poseen conexión con el exterior. Por todo esto se descarta el origen neumático para las estructuras internas del surangular.

Frontal

Los frontales están fuertemente fusionados en un elemento simple, el cual posee suturas poco visibles con los lacrimales, postorbitales y parietal. En vista dorsal, son subcuadrangulares y están flanqueados lateralmente por crestas bilaterales formadas por

el lacrimal y el postorbital, las cuales son una continuación de las crestas presentes en los nasales. Entre el frontal, lacrimal y postorbital, se disponen una serie forámenes de gran tamaño, probablemente vasculares (Cerroni et al., 2020b). La superficie dorsal, a la altura de los postorbitales, se caracteriza por tener unas protuberancias óseas y redondeadas, de poca altura.

Como fue mencionado, los frontales están perforados en el sector dorsal por una serie de forámenes, que constituyen una continuación de la hilera de forámenes provenientes de los nasales. Los forámenes en los frontales están limitados no solo por estos huesos, sino también, lateralmente por el lacrimal y postorbital. Sin embargo, el sector ventral del techo craneano está mal preservado, por lo que no es posible observar si estos forámenes tendrían conexión con otro sistema de canales internos o recesos. Más aún, las tomografías computadas muestran que el tejido cortical interno de los frontales carece de cualquier evidencia de cavidades indicativas de neumaticidad. Es importante señalar este rasgo en *Skorpiovenator*, debido a que en otros abelisáuridos, la neumaticidad del frontal está presente pero con diferentes grados de desarrollo, como lo reportado en *Majungasaurus* y *Carnotaurus* (Sampson y Witmer, 2007; Cerroni et al., 2020a; ver Discusión).

POSTCRÁNEO: VERTEBRAS Y COSTILLAS

Aquí se describen los principales correlatos de neumaticidad en vértebras y costillas. No obstante, en varias zonas de la columna el factor de preservación impidió caracterizar detalles específicos. Por ejemplo, numerosos arcos neurales de la serie cervical no son completamente visibles por estar firmemente articulados entre sí a la par que deformados por la curvatura opistotónica del cuello (Fig. 6.9). La serie vertebral se compone de 10 cervicales, 13 dorsales, y 6 sacras. La serie caudal no está completamente preservada y solo se conocen las 10 caudales anteriores y 2 caudales medias-posteriores. En cuanto a la presencia de forámenes neumáticos o pleurocelos en los centros vertebrales, solo pudo ser constatada su presencia en el lado derecho de la secuencia vertebral, ya que el lado izquierdo no puede ser preparado mecánicamente. Así, no es posible determinar si existe simetría bilateral de los pleurocelos en los centros vertebrales; por lo que la descripción de estructuras neumáticas, en la superficie lateral del centro y del arco neural, está reservada al lado derecho.

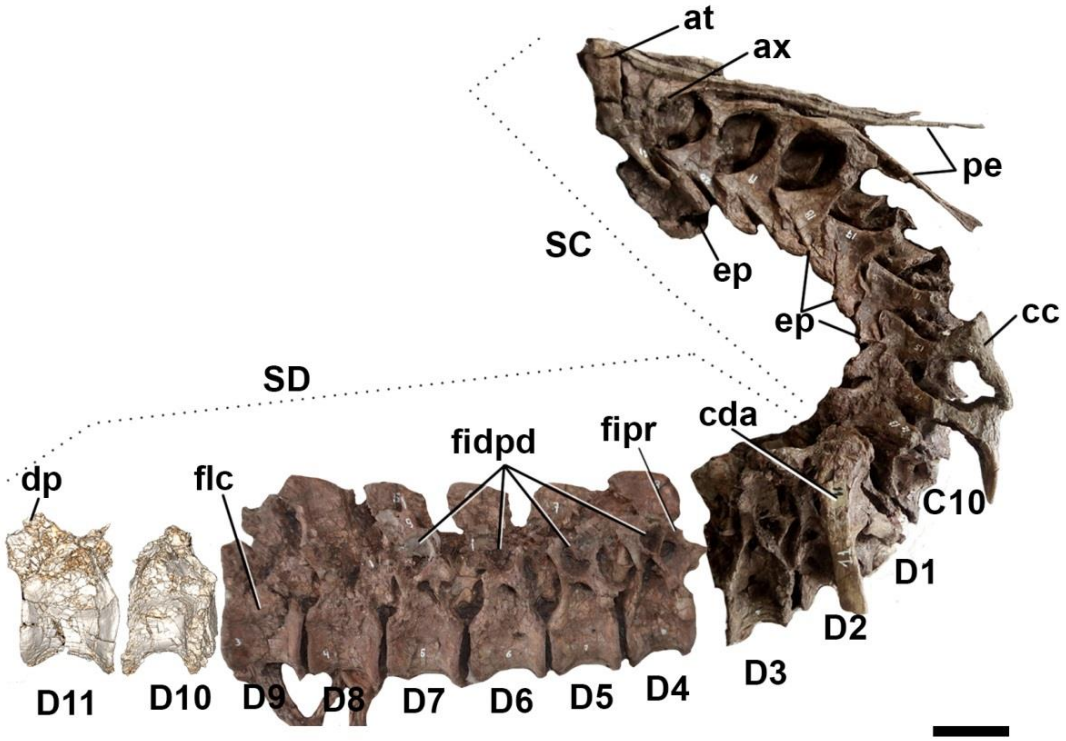

Figura 6.9. Secuencia cervicodorsal de *Skorpiovenator bustingorryi* en vista lateral derecha. Modelos tridimensionales de las dorsales D10 y D11 derivados de las tomografías computadas. **Abreviaturas**: **at**, atlas; **ax**, axis; **C1-C10**, cervicales; **D1-11**, dorsales; **cc**, costilla cervical; **cda**, costilla dorsal articulada; **dp**, diapófisis; **ep**, epipófisis; **flc**, fosa lateral del centro; **fidpd**, fosa infradiapofiseal dorsal; **fipr**, fosa infraprezigoapofiseal; **pe**, proceso estiliforme; **SC**, secuencia cervical; **SD**, secuencia dorsal. Escala 10 cm.

Vértebras cervicales

Características generales. Los centros cervicales de *Skorpiovenator* se caracterizan por ser opistocélicos; donde el grado de opistocelia disminuye en los elementos posteriores. Los centros postatlantales son dorsoventralmente bajos y las caras articulares anteriores están elevadas dorsalmente respecto de las posteriores, una condición que le da al cuello la típica forma sigmoidal (aunque en el holotipo no es visible debido al arqueamiento opistotónico). En las cervicales posteriores las caras articulares anterior y posterior comienzan a estar a la misma altura. En toda la serie cervical, las espinas neurales son anteroposteriormente cortas y subtriangulares en vista dorsal. Las epipófisis están hipertrofiadas anteroposteriormente pero carecen de procesos anteriores. Además, las epipófisis se conectan anteriormente con las diapófisis mediante la lámina epipodiapofiseal. Mientras que la lámina prezigoepipofiseal también está presente pero

se desarrolla en mayor medida en las cervicales C3-C8. Las cervicales medias poseen una lámina centrodiapofiseal que conecta al centro a la mitad de la distancia del mismo. La superficie comprendida entre la lámina epipodiapofiseal, lámina prezigoepipofiseal y la espina neural es fuertemente cóncava en toda la serie cervical. Las facetas de las prezigoapófisis y postzigoapófisis están bien desarrolladas y orientadas subhorizontalmente en las cervicales anteriores.

La neumaticidad presente en los centros y arcos neurales de la serie cervical es tratada en detalle para cada elemento y está basada solo en observaciones externas debido a la imposibiidad de preparar mecánicamente y separar cada vértebra (Fig. 6.10).

Rasgos neumáticos de las vertebras cervicales. El atlas (C1) no muestra ningún tipo de rasgo neumático. Sin embargo, el axis (C2) está caracterizado en la superficie lateral por un marcado pleurocelo, de forma subcircular, que se localiza anteriormente (Fig. 6.10B). Una depresión pequeña y poco profunda precede al pleurocelo. La rotura del área anterior del pleurocelo muestra que éste lleva internamente a una cámara. No fue posible identificar correlatos neumáticos en el arco neural del atlas debido a que está firmemente articulado al atlas y a la cervical 3.

La vértebra cervical 3 (C3) posee el sector anterolateral del centro erosionado, lo cual no permitió observar la existencia de un pleurocelo como en la vértebra precedente (Fig. 6.10B). Sin embargo, la superficie general del centro es ligeramente cóncava como se observa en la mitad posterior, por lo que no se descarta una culminación en un pleurocelo. La lámina lateral que conecta la epipófisis y diapófisis (lámina epipodiapofiseal) posee una fosa somera y lateromedialmente angosta.

La vértebra cervical 4 (C4) no muestra ningún tipo de estructuras neumáticas en el centro, siendo este levemente cóncavo (Fig. 6.10 C). Sin embargo, en el arco neural está presente el foramen infraprezigoapofiseal, el cual está relleno de sedimento. La lámina epipodiapofiseal también presenta una fosa somera posteriormente ubicada, como en la C3.

El centro vertebral de la cervical 5 (C5) se caracteriza por poseer una fosa alargada, amplia y es relativamente más profunda que la presente en la vértebra previa. La fosa contiene un pleurocelo en su sector dorsal (Fig. 6.10 C), el cual es ovoidal en sentido anteroposterior, profundo y relativamente pequeño (8 mm). La fosa posterior de

la lámina epipodiapofiseal está reducida a una pequeña excavación. Por otro lado, la superficie anteroventral de la epipófisis posee una excavación pequeña y somera. La superficie lateral del extremo distal de la epipófisis posee un sector desprovisto de la corteza externa y se observa una pequeña cámara neumática.

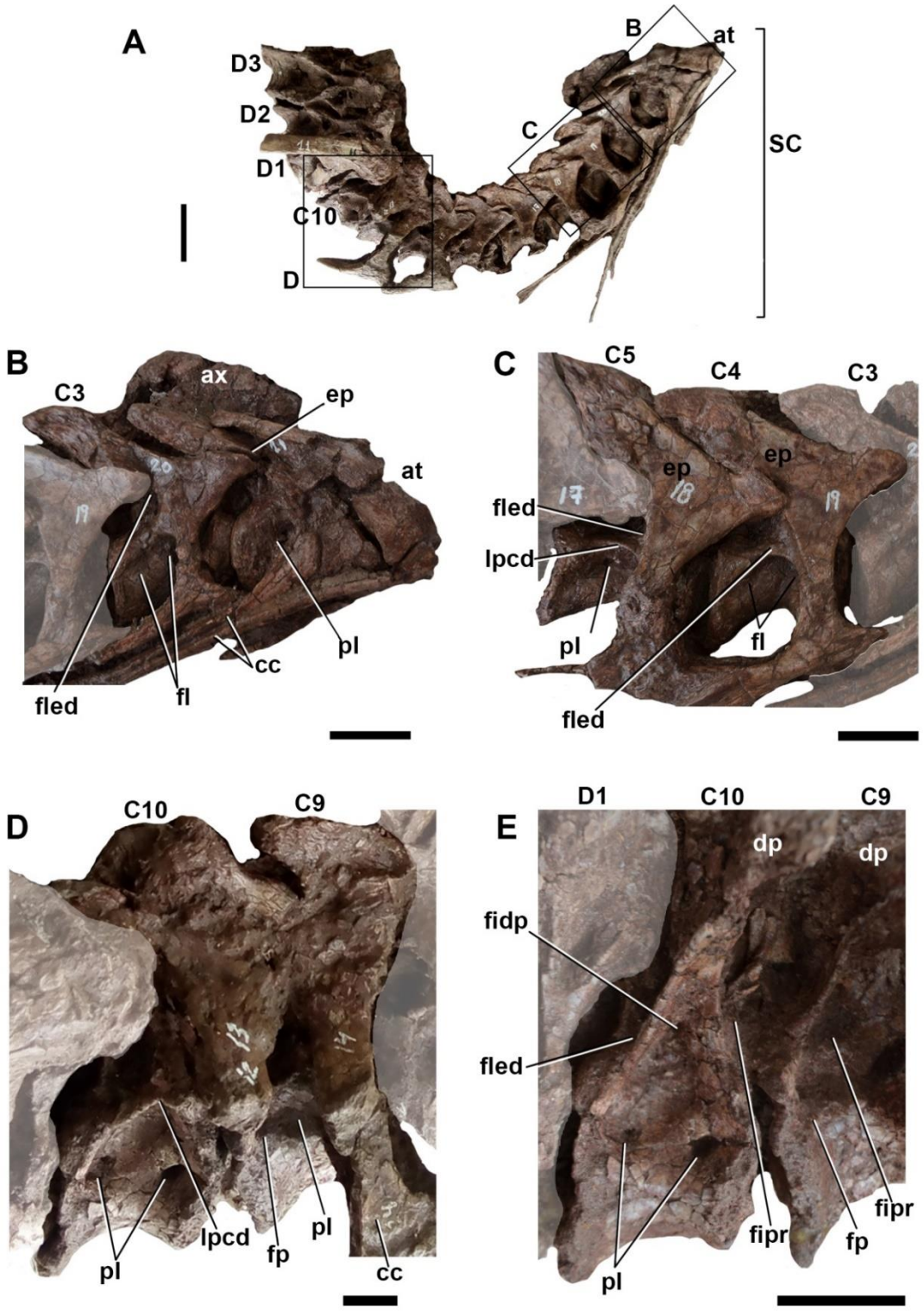

Figura 6.10. (A) Secuencia cervical de *Skorpiovenator bustingorryi* en vista lateral (B) Detalle de las cervicales proximales (C1-C3). (C) Detalle de las cervicales C4 y C5 en vista lateral. (D) Cervicales posteriores (C9-C10) en vista lateral. (E) Última cervical (C10) en vista lateral mostrando dos pleurocelos. Abreviaturas: **at**, atlas; **ax**, axis; **c**, cervicales; **cc**, costilla cervical; **dp**, diapófisis; **ep**, epipófisis; **fidp**; fosa infradiapofiseal; **fl**, fosa lateral; **fp**, fosa posterior; **fipr**, fosa infraprezigoapofiseal; **fled**; fosa de la lámina epipodiapofiseal; **lpcd**, lámina posterior centrodiapofiseal; **pl**, pleurocelo; **sc**, secuencia cervical. Escala 10 cm (A), 5 cm (B, D-E) y 3 cm (C).

La cervical 6 (C6) muestra una fosa profunda en el aspecto lateral del centro vertebral. Aunque parcialmente oculto por el relleno sedimentario, se observó un pleurocelo elongado localizado en la zona dorsal de la fosa, en su sector central. Esta vértebra carece de la fosa posterior en la lámina epipodiapofiseal.

El centro vertebral de la cervical 7 (C7) exhibe una excavación lateral amplia, la cual está delimitada dorsalmente por la lámina postzigoapofiseal; la misma se proyecta lateralmente cubriendo dorsalmente la excavación. Aunque poco visible debido al sedimento remanente, el pleurocelo está presente en la zona dorsal del centro. La superficie anteroventral de la epipófisis está excavada por una fosa amplia y relativamente somera.

La vértebra cervical 8 (C8) se caracteriza por una fosa alargada anteroposteriormente en el centro que contiene un pleurocelo ubicado anteriormente, mientras que en el sector posterior se desarrolla una subfosa más profunda y ciega. Por otro lado, sobre el arco neural, se desarrolla una fosa infrapostzigapofiseal amplia en comparación con la presente en la C7 en donde es marcadamente menor.

El centro vertebral de la cervical 9 (C9) posee un pleurocelo anterior muy marcado, profundo y amplio, el cual se ubica anteriormente sobre la cara lateral del centro (Fig. 6.10D, E). En el sector posterior solo existe una excavación somera y ciega. La fosa infrapostzigapofiseal es amplia y parece ser ciega; posee una amplitud similar a la presente en la C8. No parece haber forámenes en el sector lateroventral del centro, como si ocurre en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007: Fig. 9D).

En la cervical 10 (C10) el centro vertebral muestra dos pleurocelos bien definidos (Fig. 6.10 E). El mayor (12 mm) está ubicado en el sector dorsolateral, es elíptico, se encuentra limitado dorsalmente por la lámina postzigodiapofiseal y lleva a una cavidad interna. El pleurocelo posterior es más pequeño (5 mm) y está contenido en una fosa somera y reducida. La fosa infrapostzigapofiseal es profunda y muy amplia, aún más que la observada en la C8 y C9. La porción dorsal de la fosa infrapostzigapofiseal está perforada por un foramen pequeño de alrededor de 4 mm. Por otro lado, no existen forámenes en el sector lateroventral del centro como si ocurre en *Majungasaurus* (O'Connor, 2007: Fig. 9).

Vértebras dorsales

Características generales. Entre las mismas se pueden nombrar: la tendencia general del centro a ser más largo que alto y levemente opistocélico; espinas neurales anteroposteriormente largas pero bajas; aumento en la neumatización del centro y los arcos neurales (particularmente en las dorsales anteriores); procesos transversos subtriangulares en contorno y ligeramente proyectados laterodorsalmente en las dorsales anteriores, mientras que en las posteriores migran a una posición lateral; desarrollo de láminas parapodiapofiseales, resultando (según la vértebra) en la división, parcial o total, de la fosa infradiapofiseal dorsal y ventral; parapófisis dorsoventralmente robustas y lateralmente proyectadas; láminas centrodiapofiseales transversalmente gruesas; prezigoapófisis proyectadas laterodorsalmente; lámina postzigoapofiseal engrosada; migración dorsal de las parápofisis, estando ubicadas en el centro en vértebras dorsales anteriores, mientras que en las posteriores migra al arco neural (Fig. 10).

Rasgos neumáticos. La vértebra dorsal 1 (D1) muestra un centro vertebral con un par de pleurocelos distintivos en la superficie lateral (Fig. 6.11 A). El anterior es mayor y profundo, mientras que el posterior es pequeño. La fosa infrapostzigapofiseal es amplia dorsoventralmente, y posee en su sector dorsal una excavación marcada que parece llevar internamente a una cavidad. En cambio, la fosa infraprezigapofiseal es amplia lateromedialmente, y se profundiza culminando en un foramen en forma de ranura. En el aspecto anterolateral del arco neural se puede observarel contorno del foramen laminopeduncular.

El centro de la vértebra dorsal 2 (D2) posee dos pleurocelos ubicados dorsalmente, donde el pleurocelo posterior tiene mayor tamaño (*ca.* 9 mm; Fig. 6.11 A).

La fosa infradiapofiseal es anteroposteriormente extensa con dos excavaciones redondeadas características: una dorsal y otra ventral. La depresión dorsal es somera y ciega, mientras que la ventral es más profunda y amplia en sentido anteroposterior; la última lleva internamente a la vértebra. La fosa infraprezigapofiseal está presente, y al igual que en la D1, esta fosa es angosta anteroposteriormente, pero es muy profunda con una abertura en forma de ranura. Un foramen circular (diámetro 5 mm) se encuentra perforando la superficie anteroventral de la diapófisis, en la porción proximal dorsal a la fosa infraprezigoapofiseal; sin embargo, no es tan notorio como el foramen que se encuentra en la vértebra dorsal 3.

En la vértebra dorsal 3 (D3), el centro presenta una excavación anteroposterior profunda que contiene ambos pleurocelos, ubicados dorsalmente. Como en la D2, también están ubicados anterior y posteriormente, aunque el posterior lo hace ligeramente más dorsal que el anterior. En cuanto al arco neural, la fosa infradiapofiseal es anteroposteriormente amplia y relativamente profunda, limitada por las láminas centrodiapofiseal anterior y posterior; además, contiene un foramen de gran tamaño (10 mm de diámetro) que lleva al interior del arco neural. En cuanto a la fosa infraprezigoapofiseal, la misma posee dos aperturas como en la D2, una anterior pequeña y ciega, y la posterior mayor y que conduce internamente al arco neural. Un rasgo notorio, es un conspicuo foramen (10 mm) que perfora la superficie anteroventral de la diapófisis (Fig. 6.11 B), dorsalmente a la fosa infraprezigoapofiseal; en la D2 el foramen está presente pero con un diámetro menor.

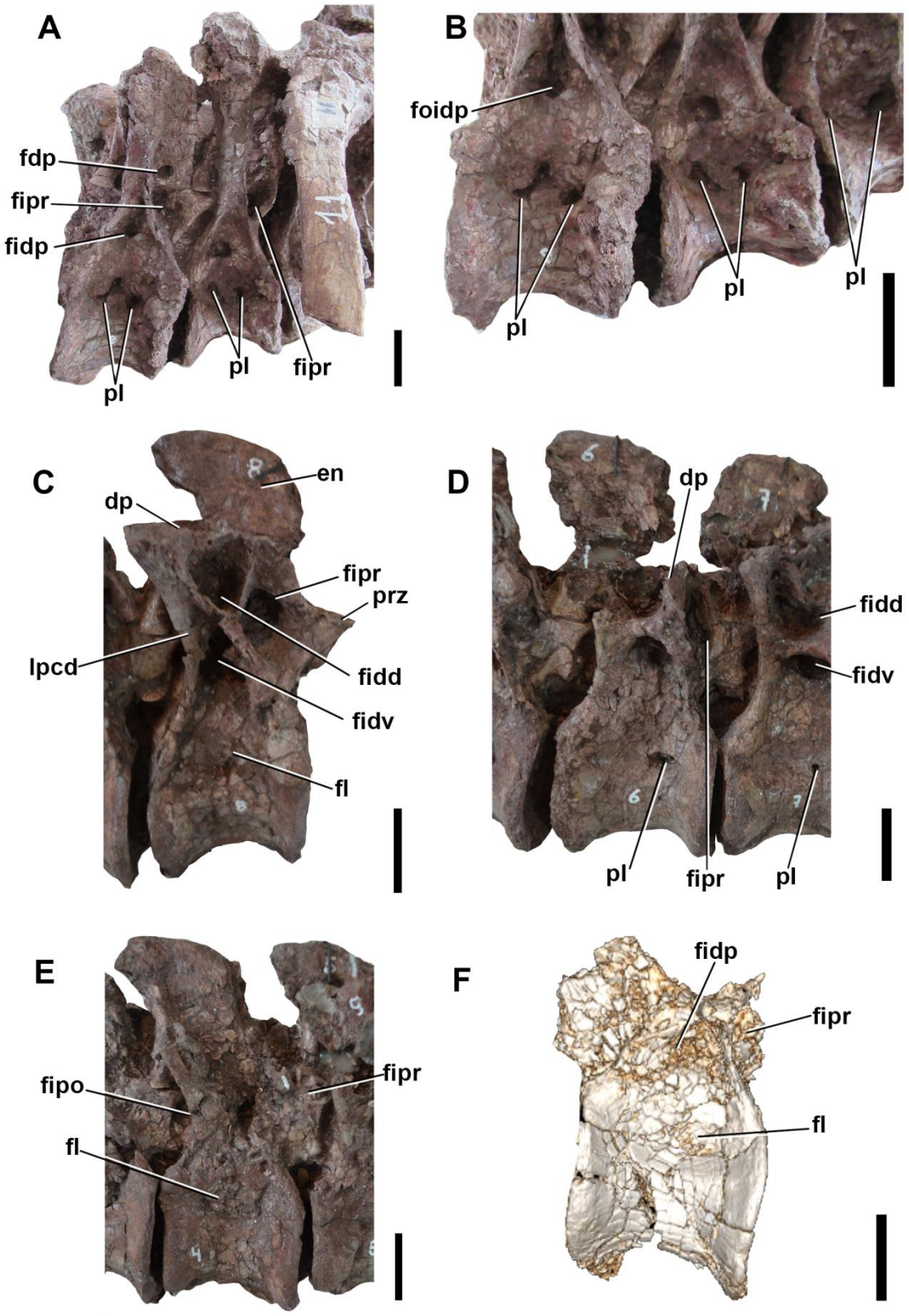

Figura 6.11. Vertebras dorsales de *Skorpiovenator bustingorryi*. (A) Vertebras proximales en vista lateral mostrando el par de pleurocelos (D1-D3); la D1 está parcialmente cubierta por la costilla dorsal. (B) Vista en detalle de los centros de las dorsales D1-D3. Vértebras (C) D4, (D)

D6, y (E) D8 en vista lateral. (F) Modelo tridimensional de vértebra D11 en vista lateral. Abreviaturas: **dp**, diapófisis; **fdp**, foramen de la diapófisis; **fidd**, fosa infradiapofiseal dorsal; **fido**, fosa infradiapofiseal; **fipo**, fosa infrapostzigoapofiseal; **fipr**, fosa infraprezigoapofiseal; **fidv**, fosa infradiapofiseal ventral; **fl**, fosa lateral; **foidp**, foramen de la fosa infradiapofiseal; **lpcd**, lámina centrodiapofiseal; **pl**, pleurocelo; **prz**, prezigoapófisis. Escala 5 cm.

La vértebra dorsal 4 (D4) se caracteriza por tener una concavidad lateral en el centro que presenta, sobre el sector central, un solo pleurocelo (Fig. 6.11 C). Este pleurocelo es elíptico, y más alto que largo (largo, 5 mm; alto, 9 mm). Respecto al arco neural, un rasgo distintivo de *Skorpiovenator*, es que la fosa infradiapofiseal se encuentra dividida en dos subfosas amplias, una dorsal y otra ventral; a diferencia de la D2 donde la excavación es indivisa. Ambas fosas están divididas por el desarrollo de una lámina marcada, la lámina parapodiapofiseal ventral, la cual se extiende posterodorsal a anteroventralmente (Fig. 6.11 C). La fosa infradiapofiseal dorsal es subtriangular en vista lateral, es muy profunda, y aloja en la zona ventral una apertura distintiva que lleva al interior del arco neural; además, está limitada anteriormente por la lámina parapodiapofiseal dorsal, la cual se extiende dorsoventralmente y es mucho menos extensa que su par ventral. Por otro lado, la fosa infradiapofiseal ventral, es notablemente más amplia y profunda que la dorsal, y está perforada por un foramen circular que se interna en el arco neural. Otra fosa característica, es la fosa infraprezigodiapofiseal, la cual es notablemente amplia (altura, 2 cm), muy profunda, y está limitada posteriormente por la lámina parapodiapofiseal dorsal. La fosa infraprezigodiapofiseal se interna en el arco neural, pero el relleno sedimentario impide determinar si posee alguna conexión con el interior del mismol. En cuanto a la fosa infrapostzigodiapofiseal, ésta es profunda y se extiende lateromedialmente. En vista anterior, la fosa preespinal es apenas visible por estar rellena con sedimento.

La vértebra dorsal 5 (D5) se caracteriza por un centro vertebral con un solo pleurocelo anteriormente ubicado, ovoide y relativamente pequeño (5 mm). La fosa lateral que contiene al foramen es somera. Al igual que la vértebra D4, la fosa infradiapofiseal está dividida en dos sub-fosas por la lámina paradiapofiseal ventral, la cual está mucho más engrosada transversalmente, respecto a la fina lámina vista en la D4. La fosa infradiapofiseal ventral es profunda, pero no es tan amplia como la presente en la vértebra precedente. En su porción dorsal, contiene un gran foramen que lleva

internamente. En cambio, la fosa infradiapofiseal dorsal es amplia anteroposteriormente y profunda, y está limitada por la fina lámina paradiapofiseal dorsal. Al igual que las vértebras precedentes, la fosa infraprezigoapofiseal está muy desarrollada, estando muy abierta dorsoventralmente (Fig. 6.11D). La presencia de relleno sedimentario no permite observar la existencia de algún foramen notorio que comunique con el interior.

La vértebra dorsal 6 (D6) posee solamente un pleurocelo ubicado en el sector anterior (Fig. 6.11D). Este pleurocelo es de gran tamaño (20 mm), es alargado anteroposteriormente, ovalado y se comunica con una cámara interna del centro; constituye el pleurocelo de mayor tamaño de todos los presentes en las vértebras dorsales. La fosa infradiapofiseal también está dividida en una dorsal y una ventral. La ventral es anteroposteriormente más corta y más somera que la presente en la vértebra D5. Mientras que la fosa infradiapofiseal dorsal, como en la D5, también constituye una excavación amplia y profunda. Sin embargo, el arco neural está severamente erosionado como para determinar la existencia de algún tipo de foramen interno. En cuanto a la fosa infraprezigoapofiseal, es profunda, aunque es relativamente menos extensa que la presente en la vértebra precedente.

La vértebra dorsal 7 (D7) presenta una excavación lateral en el centro, y anteriormente, una zona deprimida que debido a la erosión no fue posible determinar si corresponde a un pleurocelo. En esta vértebra, la fosa infradiapofiseal está parcialmente dividida por la lámina parapodiapofiseal ventral, a diferencia de las D4-D6 donde la división era completa. La fosa infradiapofiseal ventral es sigmoídea en contorno y es más pequeña que la presente en vértebras precedentes. La fosa infradiapofiseal dorsal es extensa dorsoventralmente, y aunque parece ser profunda, no se puede definir la extensión completa ya que el arco neural está muy mal preservado. La fosa infraprezigoapofiseal es anteroposteriormente corta pero profunda, y se interna en dirección posteromedial, hacia el interior de la diapófisis. La superficie posterolateral de la espina neural está rota y la estructura interna es de tipo camelada.

El centro vertebral de la dorsal 8 (D8) posee una excavación que se profundiza notablemente en el sector dorsal y no contiene ningún tipo de apertura (Fig. 6.11 E). En cuanto al arco neural, la fosa infraprezigopofiseal es anteroposteriormente extensa y es más somera que en las vértebras precedentes. Respecto a la fosa infradiapofiseal, solo está preservada la ventral, la cual es poco profunda aunque adquiere mayor profundidad

en el sector anterodorsal de la misma; cuando se la compara con vértebras anteriores, esta fosa es mucho más somera. El resto de la diapófisis está muy dañada, por lo que las fosas restantes no son identificables. El arco neural en ciertos sectores carece de la capa ósea externa, y como en la D7, puede observarse algunas camelas dispersas del tejido interno.

La vértebra dorsal 9 (D9) no presenta pleurocelos en el centro, pero sí se caracteriza por tener una excavación elongada y somera, similar a la presente en la D8. En cuanto al arco neural, solo se observa la fosa infraprezigoapofiseal, la cual también está poco excavada. Hay una tendencia de la fosa infraprezigoapofiseal a estar menos excavada en las vértebras dorsales posteriores, como fue observado en la D7 y D8. Respecto a otras estructuras neumáticas, no son reconocibles debido a que, tanto la diapófisis como el resto del arco neural, están fuertemente erosionados y deformados e impide observar qué tipo de organización interna tienen.

La vértebra dorsal 10 preserva el centro, mientras que el arco neural está representado por la diapófisis derecha y la espina neural. El centro vertebral está poco excavado lateralmente, ya que solo lo caracteriza una depresión somera ubicada en el sector dorsal; la fosa no aloja ningún tipo de forámenes. Respecto al arco neural, la fosa infradiapofiseal ventral presenta un ancho anteroposterior similar a la de las vértebras precedentes, pero es más somera. En cuanto a la fosa infraprezigoapofiseal, está parcialmente preservada, pero posee una excavación somera como en la D9. Las tomografías computadas indican que el arco neural posee estructura camerada, al menos en algunos sectores. Por un lado, la fosa preespinal se continúa internamente en una cámara que, aunque no es claro, parece conectarse con otra serie de cámaras que se encuentran en la espina neural. Estas cámaras de la espina neural son elongadas anteroposteriormente y se ubican una por encima de la otra. También, dorsalmente al canal neural, existen pocas cámaras de menor tamaño que las presentes en la espina neural o como aquella que conecta con la fosa preespinal. Las cámaras dorsales al canal neural se conectan externamente con la fosa infraprezigoapofiseal. Esto confirma la conexión de la fosa infraprezigoapofiseal con el interior del arco neural en las demás vértebras donde se observó este rasgo, y las cuales no fueron posible tomografiar.

La vértebra dorsal 11 (D11) está pobremente preservada estando limitada al centro y parte del arco neural, que incluye la diapófisis derecha y la espina neural (Fig.

6.11 F). Sin embargo, externamente posee características neumáticas idénticas a la D10, tales como: centro poco excavado y la presencia de una única depresión anteroposterior somera sin forámenes ni aberturas. La fosa infradiapofiseal ventral se caracteriza por ser más pequeña que en los anteriores elementos vertebrales. Las tomografías computadas muestran que la estructura general del arco neural es camerada, similarmente a lo que ocurre en la D10 (Fig. 6.12). Por ejemplo, dorsal al arco neural, fueron observadas algunas cámaras "apiladas" y poco extensas; la región proximal de la diapófisis también muestra algunas cámaras interconectadas. Algo particular que caracteriza el centro vertebral, es la presencia de una cavidad en el sector anterolateral, pero no existe ningún tipo de abertura o pleurocelo que indique su contacto con el exterior; no obstante, está separada del exterior por una pared muy fina. Es probable que tal cavidad sea producto de la meteorización.

La vértebras dorsales 12 y 13 están muy mal preservadas, por lo que no fue posible observar rasgos neumáticos. Los elementos de la región sacra no fueron caracterizados ya que se encuentran muy erosionados y con relleno sedimentario. Solo se observaron los centros de las vértebras sacras posteriores, los cuales carecen de cualquier tipo de correlato neumático.

Finalmente, las vértebras caudales proximales carecen de rasgos neumáticos. El centro vertebral es completamente liso y el arco neural está desprovisto de estructuras complejas o láminas. Las tomografías computadas realizadas en dos vértebras caudales anteriores demuestran la ausencia de cavidades. Por ejemplo, la fosa preespinal aunque profunda, no conduce a ningún sistema interno de cámaras. El tejido interno de estas vértebras parece componerse de trabéculas pequeñas y algunos sectores, que aparentan ser cavidades, en realidad corresponden a fracturas por deformación. No obstante, la resolución de las tomografías no alcanza para determinar con mayor detalle los rasgos y distribución del tejido trabecular.

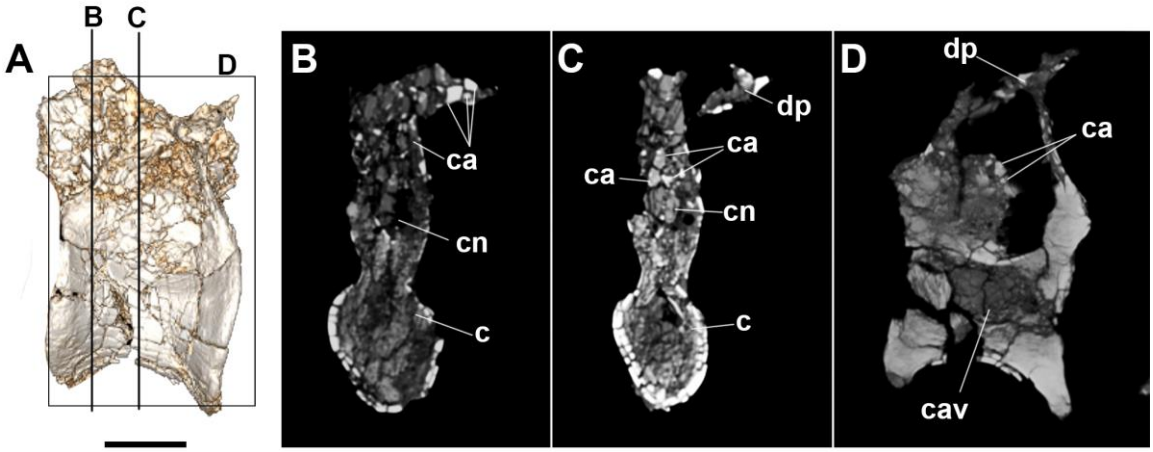

Figura 6.12. Vértebra dorsal D11 DE *Skorpiovenator bustingorryi* mostrando la estructura interna: (A) modelo tridimensional de la vértebra mostrando los sitios de los cortes (B-D). (B) y (C) Cortes coronales. (D) Corte sagital en cortes coronales. Abreviaturas: **c**, centro; **ca**, cámara; **cav**, cavidad del centro; **cn** canal neural; **dp**, diapófisis. Escala 5 cm.

Costillas cervicales

Características generales. Se encuentran preservadas todas las costillas, incluyendo las costillas atlantales. Las costillas cervicales se caracterizan por tener un sector proximal y distal bien definidos (Fig. 6.13 A, B). El sector proximal está expandido dorsoventralmente, el cual se va ampliando a lo largo de la serie cervical. En la costilla C6, el tubérculo y capítulo están bien definidos, incluyendo el desarrollo de la lámina capitulotubercular. En las costillas C1-C5 no hay bifurcación distal. A partir de la costilla C6, la diáfisis se bifurca en dos porciones: el proceso dorsolateral y el proceso estiliforme fino e hiperelongado, el cual se extiende cubriendo varias vértebras sucesivas (Fig. 6.10).

Rasgos neumáticos. Las costillas cervicales 1-4 son aneumáticas. En cuanto a la costilla cervical 5, una excavación pequeña y somera caracteriza la zona comprendida entre el capítulo y el tubérculo, pero carece de forámenes o aperturas.

En la costilla cervical 6 se observa el primer rasgo claro de neumaticidad. En el sector proximal de la costilla, entre el capítulo y el tubérculo existe una depresión profunda y subcircular, que se divide internamente en 2 excavaciones separadas mediante un septo poco marcado (Fig. 6.13 A). No se determinó si estas excavaciones se internan en el cuerpo de la costilla. El proceso anterolateral aparentemente no está

neumatizado. En cambio, el capítulo está roto y muestra una cavidad interna bordeada por tejido cortical grueso; no es evidente si la cavidad se continúa internamente con la excavación central.

La costilla cervical 7 posee una excavación profunda observable en vista medial; esta excavación es elíptica, se encuentra limitada posteriormente por una cresta baja, y los límites dorsal y ventral están dados por el capítulo y el proceso anterolateral (Fig. 6.13B); mientras que anteriormente, está limitada por una pared ósea. El capítulo también está roto y evidencia una cavidad interna de paredes gruesas. No se observa si ambas cavidades se conectan entre sí internamente. Ventralmente, el proceso anterolateral posee una excavación redondeada y somera, que contiene una abertura producida por la erosión; no obstante esta abertura deja en evidencia la presencia de la cavidad interna.

La costilla cervical 8 se encuentra en articulación con la vértebra y está parcialmente rellena de sedimento. Una fosa relativamente profunda caracteriza la superficie posterior, comprendida entre el capítulo y el proceso anterolateral; además posee una tabique óseo que la delimita posteroventralmente. Sin embargo, no se puede determinar si la fosa lleva al interior de la costilla.

En la costilla cervical 9, el tamaño general es notablemente mayor al de las costillas precedentes y se observa que el espacio comprendido entre capitulo y proceso anterolateral es mucho mayor, mientras que la fosa posterior es mucho más amplia y somera. La costilla cervical 10 está muy mal preservada, y carece de rasgos para describir.

Costillas dorsales

Características generales. El rasgo principal es que el sector proximal se caracteriza por tener un capítulo y tubérculo bien marcados; mientras que el sector distal se encuentra solo la diáfisis costal (Fig. 6.13 C, G). Entre capítulo y tubérculo se dispone una lámina de hueso transversalmente fina, llamada lámina capitulotubercular. La separación de tubérculo y capítulo es amplia en costillas anteriores, y la distancia se acorta en elementos más posteriores. Además, la diáfisis de las costillas anteriores posee una curvatura lateromedial suave; mientras que en elementos posteriores se tornan fuertemente curvos lateromedialmente.

Rasgos neumáticos. La costilla dorsal 1, aunque bien preservada no posee ningún rasgo neumático. Sin embargo, la costilla dorsal 2 presenta varios rasgos para remarcar. La

zona proximoanterior de la lámina capitulotubercular se caracteriza por una excavación amplia y somera. Al no poseer forámenes asociados es difícil determinar si se trata de una estructura neumática. Por otro lado, en la superficie posterior de la lámina capituloturbercular se distingue una depresión somera y relativamente amplia (diámetro 1 cm), de forma subtriangular, limitada por una cresta ventral baja (Fig. 6.13D). El interior de la misma esta relleno con matriz sedimentaria, pero al profundizarse indicaría que se trata de un rasgo neumático.

La costilla dorsal 3 posee en la superficie anterior de la lámina capitulotubercular, una excavación pequeña y somera, si se la compara con la excavación presente en la costilla D3. Por otro lado, la superficie posterior de la lámina capitulotubercular está caracterizada por una excavación profunda, limitada ventralmente por una cresta (Fig. 6.13C). Esta depresión se interna ventralmente a esta cresta, en la cual, se observa un foramen pequeño y elíptico que se interna distalmente en la diáfisis costal.

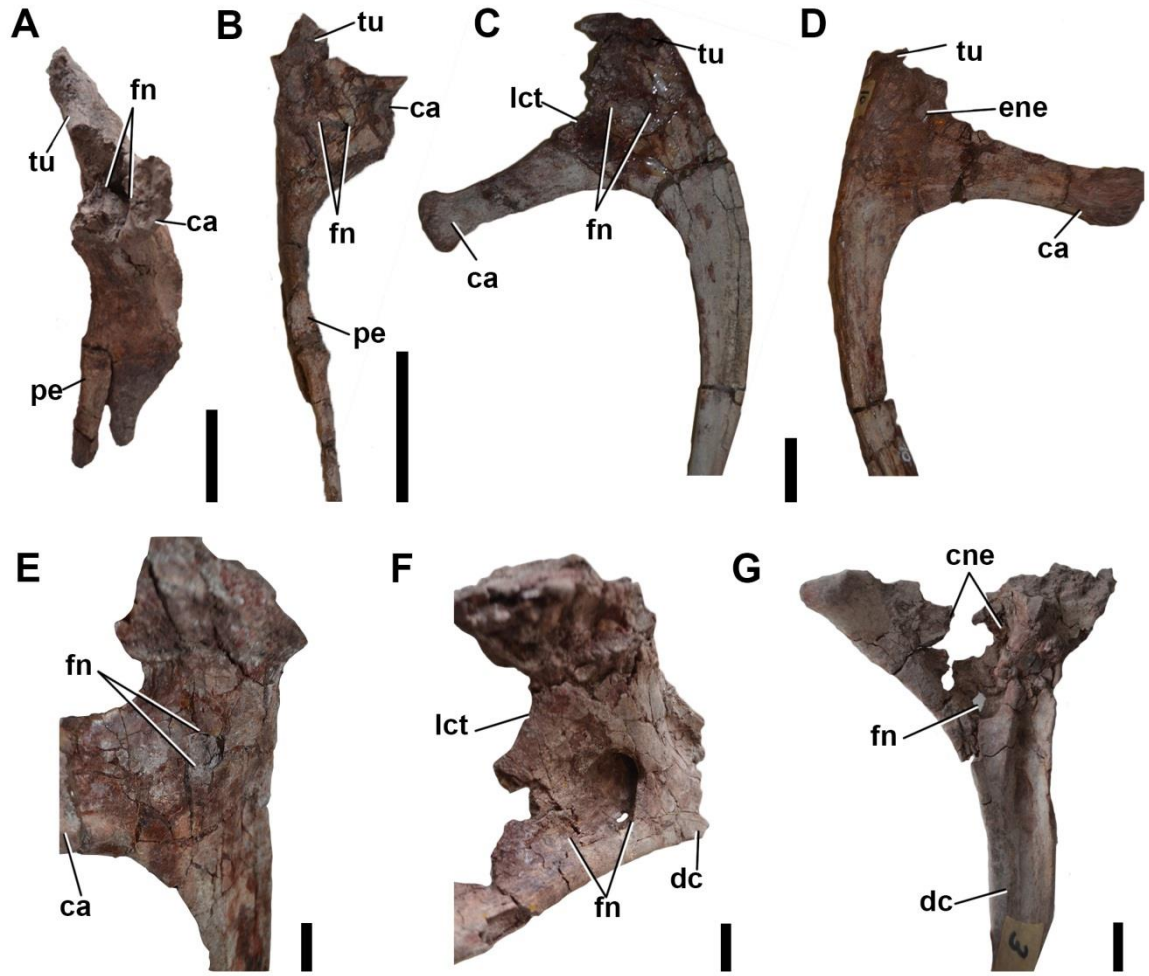

Figura 6.13. Correlatos neumáticos en las costillas de *Skorpiovenator bustingorryi*. Costillas cervicales (A) C6 en vista medial y (B) C7 en vista anterior. Costillas dorsales (C) D3 en vista posterior y (D) D2 en vista anterior. Detalles de la neumaticidad de las costillas dorsales: (E) D4 en vista posterior, (F) D6 en vista posteroproximal, y (G) D9 en vista posterior. **Abreviaturas**: **ca**, capítulo; **cne**, cavidad neumática; **dc**, diáfisis costal; **ene**, excavación neumática; **fn**, foramen neumático; **lct**, lamina capitulotubercular; **pe**, proceso estiliforme; **tu**, tubérculo. Escala 5 cm (A-D) y 2 cm (E-G).

La costilla dorsal 4 posee también una fosa muy somera en la superficie anterior de la lámina capitulotubercular. Esta fosa muestra una excavación circular y pequeña en el sector distal, aunque carece de forámenes o aperturas evidentes. Por otro lado, la superficie posterior de la lámina, posee una depresión elíptica ubicada en la región central la cual contiene dos forámenes (Fig. 6.13E): un foramen anterior que se comunica con el interior del tubérculo, y otro foramen, ventral y más pequeño, que se interna en la diáfisis costal.

A partir de la costilla dorsal 5 no hay excavaciones en la superficie anterior. Sin embargo, en la superficie posterior de la lámina capitulotubercular, las excavaciones neumáticas son mayores que en las costillas dorsales anteriores. La excavación es amplia, relativamente profunda, y adquiere forma de escotadura distalmente. Esta excavación se profundiza distalmente, pero no se observó la existencia de un foramen debido a relleno sedimentario. En algunas zonas del tubérculo y el capítulo, el tejido cortical está roto mostrando la presencia de varias cámaras que caracterizan la organización interna.

La costilla dorsal 6 está completa pero están rotos el extremo proximal y la diáfisis costal. En la superficie posterior de la lámina capitulotubercular, la excavación neumática es muy amplia (ancho 3 cm), de contorno subcuadrangular, muy profunda y limitada distalmente por la lámina de la costilla (Fig. 6.13F). La excavación se interna lateralmente en la diáfisis de la costilla y dorsalmente en proximidades del tubérculo. Por otro lado, la superficie externa del tubérculo está rota, develando que la estructura interna es camerada.

Respecto a la costilla dorsal 7, la misma está mal preservada, quedando solo la zona proximal de la lámina capitulotubercular y parte de la diáfisis costal. En el sector preservado de la lámina, la superficie posterior posee una amplia excavación neumática que se interna en la costilla, como en las costillas dorsales previas. En cuanto a la

costilla dorsal 8, la misma está dañada, y no puede determinarse ningún tipo de correlato neumático.

En la costilla dorsal 9, la excavación posterior de la lámina capitulotubercular es más pequeña, cuando se la compara con la fosa amplia presente en costillas anteriores. Dicha excavación está parcialmente rota y continúa hacia el tubérculo, en el cual, la superficie interna está parcialmente expuesta y es camerada (Fig. 6.13G). Distalmente a la fosa de la lámina capitulotubercular, en la zona proximal de la diáfisis costal, se encuentra una excavación elíptica y ciega, que no tiene mayores rasgos.

Las costillas dorsales 10 y 11 preservan el sector proximal, el cual no muestra ningún tipo de depresiones visibles o correlatos de carácter neumático. Mientras que las costillas dorsales 12 y 13 no están preservadas. En cuanto a las costillas sacras, las mismas están muy erosionadas y rellenas con matriz sedimentaria, impidiendo su caracterización.

DISCUSIÓN

NEUMATICIDAD CRANEANA DE *SKORPIOVENATOR* Y DISTRIBUCIÓN EN ABELISAURIDAE Y OTROS TERÓPODOS

Históricamente, las descripciones de la neumatización craneana en terópodos estuvieron enfocadas en los conspicuos recesos del neurocráneo y la fenestra anteorbital, pero con el avance y el uso de tomografías computadas así como con nuevas y detalladas descripciones, se logró un incremento en el conocimiento y diversidad de caracteres neumáticos. Esto llevó a que la neumaticidad ya no fuera considerada solo en relación al neurocráneo y la cavidad anteorbital, sino también a otros elementos del dermatocráneo, paladar e incluso las mandíbulas (Witmer, 1997a,b; Witmer y Ridgely, 2008; Kundrat y Janáček, 2007; Dufeau, 2011; Tahara y Larsson, 2011; Leone Gold et al., 2013).

En cuanto a *Skorpiovenator*, el cráneo posee varios rasgos neumáticos que caracterizan elementos del dermatocráneo y el neurocráneo. Los mismos constituyen correlatos para inferir la neumatización producida por los senos paranasales y paratimpánicos, así como sus divertículos subsidiarios. Además, algunas excavaciones del neurocráneo también indicarían la acción de los sacos aéreos cervicales anteriores.

Incidencia de los senos aéreos paranasales

En *Skorpiovenator* la neumaticidad causada por estos senos aéreos está restringida al maxilar y lacrimal.

Maxilar y receso maxilar

El rasgo externo más notable del maxilar de *Skorpiovenator* es la fosa anteorbital (confinada a la rama ascendente) y la fenestra promaxilar (localizada en la esquina anteroventral de la fenestra anteorbital). Como se observó en las tomografías computadas, la fenestra promaxilar se interna en una cavidad globosa y relativamente pequeña, el receso promaxilar. Este receso habría alojado en vida a un divertículo proveniente del seno paranasal, el divertículo promaxilar. *Skorpiovenator* comparte con los demás abelisáuridos varios rasgos como la fosa anteorbital anteroposteriormente corta, la fenestra promaxilar en forma de ranura y parcialmente oculta en vista lateral (Novas, 1997), y el receso promaxilar globoso y pequeño (Witmer y Ridgely, 2008). Esto se observa en varios taxones representativos tales como *Carnotaurus* (MACN-CH 894), *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007), *Rugops* (Sereno et al., 2004), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv-294), y *Spectrovenator* (Zaher et al., 2020).

Sin embargo, algunos detalles parecen indicar que ciertos aspectos de la neumatización en el maxilar son variables. Por un lado, la extensión de la fosa anteorbital: en la vasta mayoría de abelisáuridos, la fosa anteorbital está limitada a la rama ascendente siendo una excavación corta y relativamente somera. Sin embargo, en algunos ejemplos la fosa se extiende sobre la porción dorsal del cuerpo maxilar conformando la denominada "fosa anteorbital lateral" (*sensu* Hendrickx y Mateus, 2014). Esto sucede en *Tralkasaurus* (Cerroni et al., 2020c) y algunos maxilares de abelisáuridos innominados de Patagonia e India (UNPSJB-PV247, Lamanna et al., 2002; GSI K27/538, Novas et al., 2004). Por otro lado, la fosa anteorbital puede contener excavaciones accesorias, o sub-fosas, como ocurre en *Carnotaurus* (MACN-CH 894), el cual posee algunas excavaciones dorsales a la fenestra promaxilar. Estas diferencias podrían estar reflejando una incidencia diferencial de los senos paranasales en la neumatización en un mismo elemento, como lo es el maxilar. Cabe recalcar que ceratosaurios no-abelisáuridos, como noasáuridos (e.g., *Masiakasaurus*, *Noasaurus*) y *Ceratosaurus*, poseen una fosa anteorbital notablemente extensa sobre el cuerpo del maxilar, un carácter plesiomórfico entre los terópodos (Carrano et al., 2002; Carrano y

Sampson, 2008). Esto podría traducirse en términos de un menor desarrollo de la neumatización maxilar en abelisáuridos, dado que la fosa está menos extendida que en terópodos más basales.

Particularmente, abelisáuridos y noasáuridos solo poseen una fenestra promaxilar, a diferencia de lo que ocurre en la mayoría de los tetanuros donde el maxilar muestra dos aberturas (las fenestras promaxilar y maxilar) indicando la separación de dos divertículos paranasales contenidos en un receso promaxilar y otro maxilar (Witmer, 1997a). Ambos recesos son cavidades notablemente voluminosas en diferentes tetanuros no avianos (e.g. allosauroideos basales, tiranosauroideos; Canale et al., 2014), y en particular, en tiranosauroideos el receso promaxilar es una cavidad marcadamente expandida ya que gran parte del proceso ascendente del maxilar se encuentra neumatizado (Witmer y Ridgely, 2008; Leone Gold et al., 2013). Esta condición se diferencia notablemente del pequeño receso promaxilar presente en terópodos abelisáuridos, el cual indica una invasión limitada por parte de los senos paranasales.

Lacrimal y receso lacrimal

Respecto a este elemento en *Skorpiovenator*, la fosa que se ubica anteriormente a la cresta media, tendría un origen neumático por parte de los senos paranasales. Otros abelisáuridos también poseen esta fosa, la cual además tiene otros rasgos neumáticos: por ejemplo, en *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Majungasaurus* (MACN-CH 19774) se observó que la fosa anterior contiene algunas excavaciones accesorias o subfosas pequeñas. Especialmente, en *Carnotaurus* una de estas fosas está perforada por un foramen que conecta, mediante un canal, con el conducto nasolacrimal (Cerroni et al., 2020b), lo que llevó a los autores a inferir que una de las posibles fuentes de origen de este foramen sería un divertículo paranasal que penetró el lacrimal invadiendo un canal vascular previamente formado. Sin embargo, la preservación de esta fosa en el lacrimal de *Skorpiovenator* no permite determinar la presencia de otros correlatos neumáticos como aquellos mencionados en *Carnotaurus* y *Majungasaurus*.

Si bien los rasgos externos pueden ser indicativos de neumaticidad, el más decisivo está evidenciado por las tomografías computadas. En *Skorpiovenator*, dos cámaras en conexión caracterizan el interior de la rama dorsal del lacrimal, las cuales además, tienen conexión con la cavidad anteorbital mediante un foramen neumático de

gran tamaño ubicado anteriormente; forámen también denominado “fenestra lacrimal” (Rauhut, 2003). Dichas cámaras neumáticas forman el receso lacrimal y habrían alojado un divertículo lacrimal derivado de los senos paranasales. Lamentablemente, en las tomografías no se alcanza a visualizar si el receso lacrimal tiene conexión con la órbita y los frontales. Previamente, la presencia de recesos lacrimales conspicuos fueron detallados en los abelisáuridos *Majungasaurus* y *Carnotaurus* (Sampson y Witmer, 2007; Cerroni et al., 2020b): en el primer taxón está formado por múltiples cámaras pequeñas separadas por septos delgados, mientras que en el segundo el receso lacrimal se caracteriza por dos cavidades (una notablemente mayor que la otra). En ambos taxones, el receso lacrimal tiene conexión mediante pequeños canales con la órbita y parcialmente el frontal. Por ende, a pesar que no fue posible confirmar la conexión del receso lacrimal de *Skorpiovenator* con otras regiones del cráneo, sí suma más evidencia respecto a la extensa neumatización de los senos paranasales en abelisáuridos; así como también las diferencias que se observan en otros terópodos no avianos en los que se conoce el interior del lacrimal, sea por tomografías o por roturas de la superficie cortical. Otros ceratosaurios en los que se ha descripto el receso lacrimal, además de *Carnotaurus* y *Majungasaurus*, son *Ceratosaurus* y *Masiakasaurus* (Madsen y Welles, 2000; Carrano et al., 2011), en los cuales el receso está formado por una sola cámara. Respecto a terópodos tetanuros, esta cavidad es bien conocida en allosauroideos y tiranosauroideos (e.g., *Alioramus*, *Tyrannosaurus*). En *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus* Stovall y Langston, 1950, *Sinraptor* y *Tyrannosaurus* el receso también está formado por varias cámaras interconectadas y separadas por tabiques óseos, en la rama horizontal del lacrimal (Currie y Zhao, 1993; Sampson y Witmer, 2007; Leone Gold et al., 2013). Sin embargo, *Alioramus* posee una cámara única y simple formando el receso lacrimal, quizás, indicando una condición plesiomórfica (Leone Gold et al., 2013). Resulta intersante notar que ciertos celurosaurios maniraptoriformes, como ornitomímidos (*Ornithomimus*) y oviraptóridos (*Conchoraptor* Barsbold 1986), también poseen un receso lacrimal único y simple (Kundrat y Janáček, 2007; Tahara y Larsson, 2011).

Finalmente, otro punto interesante concierne a la presencia de un divertículo suborbital. Witmer y Ridgely (2008) infirieron la presencia de este divertículo en varios terópodos como *Majungasaurus, Allosaurus*, y *Tyrannosaurus*, el cual sería una extensión posterior del seno paranasal que habría alcanzado la zona inmediatamente

ventral al ojo, como sucede en aves actuales. En este último grupo, el divertículo alcanza el espacio suborbital, rodea ventralmente la orbita y se intercala con la musculatura adductora, pero sin dejar ningún correlato (Witmer 1997a,b). Así, Witmer y Ridgely (2008) afirmaron que, aunque no es un correlato conclusivo, la superficie posterior del lacrimal de *Majungasaurus* está caracterizada por una fosa somera la cual es perforada por algunos forámenes provenientes del receso lacrimal. Algo similar ocurre en *Carnotaurus*, ya que está demostrado que el receso lacrimal alcanza la órbita mediante varios forámenes neumáticos (Cerroni et al., 2020b). En cuanto a la superficie orbital del lacrimal de *Skorpiovenator*, también se caracteriza por una excavación somera, pero no fueron identificados forámenes debido a la preservación general de la superficie. No obstante, tanto la presencia de esta fosa como el espacio suborbital presente, podrían indicar la posibilidad del divertículo suborbital invadiendo esta región como fue hipotetizado para otros terópodos no avianos (Witmer y Ridgely, 2008).

Nasales y canales internos

Los nasales de *Skorpiovenator* son excepcionales debido a que internamente poseen un canal que se conecta mediante canales cortos con los forámenes de la superficie externa, como mostraron las tomografías computadas (Fig. 6.6). Tal sistema de canales ha sido interpretado como correlato de una red neurovascular, asociado a las venas laterales nasales y al nervio trigémino, y no como resultado de la invasión de divertículos neumáticos (Holliday, 2009; ver Cerroni et al., 2020b). No obstante, es incierto si los senos paranasales habrían dejado algún tipo de excavación sobre la superficie ventral, ya que la misma está gravemente destruida, imposibilitando su determinación. Este planteo es interesante debido a que otros abelisáuridos sí presentan rasgos neumáticos. Por ejemplo, en *Majungasaurus*, uno de los rasgos más distintivos del cráneo, es el extenso y amplio receso nasal que tiene origen en grandes forámenes en la superficie lateroventral (Sampson et al., 1998). Por otro lado, los nasales de *Carnotaurus* (MACN-CH 894) no están neumatizados, pero presentan unas pequeñas excavaciones someras y ciegas en la superficie lateroventral, evidenciando quizás cierta ocurrencia del sistema paranasal. Por otro lado, otros abelisáuridos como *Abelisaurus* (MPCA 11908) y *Rugops* (Sereno et al., 2004), no presentan evidencia de neumaticidad paranasal.

La información aquí detallada indicaría que, en general, los nasales de los abelisáuridos carecen de una neumatización desarrollada, la cual puede estar ausente o reducida a algunas excavaciones. Una excepción la constituye *Majungasaurus* cuyos nasales están fusionados y poseen un gran receso nasal que se extiende a lo largo de estos elementos (Sampson et al., 1998). Esto también es de interés ya que varios neoterópodos como *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Monolophosaurus* y *Mapusaurus* presentan numerosos forámenes neumáticos que llevan a cavidades internas del nasal (Currie y Zhao, 1993; Zhao y Currie, 1993; Coria y Currie, 2006; Sampson y Witmer, 2007).

Incidencia del seno paratimpánico y del seno faríngeo medio

Estos dos sistemas de sacos aéreos son los responsables de la neumatización de gran parte de la región del oído, estando directamente relacionados con evaginaciones del saco del oído medio (i.e., paredes laterales del neurocráneo); mientras que otras zonas resultarían de la neumatización del seno faríngeo medio (e.g., aspecto ventral del basicráneo) y quizás los sacos áereos cervicales anteriores (e.g., recesos paracondilares) (Witmer, 1997a,b).

Neurocráneo

El neurocráneo de los abelisáuridos ha sido tratado históricamente como una región anatómica mayormente aneumática (Allain, 2002; Coria y Currie, 2002; Rauhut, 2003). Sin embargo, a partir de numerosos estudios sucesivos en años recientes, varios autores han demostrado que el neurocráneo es una región frecuentemente neumatizada, a menudo, con cavidades y excavaciones conspicuas (Sampson y Witmer, 2007; Paulina-Carabajal 2011a,b; Tortosa et al., 2013). En este sentido, el cráneo de *Skorpiovenator* presenta varios recesos característicos en el neurocráneo, principalmente en el basiesfenoides.

El basiesfenoides de *Skorpiovenator* está caracterizado por el receso basiesfenoidal y el receso lateral timpánico, mientras que el receso subselar no está preservado. El receso basiesfenoidal es muy similar al presente en otros abelisáuridos, incluyendo la apertura amplia y en forma de gota en vista ventral (Fig. 6.7), así como la extensión interna del mismo. Este constituye un receso voluminoso y profundo que alcanza el cuello del cóndilo occipital, una condición presente en algunos abelisáuridos como *Ilokelesia* (MCF-PVPH 35), *Ekrixinatosaurus* (MUCPv-294), *Carnotaurus* (Cerroni y Paulina-Carabajal, 2019) y *Abelisaurus* (Paulina-Carabajal, 2011b). Dado

que el receso basiesfenoidal corresponde probablemente a la invasión por parte del seno faríngeo medio (Dufeau, 2011), la información aportada por *Skorpiovenator* así como la de aquellos abelisáuridos con el mismo rasgo, indicaría un mayor desarrollo del divertículo proveniente del seno de origen. Por otro lado, la superficie lateral del basiesfenoides de *Skorpiovenator* se caracteriza por el receso lateral timpánico de origen paratimpánico yconstituye una excavación pequeña y somera, la cual no presenta variaciones morfológicas con otros abelisáuridos.

Otro elemento del neurocráneo que muestra correlatos neumáticos es el basioccipital. Este hueso en *Skorpiovenator* está pobremente neumatizado, debido a las excavaciones ciegas y someras formadas por los recesos paracondilares y el subcondilar, los cuales se ubican lateral y ventralmente al cóndilo occipital, respectivamente. Estos recesos también poseen poca variación en otros abelisáuridos, donde únicamente varía el grado de profundidad de la excavación. No obstante, la evidencia indica que los recesos paracondilares y subcondilar de *Majungasaurus* y *Arcovenator* son más profundos que en formas sudamericanas como *Carnotaurus* y *Abelisaurus* (Tortosa et al., 2013). En este sentido, *Skorpiovenator* se asemeja también a las formas sudamericanas.

En cuanto al origen de los recesos paracondilares y el subcondilar es aún motivo de debate, ya que se los ha interpretado como producto de un divertículo posterior de los senos paratimpánicos, o también, como una extensión anterior de los sacos aéreos cervicales (Witmer, 1997a,b; Rauhut, 2004; Witmer y Ridgely, 2008; Dufeau, 2011). Sampson y Witmer (2007) reportaron en *Majungasaurus* una conexión entre el receso subcondilar y el receso lateral timpánico, y plantearon que un divertículo derivado del seno paratimpánico podría haber alcanzado la superficie posterior del basioccipital. Sin embargo, en *Skorpiovenator*, no es posible apreciar en las tomografías si ambos recesos se comunican entre sí y es incierta la fuente de neumatización en el aspecto posterior del basioccipital.

Cuadrado

El sistema paratimpánico también habría afectado al cuadrado. En *Skorpiovenator* este elemento carece de forámenes o cavidades conspicuas, pero sí muestra una amplia y profunda fosa que caracteriza la superficie medial de la rama pterigoidea. Fosas similares se encuentran en el cuadrado de *Majungasaurus* (Sampson

y Witmer, 2007), *Carnotaurus* (MACN-CH 894) y *Abelisaurus* (MPCA 11098). No obstante, numerosos terópodos no avianos se caracterizan por una fosa medial, de menor o mayor profundidad, sobre la rama pterigoidea como ocurre en *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000), allosauroideos (*Sinraptor*, Currie y Zhao, 1993; *Giganotosaurus*, MUCPv-CH-1) y megalosáuridos (*Eustreptospondylus* Walker 1964, ver Hendrickx et al., 2015 para una revisión de este carácter).

Asimismo, la fosa medial de la rama pterigoidea ha sido indicada previamente como correlato de una invasión posterior de los senos paratimpánicos (Sampson y Witmer 2007; Witmer y Ridgely, 2008). Como indicó Witmer (1997a,b), la neumaticidad del cuadrado en diferentes grupos de terópodos tendría sentido debido a que, tanto el cuadrado como el saco del oído medio (desde el cual se originan los senos paratimpánicos), tienen el mismo origen embriológico en el primer arco faríngeo, por lo cual existiría correspondencia topográfica. No obstante, en los abelisáuridos la neumaticidad del cuadrado sería solo externa, ya que este grupo carece de cualquier cavidad o cámaras internas, incluso carecen del foramen del cuadrado, el cual está típicamente presente en otros grupos de terópodos (Carrano y Sampson, 2008). Por contraste, diferentes grupos de celurosaurios adquieren un alto grado de neumatización, donde el receso interno del cuadrado está formado por muchas cámaras interconectadas que se comunican con el exterior mediante el foramen del cuadrado (Sereno et al., 2008; Leone Gold et al., 2013).

Escamoso

El origen de la fosa lateral del escamoso es motivo de discusión, debido a que la excavación es ciega. Si la misma tuviera un origen neumático la hipótesis más parsimoniosa sería que la fuente de neumatización proviniera de un divertículo del seno paratimpánico. La neumaticidad del escamoso está presente en pocos grupos de terópodos celurosaurios (e.g., tiranosáuridos, ornitomimosaurios; Leone Gold et al., 2013), y se caracteriza por cavidades neumáticas que se desarrollan extensamente en el interior del hueso con un origen, presumiblemente, de los senos paratimpánicos. Por ende, la excavación lateral del escamoso de *Skorpiovenator* no constituye un indicador marcado de neumaticidad, ya que no está asociado a ninguna cavidad y además se orienta lateralmente. Una posibilidad alternativa es que esta fosa lateral sea el sitio de

origen de algún paquete de la musculatura adductora, tema que excede el objetivo de esta tesis.

Cavidades enigmáticas del articular

Un rasgo inusual revelado por las tomografías de *Skorpiovenator* es la presencia de unas pequeñas cavidades en el cuerpo del articular. Lamentablemente, estas cavidades no tienen conexión con la superficie externa. Esto último plantea un problema al momento de determinar si poseen un origen neumático o no. La neumaticidad en el articular es exclusiva de celurosaurios, como *Bicentenaria* (MPCA 865; Aranciaga-Rolando et al., 2019), tiranosáuridos (Witmer y Ridgely, 2008), ornitomimosaurios (Tahara y Larsson, 2011), y Neornithes (Witmer, 1997a,b). Sin embargo, en terópodos ceratosaurios no ha sido reportado ningún tipo de estructuras neumáticas o recesos en el articular.

Es interesante remarcar que el receso articular del celurosaurio *Ornithomimus* está aislado y aparenta no tener conexión con el seno que le dio origen, y como argumentaron Tahara y Larsson (2011), quizás se obliteró durante la ontogenia del individuo. Por otro lado, Witmer (1997b) interpretó que la neumatización del cuadrado y el articular en varios celurosaurios tendrían el mismo origen, debido a la cercanía topográfica con los senos paratimpánicos. Esto lleva a pensar que aunque en *Skorpiovenator* las cavidades del articular no tienen conexión externa u otros rasgos asociados a neumatización (forámenes, fosas), no se descarta que tuvieran un origen neumático; no obstante, hay que tener en cuenta que el cuadrado no posee neumatización interna. Por otro lado, cabe destacar que son muy pocos los abelisáuridos en los que el hueso articular ha sido sometido a tomografías, por lo que hace falta recopilar más información relacionada con la estructura interna de este elemento. Asimismo, no se descarta que tales cavidades tengan también un origen neurovascular ya que el articular habría alojado arterias y extensiones del nervio trigémino (Holliday, 2009).

Consideraciones finales de la neumaticidad craneana de Abelisauridae

Skorpiovenator presenta numerosos rasgos neumáticos como producto de la invasión de los senos paranasales, paratimpánicos y faríngeo medio. No obstante, si se compara *Skorpiovenator* con los pocos abelisáuridos en los que se conoce extensivamente la neumaticidad, se observa que no habrían tenido un gran desarrollo de los senos paranasales. Aunque exhibe neumaticidad en el maxilar y el lacrimal, otros

elementos carecen de ella. Por un lado, los canales presentes en los nasales (que a su vez conectan con los forámenes dorsales) tendrían un origen neurovascular; mientras que por otro, los frontales carecen de evidencia de cavidades. Estos rasgos particulares contrastan con otros abelisáuridos, como *Majungasaurus* y *Carnotaurus*, donde la neumatización se haya relativamente más desarrollada en estos huesos (Sampson y Witmer, 2007; Cerroni et al., 2020a).

Majungasaurus constituye un ejemplo claramente excepcional por poseer múltiples divertículos derivados de los senos paranasales, incluyendo el que forma el amplio receso nasal (Sampson y Witmer, 2007; Witmer y Ridgely, 2008). Por otro lado, *Carnotaurus* posee un grado intermedio de neumatización ya que, aunque carece de recesos nasales, comparte algunos de los atributos neumáticos de *Skorpiovenator* y *Majungasaurus*, como la presencia del receso promaxilar y lacrimal (Cerroni et al., 2020b). Asimismo, *Majungasaurus* y *Carnotaurus* presentan, con diferente grado de desarrollo, unos característicos recesos frontales que habrían sido formados por divertículos derivados de los senos paranasales. Esto es interesante ya que *Skorpiovenator* no presenta ningún tipo de cavidades o cámaras internas en los frontales, evidenciando quizás, una condición plesiomórfica. No obstante, esta afirmación no es conclusiva debido a que el ceratosaurio basal *Ceratosaurus* presenta recesos frontales conspicuos ocupando el interior de estos elementos (Sampson y Witmer, 2007), lo cual lleva a reconsiderar si la neumatización de los frontales es un rasgo que se encontraba presente de forma plesiomórfica u ocurre al azar, según la influencia de los senos aéreos.

En términos generales, el cráneo de los abelisáuridos, incluyendo *Skorpiovenator*, se caracteriza por presentar un menor grado de desarrollo de los correlatos neumáticos, cuando es comparado con la mayoría de los grupos terópodos no avianos y avianos (i.e., allosauroideos basales, tiranosauroideos, megaraptóridos, maniraptoriformes). Aunque en los abelisáuridos los huesos que forman la fenestra anteorbital poseen varios correlatos del sistema paranasal (e.g. receso promaxilar pequeño, receso lacrimal), en otros grupos esta región se encuentra frecuentemente neumatizada [e.g., receso promaxilar y maxilar, receso lacrimal, receso yugal, receso ectopterigoideo (Witmer, 1997a,b; Tahara y Larsson, 2011; Leone Gold et al., 2013; Canale et al., 2014; Aranciaga-Rolando et al., 2019)]; no obstante, algunas excepciones, como *Majungasaurus*, indicarían que ciertos taxones tendrían una mayor incidencia de

los senos aéreos (Witmer y Ridgely, 2008). Cabe destacar que otra región lindante al sistema paranasal, como lo es el paladar, muestra huesos relativamente poco o nada neumatizados en abelisáuridos. Por ejemplo, los palatinos carecen de forámenes, mientras que los ectopterigoides muestran una fosa somera y ciega en la superficie ventral (e.g. *Majungasaurus*, Sampson y Witmer, 2007; *Carnotaurus*, Cerroni et al., 2020a).

En cuanto al sistema paratimpánico, la presencia de correlatos neumáticos parece ser más conservativa en el cráneo de terópodos no avianos, incluyendo abelisáuridos. Así, el neurocráneo de los abelisáuridos se caracteriza por tener un receso basiesfenoidal, un receso subselar y un receso lateral timpánico. Sin embargo, carecen de otros recesos conspicuos como el receso basipterigoideo y el receso timpánico dorsal y posterior, correlatos neumáticos ampliamente presentes en varios grupos de celurosaurios (Witmer y Ridgely, 2008; Tahara y Larsson, 2011; Leone Gold et al., 2013; Aranciaga-Rolando et al., 2019). Esto también parece indicar un relativo menor desarrollo del sistema paratimpánico en los abelisáuridos cuando se lo compara con terópodos tetanuros. No obstante, el receso basiesfenoidal exhibe cierta variación dentro de Abelisauridae, como se ve en algunos taxones, este receso alcanza el cuello del cóndilo occipital (e.g., *Skorpiovenator*, *Carnotarus*, *Ilokelesia*) reflejando una mayor invasión del seno faríngeo medio.

Sin embargo, como remarcó Witmer (1997b), los sacos aéreos constituirían estructuras muy lábiles en su formación durante la ontogenia, por lo que su posición (y presencia) se verían fácilmente afectadas por las estructuras anatómicas circundantes. Así Witmer (1997b) concluye que es cuestionable asignarles estados de carácter para utilizarlos filogenéticamente. No obstante, pese a la afirmación de este autor, y como fue discutido en los párrafos anteriores, habría ciertos patrones o tendencias en la neumatización de los senos aéreos craneanos en agrupaciones mayores de terópodos, como el descripto en abelisáuridos como *Skorpiovenator*.

NEUMATIZACIÓN POSTCRANEANA DE *SKORPIOVENATOR*: PRINCIPALES CORRELATOS, PATRONES Y DISTRIBUCIÓN EN OTROS ABELISAURIDAE

Correlatos y patrones de neumaticidad general de *Skorpiovenator*

En el presente estudio, la neumaticidad postcraneana fue determinada a partir de la presencia de numerosos correlatos externos distintivos que han sido previamente

asociados con la presencia de divertículos neumáticos derivados de sacos aéreos y pulmones, de manera similar a lo que sucede en el esqueleto axial de aves actuales (Britt, 1993; O'Connor y Claessens, 2004; O'Connor, 2006). De esta forma se reconocieron varios correlatos en las vértebras y costillas de *Skorpiovenator*, los cuales incluyen:

- Fosas laterales en los centros de vértebras cervicales postatlantales y dorsales, con excavaciones accesorias o sub-fosas.
- Uno o dos pleurocelos en centros vertebrales de numerosas cervicales y dorsales.
- Forámenes laminopedunculares en vértebras cervicales.
- Fosa preespinal en vértebras cervicales y dorsales.
- Fosa infrapostzigoapofiseal en vértebras cervicales y dorsales.
- Fosa infraprezigoapofiseal perforada por un foramen en vértebras cervicales y dorsales.
- Fosa infradiapofiseal en vértebras dorsales, dividida en dorsales medias.
- Fosa infradiapofiseal ventral perforada por foramen en vértebras dorsales medias.
- Foramenes de gran tamaño en la superficie anteroventral de la diapófisis de las dorsales D2 y D3.
- Costillas cervicales y dorsales con excavación posterior perforada por uno o dos forámenes.

Por otro lado, fueron identificados algunos rasgos de la organización interna de las vértebras dorsales posteriores, a partir de las tomografías computadas e incluyen:

- Estructura camerada general del arco neural.
- Fosa preespinal conectada con una cámara elongada anteroposteriormente.
- Espina neural y diapófisis invadida por múltiples cámaras.
- Grandes cámaras, dorsales al arco neural, las cuales se conectan externamente con la fosa infraprezigoapofiseal.
- Pequeños sectores de tejido camelado en espinas neurales de vértebras dorsales posteriores.

Si bien los correlatos arriba listados corresponden a estructuras bien distintivas, su distribución y presencia varía según la región de la columna reflejando ciertas tendencias en la neumatización del esqueleto axial de *Skorpiovenator*.

Como patrón general, la neumaticidad axial se extiende mayormente en los arcos neurales, y en menor medida, los centros vertebrales de la secuencia cervical y dorsal; así como también la mayoría de las costillas asociadas. La neumaticidad de las vértebras sacras no pudo ser corroborada debido a la imposibilidad de ser preparadas mecánicamente. Por otro lado, las vértebras caudales no presentan ningún tipo de neumaticidad. En cuanto a los patrones específicos, se pueden destacar ciertas tendencias tanto en el centro, el arco neural y las costillas en la secuencia cervical y dorsal:

Secuencia cervical. En primer lugar, el rasgo que caracteriza a todas las vértebras cervicales postatlantales, es la presencia de una excavación relativamente somera en la superficie lateral del centro. Sin embargo, la presencia de pleurocelos en los centros es variable entre las vértebras. El axis y las cervicales C5-C9 poseen un solo pleurocelo ubicado anteriormente en la superficie lateral; en cambio, la última cervical (C10) presenta dos pleurocelos (anterior y posterior). Mientras, que en la C3, no fue posible determinar la presencia de pleurocelos debido a la preservación, la superficie lateral de la C4 es completamente ciega. Cabe destacar que las vértebras cervicales C8 y C9 aunque no poseen un pleurocelo posterior, en su lugar, tienen una depresión marcada pero ciega.

En el arco neural, la fosa postzigoapofiseal caracteriza a las cervicales medias y posteriores; mientras que una notoria excavación ciega se observa en la superficie anterior de la lámina epipodiapofiseal de las vértebras C3-C5. Estas características denotan, en cierta forma, la peculiar variación dentro y entre regiones vertebrales (como se describió en las dorsales, ver abajo).

Las costillas cervicales también presentan patrones: las costillas C1-C4 carecen de neumatización, la C5 muestra una fosa ciega, y a partir desde la C6 a la C10 las costillas están caracterizadas por una excavación profunda que se interna en el cuerpo costal.

Secuencia dorsal. En cuanto a las vértebras dorsales, el rasgo más notorio es la presencia de pleurocelos en los centros y su distribución, al menos solo en el lado derecho de la columna. El centro de las dorsales D1-D3 se caracteriza por estar perforado por dos pleurocelos, mientras que las D3-D6 poseen un pleurocelo ubicado en el sector anterior o el central; siendo el pleurocelo de la D6 el mayor de toda la serie vertebral (Fig. 6.14). A partir de la D7 hasta la última dorsal, el centro no presenta ningún pleurocelo ni aberturas de gran tamaño, aunque sí retienen la fosa lateral. Es

interesante remarcar la gran regionalización que presentan los pleurocelos. Por ejemplo, dos pleurocelos caracterizan los centros vertebrales de la superficie derecha desde la cervical C10 a la D3 (ver sección siguiente de la presente Discusión respecto a las implicancias de los sacos aéreos).

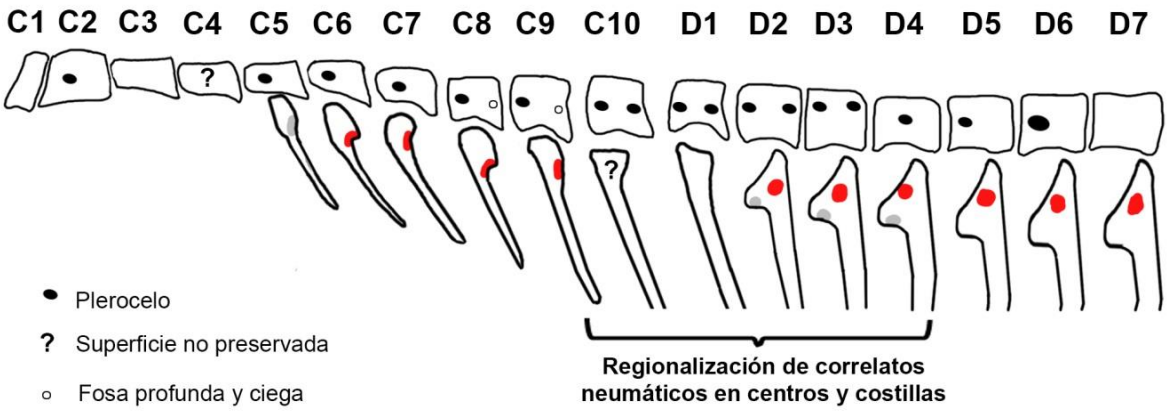

Figura 6.14. Esquema mostrando la distribución de la neumaticidad en los centros vertebrales y costillas de *Skorpiovenator bustingorryi*, indicando regionalización de pleurocelos entre las C10 y D3. En color gris, superficie anterior de las costillas con fosas ciegas; en rojo, superficie posterior con forámenes neumáticos.

El arco neural de las vértebras dorsales retienen características relativamente uniformes, como la presencia de la fosa infraprezigoapofiseal perforada por un foramen (aunque esta tiende a ser más somera en las dorsales posteriores), la fosa preespinal y postespinal (las cuales no siempre son visibles por estar fuertemente articuladas), y la fosa infradiapofiseal. En el caso de esta última, se caracteriza por tener dos excavaciones, dorsal y ventral, la cual en algunas vértebras (D4-D6), puede estar completamente dividida por la lámina paradiapofiseal ventral. Un rasgo presente exclusivamente en las vértebras D2 y D3, es un gran foramen neumático que perfora la superficie anteroventral de la diapófisis. Por otro lado, el interior de los arcos neurales muestra una estructura camerada que se extiende a las diapófisis y a la espina neural, aunque ciertas zonas de la espina neural exhiben pequeños sectores de tejido camelado.

En cuanto a las costillas dorsales, las mismas se caracterizan por poseer excavaciones en la superficie anterior y posterior de la lámina capitulotubercular. Sin embargo, las excavaciones anteriores son ciegas y se limitan a las costillas D2-D4; mientras que las posteriores son neumáticas y penetran el interior de la costilla en las

costillas D2 a D9. No obstante, se observa una disminución en el grado de neumatización costal a partir de la D7. Las vértebras dorsales posteriores (D10-13) son aneumáticas. La presencia de excavaciones anteriores y posteriores en las costillas D2-D4 estaría indicando una regionalización de la neumaticidad, la cual además estaría asociada a otras características como, los pleurocelos pareados de las vértebras dorsales anteriores (D1-D2), las excavaciones profundas de la fosa infradiapofiseal y los forámenes ventrales de las diapófisis de la D2 y D3. Este conjunto de correlatos será abordado en la sección correspondiente a la inferencia de los sacos aéreos (ver abajo).

Variación en la neumaticidad vertebral de Abelisauridae y otros Theropoda

Cuando se compara la neumatización de *Skorpiovenator* con otros abelisáuridos se observa que muchas de las características neumáticas del arco neural se mantienen en la secuencia vertebral cervicodorsal, incluyendo: forámenes laminopedunculares en las vértebras cervicales, fosa infraprezigoapofiseal e infrapostzigoapofiseal, fosa postespinal y preespinal, y fosa infradiapofiseal en vértebras dorsales, la cual puede estar dividida parcial o totalmente en algunas dorsales medias. Esto se observa y ha sido reportado en numerosos abelisáuridos como *Majungasaurus* (O'Connor, 2007), *Viavenator* (Filippi et al., 2018), *Carnotaurus* (Bonaparte et al. 1990; MACN-CH 894) y *Dahalokely* (Farke y Sertich, 2013).

Sin embargo, como indicó previamente O'Connor (2007), los rasgos neumáticos en el centro vertebral son muy variables, no solo entre especies sino dentro del mismo individuo. Esto es visible en la presencia y cantidad de pleurocelos en el aspecto lateral del centro. Como se dijo antes, *Skorpiovenator* posee pleurocelos en la superficie derecha de los centros del axis (C2), cervicales posteriores (C5-C10) y dorsales proximales y medias (D1-D6). También, varía la cantidad de los mismos, en tanto existe un solo pleurocelo por lo general, pero las vértebras C10 a D3 exhiben dos pleurocelos. Variaciones similares se observan en otros abelisáuridos: *Majungasaurus* por ejemplo, posee un pleurocelo en algunas vértebras cervicales (C2, C5, C9-C10; O'Connor, 2007), mientras que en otras tienen dos (e.g., C8) o pueden carecer de los mismos (e.g., C4). Inclusive, el axis de otros ejemplares de *Majungasaurus* poseen dos pleurocelos en el centro (Méndez, 2014). En cuanto a la bilateralidad de los pleurocelos, la misma también es variable, y como se evidencia en *Majungasaurus*, pueden encontrarse pleurocelos en un solo lado (e.g., lado derecho D4, ver O'Connor, 2007). No obstante,

en *Skorpiovenator* no pudo determinarse si existe bilateralidad de los pleurocelos en los centros vertebrales.

Por otro lado, la neumatización de los centros vertebrales presacros en *Carnotaurus* parece ser mucho más extensiva que en *Majungasaurus* y *Skorpiovenator*. *Carnotaurus* presenta dos pleurocelos en el centro de todas las vértebras cervicales posatlantales (Méndez, 2014), y en las D1 y D6. Un solo pleurocelo se observa desde la vértebra D2 hasta la D10 (Bonaparte et al., 1990). Aunque originalmente Bonaparte et al. (1990) mencionó que *Carnotaurus* en poseía pleurocelos hasta la vértebra D10 (Bonaparte et al., 1990), en la D11 del holotipo (MACN-CH 894) se observa un pleurocelo marcado y anteriormente posicionado.

Otros abelisáuridos no preservan la secuencia cervicodorsal completa, pero el centro de vértebras cervicales y dorsales se caracteriza por estar perforado por pleurocelos, incluyendo variaciones en número: dos pleurocelos en cervicales medias (*Ekrixinatosaurus*, MUCPv-294; *Rajasaurus*, Wilson et al., 2003; *Dahalokely*, Farke y Sertich, 2013) y posteriores (*Viavenator*, Filippi et al., 2018), y un pleurocelo en dorsales proximales (*Ekrixinatosaurus*, MUCPv-294; *Dahalokely*, Farke y Sertich, 2013) y medias (*Viavenator*, Filippi et al., 2018; ejemplar CPP 893; Novas et al., 2008; *Eoabelisaurus*, Pol y Rauhut, 2012). Es interesante destacar que ninguno de estos abelisáuridos, así como tampoco *Skorpiovenator* y *Majungasaurus*, posee centros dorsales distales con pleurocelos, a diferencia de *Carnotaurus* (Bonaparte et al., 1990; O'Connor, 2007).

Mención aparte merecen las costillas. O'Connor (2006, 2007) originalmente indicó que la neumatización de las costillas cervicales C4-C10 en *Majungasaurus* era excepcional entre los terópodos; esto se basa en la presencia de forámenes conspicuos en la superficie posterior. Como fue descripto en el presente capítulo, *Skorpiovenator* también se caracteriza por tener costillas cervicales neumáticas aunque restringidas a los elementos C6-C10. Por otro lado, a diferencia de *Majungasaurus* en el cual las costillas dorsales son aneumáticas (O'Connor, 2006, 2007), las D2-D9 de *Skorpiovenator* están muy neumatizadas, cuyo grado es mayor en las costillas D2-D4. Otro abelisáurido con costillas cervicales y dorsales neumatizadas es *Viavenator* (Filippi et al., 2018), mientras que en *Carnotaurus* la neumaticidad aparentemente está presente pero reducida (MACN-CH 894), y *Dahalokely* carece de ella (Farke y Sertich, 2013). Es

interesante destacar que en *Skorpiovenator* la neumaticidad de las costillas cervicales (C6-C9) y dorsales (D1-D9), presenta un patrón continuo, a diferencia de otros grupos de terópodos donde solo algunas costillas preservan forámenes neumáticos, como ocurre con *Ceratosaurus* (Britt, 1993), ciertos allosauroideos, tiranosáuridos y maniraptores (Benson et al., 2011).

Muchos de los rasgos neumáticos del arco neural y centro vertebral en *Skorpiovenator* y demás abelisáuridos están presentes en otros ceratosaurios basales como *Ceratosaurus* y *Spinostropheus* (Britt, 1993; Sereno et al., 2004), así como en algunos noasáuridos como *Masiakasaurus* (O'Connor, 2007; Carrano et al., 2011). En este último taxón, la neumaticidad del centro está confinada a las vértebras cervicales y dorsales proximales. Además, es remarcable que *Masiakasaurus* (Carrano et al., 2011) y *Noasaurus* (PVL 4061) exhiban costillas caracterizadas por fosas asociadas a un foramen; una morfología idéntica a la presente en *Skorpiovenator.*

Del mismo modo, la neumatización del arco neural y centros en las cervicales y dorsales de *Skorpiovenator* es similar a la presente en varios averostros basales de gran tamaño como *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000) y allosauroideos basales (e.g. *Allosaurus*, *Sinraptor*, Currie y Zhao, 1993), donde la presencia de pleurocelos (simples o dobles) también esta presentes en vértebras cervicales posteriores y dorsales proximales. Por contraste, numerosos terópodos no avianos como megalosáuridos (e.g., *Piatnizkysaurus*), tiranosáuridos (e.g., *Tyrannosaurus*), carcarodontosáuridos (e.g., *Acrocanthosaurus, Giganotosaurus*) y megaraptóridos (e.g., *Aerosteon*, MCNA-PV-3137), presentan pleurocelos en toda la secuencia de vértebras dorsales (ver O'Connor, 2006, 2007; Sereno et al., 2008; Benson et al., 2011); algo que en abelisáuridos parece estar presente solamente en *Carnotaurus* (MACN-CH 894), aunque la última dorsal (D12) carece de pleurocelos.

Organización interna. Finalmente, respecto a la presencia de tejidos camerados o camelados, *Skorpiovenator* se caracteriza por tener estructura camerada en las vértebras dorsales posteriores. Además, roturas superficiales en las espinas neurales y diapófisis de elementos anteriores permiten observar la presencia de cámaras; no obstante, ciertos sectores de las espinas neurales poseen tejido camelado poco desarrollado. Las tomografías realizadas en las dorsales posteriores de *Skorpiovenator* constituyen el primer reporte de la estructura interna en las dorsales de un abelisáurido.

Lamentablemente, los elementos dorsales proximales y medios no pueden ser desarticulados mecánicamente impidiendo el escaneo de los mismos.

Aunque establecer patrones en los pocos abelisauroideos en los que se conoce la organización interna es prematuro, se pueden observar algunas características en común: en ciertos sectores de las vértebras cervicales de *Skorpiovenator,* donde existen roturas superficiales, se observan cámaras de gran tamaño. Asimismo, estructuras cameradas son observables en una vértebra cervical de *Ekrixinatosaurus* (MUCPv-294). Mientras que información estrictamente derivada de tomografías computadas solo fue reportada recientemente por Zurriaguz et al. (2018), quienes describieron estructuras policameradas (i.e., amplias cámaras ramificadas, *sensu* Wedel et al., 2000) en una vértebra cervical de *Viavenator*. En cuanto a noasáuridos, algunas vértebras de taxones innominados de Brasil y África han revelado que poseen centros con estructura policamerada y arcos neurales con estructura procamerada (i.e., fosas delimitadas internamente por un septo medial) (Brum et al., 2018; Smyth et al., 2020). Por otro lado, en algunos materiales de noasáuridos elafrosaurinos de Australia, las cervicales son predominantemente cameladas (Poropat et al., 2020).

Es interesante notar que el ceratosaurio basal *Ceratosaurus* posee estructuras cameladas en las vértebras cervicales y dorsales (Britt, 1993). En la amplia revisión realizada por Benson y colegas (2011) donde analizaron patrones de neumaticidad vertebral en todos los grupos de terópodos, comentaron brevemente que los ceratosaurios se caracterizan por tener vértebras cameladas, con un gran número de celdas pequeñas. Sin embargo, esta afirmación está hecha solo en base a lo que se conoce de *Ceratosaurus*, el cual fue estudiado por Britt (1993). La evidencia presentada aquí pone en discusión esta generalización ya que, al menos algunos abelisáuridos y noasáuridos, presentan estructuras cameradas o policameradas en vértebras cervicales y dorsales.

Neumatización de *Skorpiovenator* en el esquema de Benson et al. (2011)

Benson y colegas (2011) realizaron el estudio integral más completo de la neumaticidad vertebral en dinosaurios terópodos, incluyendo terópodos basales y los principales linajes de averostros. Cuantificaron la neumatización utilizando el concepto de “compartimentos vertebrales”, donde cada compartimento correponde aproximadamente a cada región vertebral (diferenciando centro y arco neural). Así, en

este trabajo, los autores notaron que la neumatización de la columna a lo largo de Theropoda está muy desarrollada en la región cervical, dorsal y sacra, mientras que la neumatización caudal está presente en algunos pocos grupos (Benson et al., 2011). Como fue mencionado en la introducción, los tres patrones son el común, el reducido, y el extendido.

En este sentido, la neumatización de *Skorpiovenator* coincide con el patrón extendido propuesto por Benson et al. (2011), ya que la neumaticidad alcanza las vértebras dorsales posteriores (al menos en los arcos neurales). Los arcos neurales de las vértebras sacras no son visibles; no obstante, todos los abelisáuridos con el sacro preservado se caracterizan por tener arcos neurales neumatizados (e.g., *Majungasaurus*, *Carnotaurus*, *Aucasaurus*), razón por la cual esta condición también caracterizaría a *Skorpiovenator*. Tal patrón extendido no solo caracteriza a los abelisáuridos, sino a todo Ceratosauria (*Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*; Britt, 1993; Carrano et al., 2002), como bien indicaron Benson et al. (2011).

Si bien los abelisáuridos presentan un patrón extendido general, hay ciertas diferencias en el grado de neumatización en las vértebras dorsales, tal como fuera discutido en detalle en párrafos previos. Esto lleva a que utilizando los esquemas de compartimentos vertebrales (Benson et al., 2011: Fig. 2) se vean mejor reflejadas las diferencias en la variación neumática. De esta forma, se observa fácilmente (Fig. 6.15) el modo en que varía la neumatización de los centros cervicales y dorsales de *Skorpiovenator*, *Majungasaurus* y *Carnotaurus* (los abelisáuridos en los que mejor se conoce la columna): en *Majungasaurus* se limita a las vértebras dorsales proximales, en *Skorpiovenator* alcanza las dorsales medias, y en *Carnotaurus* alcanza las dorsales distales (pero no la última).

Otro de los resultados obtenidos en el trabajo de Benson et al. (2011) fue la correlación entre tamaño corporal y extensión de la neumatización. Aunque débil, existe una correlación significativa entre el tamaño corporal y la tendencia del esqueleto a estar neumatizado. Así, los resultados demostraron que terópodos de gran tamaño tienden a mostrar una neumatización vertebral extensa (e.g., ceratosaurios, tiranosauroideos, carcarodontosáuridos), aunque la neumatización no está ausente en terópodos de pequeño tamaño (e.g., *Masiakasaurus*). El aumento de la neumatización vertebral en taxones de gran tamaño tendría una relación con la reducción en el costo metabólico, ya que animales más grandes, serían más propensos a desarrollar

neumaticidad en respuesta a las grandes restricciones gravitatorias que conlleva una gran masa corporal (O'Connor, 2006; Benson et al., 2011).

En este sentido, los tamaños corporales estimados en *Skorpiovenator*, *Majungasaurus* y *Carnotaurus* (ver Grillo y Delcourt, 2016: Tabla 7) serían, al menos cualitativamente, concordantes con el grado de neumaticidad presente en los centros dorsales. Así, en formas de mediano tamaño como *Majungasaurus* (*ca.* 5.4 metros) y *Skorpiovenator* (*ca.* 6.4 metros), la neumaticidad se extiende hasta los centros dorsales D4 y D6, respectivamente; mientras que en una forma de tamaño mediano a grande como es *Carnotaurus* (*ca.* 7.7 metros), la neumatización es más extensa y llega hasta la D11. Sin embargo, tal afirmación requiere de muestreos en otros abelisáuridos, con la secuencia vertebral completa y con grandes diferencias del tamaño corporal (e.g., *Ekrixinatosaurus*, *Aucasaurus*), así como de la integración de los datos utilizando métodos cuantitativos para ajustar las interpretaciones e inferencias (ver Benson et al., 2011).

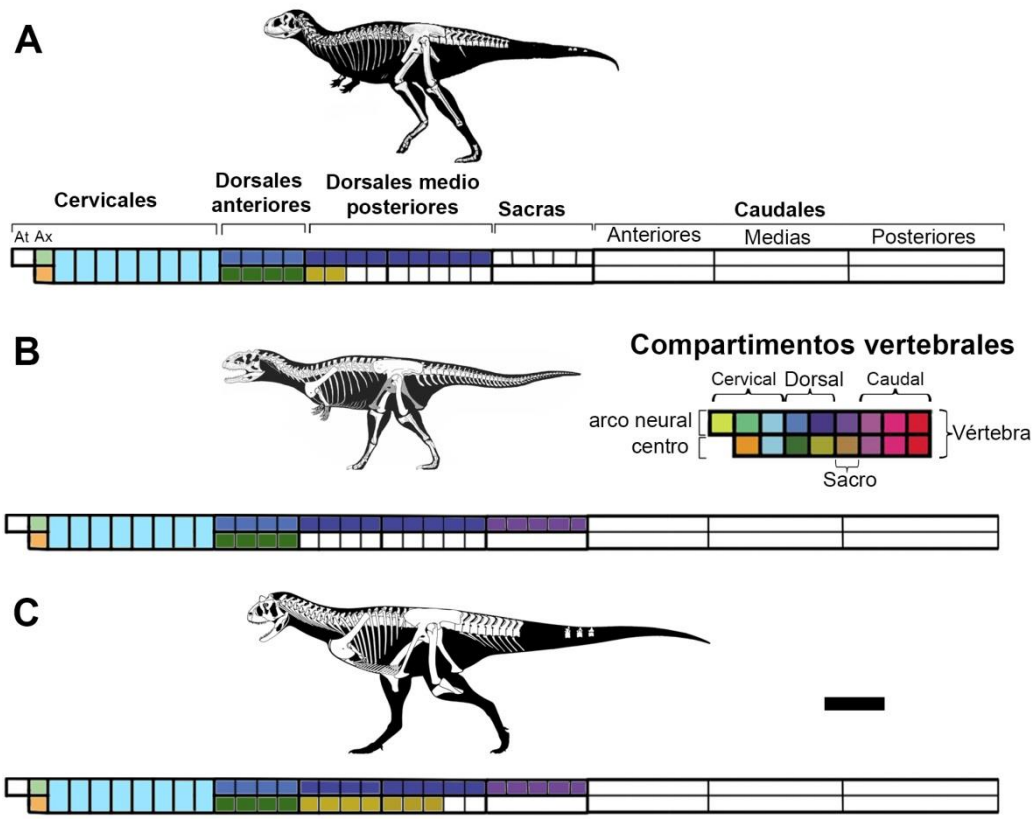

Figura 6.15. Neumatización vertebral según el esquema de los compartimentos (modificado de Benson et al., 2011), en los abelisáuridos (A) *Skorpiovenator bustingorryi*, (B) *Majungasaurus crenatissimus*, y (C) *Carnotaurus sastrei*. **Abreviaturas**: **at**, atlas; **ax**, axis. Escala 1 m.

Regionalización de la neumaticidad e inferencias de sacos aéreos pulmonares y pulmones

Como se destalló en la introducción de este capítulo, la presencia de rasgos neumáticos constituyeron la evidencia para inferir en fósiles la acción de los diferentes sacos aéreos, como los presentes en aves (e.g., cervicales, abdominales, interclavicular; Janensch, 1947; Romer, 1966; Britt, 1993; Perry, 2001; Wedel, 2003). No obstante, una de las novedades más importantes brindadas por los trabajos de O'Connor y Claessens (2004) y O'Connor (2006) fue que la neumatización puede originarse directamente por acción de los pulmones.

De esta forma, las vértebras de aves actuales están neumatizadas directamente por expansiones de los pulmones, los cuales están firmemente unidos a la zona dorsal de la cavidad torácica y emiten expansiones parenquimatosas (o "protuberancias pulmonares", *sensu* O'Connor, 2006) desde su superficie (Pirlot, 1976). Tales protuberancias son las que terminan invadiendo centros, arcos neurales y costillas torácicas, y en consecuencia, neumatizándolas (O'Connor, 2004, 2006). Por ejemplo, fosas ("fosas pulmonares"), y también forámenes ("foramen neumático central"), en la superficie lateral de los centros torácicos se forman por las expansiones mediales de los pulmones. Así, utilizando al abelisáurido *Majungasaurus* como modelo, O'Connor y Claessens (2004) concluyeron que la neumaticidad que caracteriza los centros de vértebras dorsales anteriores en numerosos dinosaurios saurisquios, reflejaría la presencia de pulmones firmemente unidos y posicionados dorsalmente. La acción de estos pulmones se vería reflejada en los elementos axiales cercanos (O'Connor y Claessens, 2004; O'Connor, 2006), brindándole sustento a ideas previas de Paul (2001) y Perry (2001) que planteaban un sistema pulmonar aviano en terópodos no avianos.

No obstante, el trabajo de O'Connor (2006) ha sido criticado por Sereno et al. (2008), argumentando que la presencia de pleurocelos y otras estructuras neumáticas en dorsales anteriores también podría generarse por la invasión de divertículos posteriores de los sacos aéreos cervicales. Por otro lado, estudios recientes en la morfología de las articulaciones costales de la región torácica en aves actuales (y su extrapolación a terópodos no avianos), han brindado sustento a las ideas de O'Connor (2004, 2006) sobre la presencia de pulmones firmemente unidos al aspecto ventral de la columna (Schachner et al., 2009; Brocklehurst et al., 2020).

Siguiendo la propuesta de O'Connor (2006), la distribución y presencia de correlatos neumáticos (e.g., pleurocelos, fosas, forámenes) en las vértebras y costillas de *Skorpiovenator* indican ciertos patrones regionales de neumatización (descriptos arriba). Esos patrones permiten inferir los diferentes dominios de sacos aéreos y pulmones que habrían estado presentes en este terópodo.

Quizás el patrón neumático más característico de *Skorpiovenator* es la presencia de dos pleurocelos en los centros vertebrales; esto ocurre en la última vértebra cervical y las dorsales anteriores (C10-D3), mientras que solo un pleurocelo está presente en las vértebras D4-D6. Este patrón está acompañado, además, por correlatos neumáticos en costillas y arcos neurales. La neumatización del arco neural en las D2 y D3 está muy desarrollada, ya que se caracterizan por tener una amplia fosa infradiapofiseal perforada por un foramen de gran tamaño (10-12 mm). Más aún, un amplio foramen (6-10 mm) neumatiza la superficie anteroventral de la diapófisis de cada una de estas vértebras (D2-D3). En cuanto a las costillas dorsales, los elementos anteriores están muy neumatizados (D2-D5) incluyendo forámenes que llevan a cámaras internas en la superficie posterior. Además, estas costillas poseen características neumáticas en la superficie anterior y posterior, al menos hasta la D4.

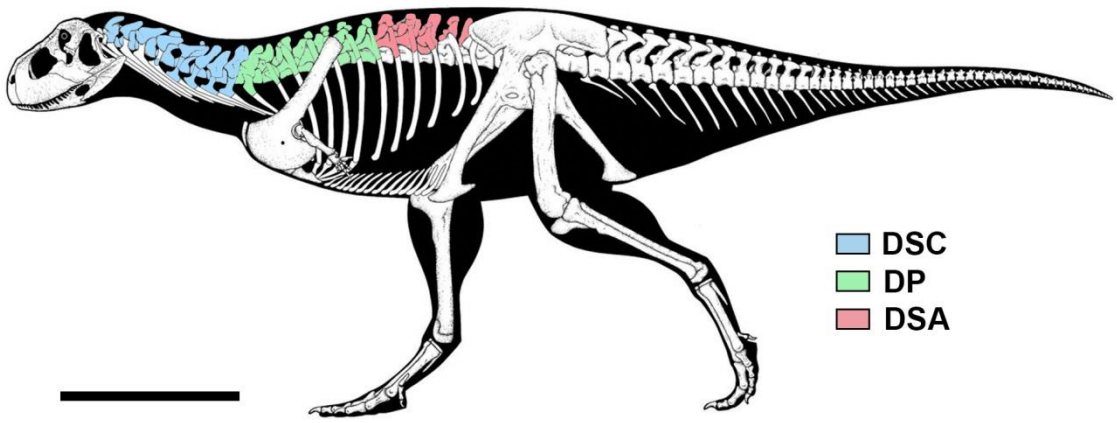

Figura 6.16. Esquema mostrando las regiones vertebrales afectadas por la incidencia de los divertículos aéreos y los pulmones mismos en *Skorpiovenator bustingorryi*. Dibujo modificado del original de Joseph Shanks. Abreviaturas: **DSA**, divertículos de los sacos aéreos abdominales; **DSC**, divertículos de los sacos aéreos cervicales; **DP**, divertículos pulmonares. Escala 1 m.

Las características descriptas en el párrafo anterior son concordantes con una regionalización marcada de correlatos neumáticos evidentes (e.g., fosas, forámenes). Por lo tanto, y siguiendo propuestas previas (O'Connor y Claessens, 2004; O'Connor, 2006), las características neumáticas de la región comprendida por las vértebras cervicales C10 y las dorsales anteriores D1-D3 (así como sus costillas asociadas), podrían indicar la presencia de pulmones rígidos fuertemente unidos a este sector axial ocupando la zona dorsal de la cavidad torácica (Fig. 6.16). Éstos serían responsables de los correlatos presentescomo fue hipotetizado para otros terópodos no avianos (Paul, 2001; O'Connor, 2006). La presencia de un pleurocelo neumatizando las vértebras dorsales D4-D6 y forámenes neumáticos en las costillas dorsales D5-D6, indicaría la extensión aproximada posterior de los pulmones.

Más aun, las costillas dorsales en esta región se caracterizan por tener capítulo y tubérculo separados por una lámina transversalmente fina, y a su vez, la articulación de estas costillas con las vértebras produce que el aspecto dorsal de la cavidad torácica esté formado por surcos profundos. La morfología descripta se encuentra presente en numerosos terópodos no avianos y sería funcionalmente similar a la caja torácica en aves modernas (Schachner et al., 2009; Brocklehurst et al., 2020). En este sentido, Shachner et al. (2009) plantearon que estas características serían indicativas de un pulmón particionado y firmemente unido a la columna. Es más, las características costales de la caja torácica están presentes desde dinosauriformes basales, por lo que la presencia de un pulmón similar al aviano estaría presente tempranamente en la evolución de este grupo (Brocklehurst et al., 2020). Finalmente, aunque los terópodos no avianos se caracterizan por presentar numerosos correlatos asociados a pulmones rígidos y fijos a la columna, no habrían alcanzado el grado de especialización como el que se observa en las aves modernas.

Es importante remarcar que para delimitar ciertas regiones con patrones neumáticos, es indispensable integrar todos los elementos de la serie axial (centro, arco neural y costillas) y la neumatización relativa de cada uno de ellos. Por ejemplo, *Carnotaurus* (MACN-CH 894) muestra pleurocelos en toda la serie dorsal hasta la vértebra D11. Si basáramos nuestra inferencia exclusivamente en la distribución de los pleurocelos, la misma indicaría que los pulmones se extenderían sobre las vértebras dorsales posteriores hasta hasta alcanzar la región pélvica. Esto representaría una extensión bastante improbable para los pulmones, y en cambio, como se observa en

aves actuales, los pulmones se localizan en la región dorsomedial de la cavidad torácica (Paul, 2001; O'Connor, 2004, 2006). No obstante, no siempre es posible determinar patrones debido a la falta de correlatos neumáticos en algunos taxones, como por ejemplo, las costillas dorsales de *Majungasaurus* que son completamente aneumáticas (O'Connor, 2007). Mientras que por otro lado, la ausencia de más taxones con secuencias vertebrales completas y la posible relación entre el tamaño corporal, la ontogenia, y el desarrollo de la neumaticidad axial, tienen que ser consideradas al momento de establecer generalizaciones.

Finalmente, el esquema general de neumaticidad de *Skorpiovenator* quedaría conformado de la siguiente manera: las vértebras cervicales postatlantales (C2-C9) están neumatizadas por divertículos de los sacos aéreos cervicales, el intervalo C10-D6 indicaría la posición y extensión aproximada de un pulmón firmemente adherido a la región dorsal, y la presencia de arcos neurales neumáticos en las vértebras D7-D13 se asociaría con el accionar de divertículos derivados de los sacos aéreos abdominales (O'Connor, 2004, 2006). Aunque por motivo de preservación, la serie sacra no pudo ser caracterizada, sería esperable que los arcos neurales de las vértebras sacras estuvieran neumatizados como sucede en todos los demás abelisáuridos (Bonaparte et al. 1990; Carrano y Sampson, 2008). La serie sacra también habría sido afectada por divertículos de los sacos abdominales. Finalmente, la serie caudal es completamente aneumática.

CAPÍTULO 7

SÍNTESIS GENERAL Y CONCLUSIONES

Los Abelisauridae fueron, quizás, el grupo de dinosaurios carnívoros más diversificado en los ambientes gondwánicos durante el periodo Cretácico, experimentando una notable radiación evolutiva en el Cretácico tardío (Novas et al., 2013). Si bien su anatomía ósea, neuroanatomía y diversidad taxonómica es ampliamente conocida, particularmente en numerosas formas de Patagonia, los estudios referidos a otros tópicos paleobiológicos son relativamente escasos, siendo quizás la neuroanatomía el tópico más abordado (e.g., Sampson y Witmer, 2007; Paulina-Carabajal y Succar, 2014; Paulina-Carabajal y Filippi, 2018). Otras temáticas que abordan aspectos paleobiológicos como la paleohistología, la reconstrucción muscular y la neumaticidad craneana y postcraneana, han estado relativamente relegadas. Como se explicó en el capítulo introductorio, cada uno de estos tópicos han tenido diferentes aproximaciones y niveles de profundidad cuando se analiza algún taxón en particular de la familia. *Majungasaurus*, probablemente, constituya el abelisáurido mejor estudiado en el cual se han realizado trabajos de miología del miembro anterior (Burch, 2017), neumaticidad craneana (Witmer y Ridgely, 2008; Snively et al., 2011) y postcraneana (O'Connor y Claessens, 2004; O'Connor, 2006) e histología de las inserciones dentarias (D'Emic et al., 2019). Sin embargo, en las formas sudamericanas este tipo de

estudios están ceñidos a breves comunicaciones en congresos o como una pequeña descripción enmarcada en trabajos osteológicos mayores (Novas et al., 2008; Méndez, 2012; Cerda, 2015; Canale et al., 2016; Baiano y Cerda, 2017; Filippi et al., 2018). Por ende, estudios integrales de estos tópicos enfocados en un taxón en particular son más que necesarios para elucidar los diversos aspectos paleobiológicos en este grupo de carnívoros, así como también forman la base para caracterizar y discutir caracteres de potencial uso filogenético. De esta forma, la presente tesis espera contribuir con el conocimiento de la paleobiología de los abelisáuridos utilizando a *Skorpiovenator* como objeto de estudio. Asimismo, constituye el primer aporte integrador de la histología de un solo taxón utilizando numerosas muestras esqueléticas, y la primera reconstrucción miológica del miembro posterior para un terópodo del hemisferio sur.

En primera instancia, el estudio paleohistológico de *Skorpiovenator* tuvo por objetivo documentar la variación interelemental y poder caracterizar el patrón de crecimiento general de *Skorpiovenator* y compararlo con otros abelisáuridos (e.g., *Aucasaurus, Majungasaurus, Quilmesaurus*, MMCh-PV 69) y terópodos no avianos cercanamente emparentados (e.g., noasáuridos). Así, el análisis de la histología permitió inferir que la tasa general de crecimiento fue disminuyendo conforme avanzaba la ontogenia del individuo, tal como ocurre en numerosos terópodos. Además, la presencia de un Sistema Fundamental Externo indica el cese de la depositación ósea y permitió inferir que el ejemplar tipo de *Skorpiovenator* estaba alcanzando la madurez somática. La presencia de marcas de crecimiento demuestra que la estrategia de crecimiento era periódica, con ciclos de interrupciones periódicas, soportando la hipótesis 1 de la presente tesis.

La estrategia de crecimiento del ejemplar tipo de *Skorpiovenator* coincide con los resultados reportados para otros abelisáuridos sudamericanos (e.g., *Aucasaurus,* Cerda, 2015; MMCh-PV 69, Canale et al., 2016; *Quilmesaurus*, Baiano y Cerda, 2017), en los cuales el tejido óseo también se caracteriza por mostrar una gradual reducción de la tasa de osteogénesis (i.e, gran cantidad de tejido fibrolamelar, tejido pseudolamelar avascular en corteza externa). Así, el tejido fibrolamelar evidencia una tasa de crecimiento relativamente alta, la cual va disminuyendo conforme avanzaba la edad del individuo y se ve reflejado por el pasaje a una matriz pseudolamelar avascular. Además,

la presencia de varias marcas de crecimiento indica su naturaleza cíclica como en los abelisáuridos mencionados. Por contraste, *Majungasaurus* de Madagascar exhibe una tasa de crecimiento notablemente lenta cuando es comparada con las formas sudamericanas (D'Emic et al., 2017). Esto podría indicar algunas cosas: primero, las formas sudamericanas de abelisáuridos (i.e., Brachyrostra) retendrían estrategias de crecimiento similares a las reportadas en otros terópodos no avianos (Erickson, et al., 2004; Bybee et al., 2006; Ibrahim et al., 2014), y segundo, *Majungasaurus*, aún siendo un animal de gran tamaño (ca. 6 m), habría desarrollado una estrategia de crecimiento inusualmente lenta, probablemente relacionada con entornos ambientales más hostiles y altamente estacionales, como indicaron D'Emic et al. (2017).

Un resultado que se desprende del análisis paleohistológico es que la ornamentación craneana de *Skorpiovenator* se corresponde con una dermis osificada relacionada con una cubierta queratinosa. La evidencia descripta en este trabajo soporta la hipótesis 2. Además, un resultado interesante es que la evidencia histológica del lacrimal de *Skorpiovenator* es distinta a la reportada en *Majungasaurus* (Hieronymus, 2009): en ambos taxones, las fibras de Sharpey están fuertemente agrupadas, sin embargo en el primero, las fibras se disponen paralelas entre sí, mientras que en el segundo, las fibras se entrecruzan fuertemente. Esto indica dos patrones dérmicos distintos: por un lado, *Skorpiovenator* poseería una cubierta queratinosa más delgada, y por otro lado, *Majungasaurus* tendría una cubierta relativamente más gruesa, conformando una "dermis tipo armadura" (*sensu* Hieronymus, 2009). Estos resultados son interesantes debido a que los tejidos córneos, que habrían cubierto el cráneo en vida, no serían totalmente homogéneos entre las diferentes especies indicando cierta variabilidad de los mismos.

Otro resultado inesperado y relacionado con este tópico paleohistológico fue la inusual cantidad de osteonas secundarias irregulares en los tejidos craneanos. Tal cantidad y distribución de osteonas no ha sido registrado en los huesos craneanos de otro terópodos, con la posible excepción de *Majungasaurus* (Hieronymus, 2009). La funcionalidad de las mismas es motivo de incertidumbre, sin embargo, una posible conjetura es que el gran tamaño y la elevada cantidad de osteonas irregulares se asociarían a mayores capacidades de propagación de daños (ante eventuales golpes), que le darían una resistencia incrementada a los frontales engrosados (Skedros et al., 2013). Esto quizás le daría cierto sustento a propuestas previas acerca de un posible

patrón de comportamiento en el cual los abelisáuridos habrían utilizado las cabezas en combates intraespecíficos contra otros individuos (Molnar, 2005; Novas, 2009; Delcourt, 2018), y donde la presencia de osteonas secundarias irregulares podría tener un rol importante en dispersar la energía de estos golpes.

Finalmente, no existe evidencia conclusiva que permita soportar o refutar el origen tendinoso del proceso estiliforme de las costillas cervicales, como se planteó en la hipótesis 3 de la presente tesis. Aunque el tejido primario descripto en las costillas cervicales plantea un origen periosteal, al menos para la región cortical periférica, gran parte de la corteza interna está fuertemente remodelada borrando todo rastro de tejido primario. Por lo tanto, no se descarta que la costilla cervical tuviera un origen bifásico donde pudiera haber una osificación metaplásica (i.e., tendón osificado) inicial y que luego se transformara en una osificación periosteal (demostrada por el tejido pseudolamelar periférico). Este tipo de procesos no es inusual en tendones, debido a que está demostrado que ocurre en aves actuales (Landis y Silver, 2002) y fue propuesto como un mecanismo de formación en tendones osificados de ornitisquios hadrosáuridos (Organ y Adams, 2005; Horner et al., 2015).

En cuanto al análisis de la musculatura apendicular, el EPB (Witmer, 1995a) fue de gran importancia para la inferencia muscular debido a que las formas actuales de arcosaurios muestran numerosos correlatos óseos, comparables a los identificados en *Skorpiovenator* (soportando la hipótesis 4 de este trabajo). De esta forma, utilizando el EPB, permitió la reconstrucción de una gran cantidad de músculos incluyendo 40 músculos de 13 grupos funcionales, como los Triceps Femoris, *m. puboischiofemorales interni*, *m. iliofemorales m. iliofibularis*, *adductores femores*, *puboischiofemorales externi*, y algunos del grupo Flexor Cruris, entre otros. Reconstrucciones musculares fueron previamente presentadas solo en el celurosaurio *Tyrannosaurus* (Carrano y Hutchinson, 2002), y demuestran la presencia de varios paquetes musculares avianos en la cintura pélvica de terópodos como *Skorpiovenator* y *Tyrannosaurus*, como por ejemplo, el *m. iliofemoralis externus y m. iliotrochantericus caudalis*; ambos músculos que estarían presentes incluso desde Dinosauriformes (Novas, 1996; Hutchinson, 2001a,b). Además, en *Skorpiovenator*, el ala preacetabular está expandida anteriormente, la cual quizás habría generado espacio para un mayor volumen y

diversificación muscular (e.g., *mm. iliotibiales*, *m. iliofemoralis externus*); varios de éstos músculos están relacionados con la protracción y retracción del fémur así como la extensión femorotibial (Novas, 1996; Carrano, 2000). Por otro lado, aunque *Skorpiovenator* retenga la presencia de una fosa pequeña entre el pedúnculo púbico y el ala preacetabular, sin formar una fosa preacetabular conspicua (como la presente en Avetheropoda, Hutchinson 2001a), la misma indicaría el origen del *m. puboischiofemoralis I* cocodriliano, el cual habría migrado hacia esta posición en relación a la expansión anterior del ilion.

A diferencia de las aves, la musculatura caudofemoral, en particular el *m. caudofemoralis longus*, de los abelisáuridos habría adquirido un gran volumen, similarmente a lo que sucede en el apéndice caudal de los cocodrilos (Persons y Currie, 2011 a,b). Esto le daría una notoria importancia en la retracción del miembro y como mecanismo de balanceo (Gatesy, 1990; Persons y Currie, 2011a), a pesar de los cambios en la postura y la adquisición del bipedalismo (presente desde Dinosauriformes). El origen particular del *m. caudofemoralis longus* en numerosos terópodos como *Skorpiovenator* sigue siendo motivo de debate. La distinción del punto transicional (i.e., lugar donde las vértebras caudales dejan de portar procesos transversos), aunque constituye una buena aproximación en taxones fósiles (Russell, 1972; Gatesy, 1990), acarrea ciertos problemas cuando se la compara con la anatomía presente en cocodrilos. La extensión distal del origen del *m. caudofemoralis longus* en cocodrilos varía de posición en las vértebras y no necesariamente se correlaciona con el punto donde las vértebras caudales dejan de portar procesos transversos. Más aun, la zona de origen distal de este músculo usualmente ocurre antes de la desaparición de los procesos transversos. Por esta razón, la identificación de los correlatos musculares en las vértebras, en conjunto con la información derivada de la morfología vertebral, es clave para plantear hipótesis del origen de este músculo. Previamente, Persons y Currie (2011a) hipotetizaron que los abelisáuridos (como *Aucasaurus*) se caracterizarían por poseer un origen inmediatamente ventral a los procesos transversos, argumentando que una cicatriz distintiva en el aspecto ventral de los mismos podría ser un correlato muscular. Además, es interesante notar que los abelisáuridos sudamericanos poseen procesos transversos distalmente expandidos, cuyos extremos articulan con el elemento precedente. La expansión de los procesos transversos en Brachyrostra podría haber dado lugar a superficies accesorias de origen para la musculatura caudofemoral, indicando

quizás un mayor desarrollo de la musculatura caudal. No obstante, estas características deben ser integradas con futuros trabajos relacionados con la biomecánica funcional y reconstruccion del apéndice caudal (ver Persons y Currie, 2011b), para contrastar estos enunciados.

La inferencia en el autopodio de *Skorpiovenator* arroja información novedosa, no solo desde el punto de vista de la reconstrucción de los músculos y el arreglo que habrían tenido, sino que constituye el primer aporte miológico del pie de un terópodo utilizando el marco comparativo del EPB. Entre los principales resultados se destaca la presencia de varios músculos ocupando posiciones con orígenes proximales (a diferencia de la condición plesiomórfica presente en cocodrilos) asemejándose a la disposición presente en las aves; de esta manera, varios músculos importantes (*m. extensor digitorum longus, m.tibialis anterior, mm. gastrocnemii, mm. fibulares; m. flexor digitorum longus*) tendrían un origen en cercanías de la articulación femorotibial, sea en el fémur distal, o bien en la fíbula y/o tibia proximal. No obstante, la mayoría de las inserciones de estos músculos en el autopodio no habrían experimentado una migración distal como se observa comúnmente en aves. Sin embargo, algunas posibles excepciones, como el *m. flexor digitorum longu*s y *m. extensor digitorum longus*, indicarían una naturaleza intermedia entre lo observado en cocodrilos y aves. Varias de estas inferencias están basadas en la morfología del pie de *Skorpiovenator*, el cual se caracteriza por la presencia del metatarsiano V, los metatarsianos II-IV sin fusionar (no obstante fuertemente en contacto entre sí en el tercio proximal), la presencia de complejo astrágalo-calcáneo, y la fíbula distal sin reducir (cuando se la compara con la condición aviana). Algunos de estos caracteres se encuentran parcialmente compartidos con cocodrilos, como los metatarsianos sin fusionar y la presencia del metatarsiano V. Por otro lado, el complejo astrágalo-calcáneo y la fíbula de *Skorpiovenator* (y de casi todos los terópodos averostros) son diferentes, ya que los cocodrilos presentan tarsianos libres (articulación crurotarsal) y la fíbula distal no está reducida. Asimismo, algunas características autopodiales de *Skorpiovenator* no están presentes en aves, ya que éstas presentan un elevado grado de fusión en varios elementos (i.e., tibiotarso, tarsometatarso) así como también carecen de otros (i.e. metatarsiano V y fíbula distal). Esto indicaría que la musculatura pedal de *Skorpiovenator*, así como en abelisáuridos y terópodos no avianos en general, tendría una combinación de caracteres presentes en

ambos grupos de arcosaurios actuales, pero con rasgos mayoritariamente compartidos con Neornithes.

La reconstrucción muscular incluyó numerosos músculos intrínsecos del pie (i.e., origen e inserción en el autopodio), los cuales actuarían funcionando en los movimientos finos de los dedos. De estos músculos, varios flexores ocuparían la superficie ventral del autopodio, en conjunto con otros músculos con orígenes por fuera del pie (e.g., *mm. gastrocnemii*), como los *mm. flexores digitorum breves superficiales* y *mm. flexores digitorum breves profundus*, los cuales se insertarían en las falanges proximales. No obstante, la morfología de las articulaciones metatarsiano-falangeales indicaría que *Skorpiovenator* no tendría la capacidad de extender o flexionar los dedos independientemente, como sí ocurriría en el linaje de los dromeosáuridos con la especialización del dígito II (Ostrom, 1969; Bishop, 2019). Así, los paquetes musculares autopodiales (flexores y extensores) que habrían actuado en los movimientos finos de los dedos no tendrían grandes diferencias en el volumen muscular, excepto por aquellos músculos del dedo I, el cual está presente pero reducido, y por lo tanto los músculos de este dígito estarían sustancialmente reducidos (*m. flexor hallucis longus*, *m. extensor hallucis longus*). Además, los *mm. interdigitii* también habrían estado presentes "llenando" el espacio entre los metatarsianos, actuando mediante la adducción en la estabilidad del metatarso de una forma similar a lo que se observa en cocodrilos.

Asimismo, el conjunto de músculos flexores formarían el grueso de la almohadilla ventral del pie, en la cual la capa superficial a la musculatura estaría caracterizada por un recubrimiento córneo. Es interesante traer a discusión esto debido a que se ha reportado la presencia de almohadillas plantares en terópodos no avianos como el carcarodontosáurido *Concavenator* (Cuesta et al., 2015), para el cual los autores identificaron estas estructuras y las consideraron homólogas a la podoteca aviana siendo una característica potencialmente más amplia entre los terópodos de lo que se pensaba. Por otro lado, White et al. (2016) en la reconstrucción del pie del megaraptórido *Australovenator*, también interpretaron una podoteca en base a sus comparaciones con el emú actual. Si la musculatura flexora que ocupa la superficie ventral del autopodio (al menos lo inferido en *Skorpiovenator*) es reminiscente a la condición cocodriliana, y externamente estuviera cubierta por una podoteca similar a la presente en aves actuales (como lo hipotetizado para *Concavenator*), entonces podría estar indicando también una evolución en mosaico. Sin embargo, hasta la fecha no

existe ningún registro de tejidos blandos preservados en el pie de terópodos abelisáuridos que permita hacer una conjetura menos especulativa; pero establece un punto inicial interesante en lo que concierne a las futuras interpretaciones del tejido blando en el pie de los terópodos. De esta forma, no solo la información osteológica y muscular debe ser incorporada, sino también los datos provenientes de análisis biomecánicos y de la icnología.

Finalmente, la última contribución de la presente tesis concierne a la neumaticidad craneana y postcraneana. La neumaticidad craneana de los abelisáuridos ha sido quizás uno de los tópicos paleobiológicos más tratados de este grupo en los años recientes, pero ha estado relativamente sesgada hacia la neumaticidad del neurocráneo. Los recesos neumáticos en el cráneo de *Skorpiovenator* incluyen el receso promaxilar, receso lacrimal, recesos del neurocráneo (receso basiesfenoidal y lateral timpánico) y recesos paracondilares, entre otros, soportando parte de la hipótesis 4 de la presente tesis la cual postulaba la presencia de senos aéreos en el cráneo en base a la identificación de correlatos neumáticos. En el caso de los nasales de *Skorpiovenator*, las cavidades internas corresponden a canales con un origen probablemente neurovascular, y no neumático, a diferencia del gran receso nasal de *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). En el caso de la cavidad interna del articular de *Skorpiovenator*, su origen es ambiguo pudiendo ser neumático y/o neurovascular. Esto plantea interrogantes respecto a la posible extensión de la neumatización en las mandíbulas así como las características neurovasculares en estos elementos. Cabe destacar que no se conocen estudios en Abelisauridae derivados de tomografías sobre las mandíbulas, por lo que constituye un campo prometedor a futuro.

La ausencia de recesos frontales en *Skorpiovenator* también es llamativa debido a que este tipo de cavidades se hallan desarrolladas en mayor o menor medida en otros ceratosaurios (e.g., *Ceratosaurus*, *Carnotaurus*, *Majungasaurus*) y plantea interrogantes en cuanto a la incidencia de los senos paranasales en estos terópodos. Estos senos neumáticos, y sus divertículos subsidiarios, habrían invadido numerosos huesos asociados con la cavidad anteorbital (maxilar, lacrimal, nasales) y otros elementos circundantes (yugal, frontal, palatinos, pterigoide, ectopterigoides) en numerosos terópodos no avianos (allosauroideos, megalosáuridos tiranosauridos, megaraptóridos,

maniraptoriformes basales); no obstante, en Abelisauridae los correlatos neumáticos indicarían un relativamente menor desarrollo de los senos aéreos. Con la posible excepción de *Majungasaurus*, quien posee recesos conspicuos en los nasales y el frontal, los restantes abelisáuridos como *Skorpiovenator*, *Abelisaurus*, y *Carnotaurus* demuestran una marcada reducción de la neumaticidad asociada a la incidencia de los senos paranasales. Por ejemplo, *Skorpiovenator* y *Carnotaurus* no poseen recesos nasales; por el contrario, las únicas estructuras internas son canales neurovasculares (Cerroni et al., 2020b). En cuanto a la invasión de divertículos en los frontales, *Skorpiovenator* carece completamente de ellos, mientras que *Carnotaurus* posee recesos frontales en ambos cuernos (Cerroni et al., 2020a), pero notablemente menores a la gran cavidad neumática que caracteriza el cuerno de *Majungasaurus* (Sampson y Witmer, 2007). Más alla de las diferencias cualitativas en la neumatización paranasal, queda como perspectiva a futuro integrar esta información con la función que habrían cumplido estos senos en el sistema respiratorio (para ver una discusión detallada de hipótesis propuestas se recomienda ver Witmer, 1997a), así como su posible relación con los factores ambientales de los ecosistemas del Cretácico.

En cuanto a la neumaticidad postcraneana, se observa que *Skorpiovenator* presenta varias de las características neumáticas asociadas con la invasión de sacos aéreos pulmonares así como de los divertículos pulmonares en sí, como se ha planteado en otros terópodos (Britt, 1993; Paul, 2001; O'Connor y Claessens, 2004; O'Connor, 2006), soportando la hipótesis 5 de este trabajo. Esto incluye la extensa neumatización del arco neural a lo largo de la serie cervical postatlantal y las vértebras dorsales, a diferencia de *Majungasaurus*, donde solo las costillas cervicales están neumatizadas (O'Connor, 2007). La presencia continua de pleurocelos y costillas neumatizadas indica una cierta regionalización de la neumaticidad. Estas características concuerdan con lo planteado por varios autores previamente (Paul, 2001; O'Connor y Claessens, 2004; Brocklehurst et al., 2020), quienes indicaron que la presencia de pulmones fuertemente adheridos a la región dorsomedial de la cavidad torácica en aves, serían la fuente de neumatización de elementos axiales, los cuales poseen pleurocelos característicos en los centros vertebrales. Además, no solo los rasgos neumáticos de las costillas permiten hacer este tipo de interpretaciones. Como plantearon algunos autores recientemente, las costillas dorsales también presentarían otras características asociadas funcionalmente a pulmones rígidos y fijos a la columna, de una manera similar a los presentes

actualmente en aves. Estas características incluyen: una amplia distancia entre el capítulo y tubérculo, lámina capitulotubercular transversalmente fina, y la articulación entre costillas y vértebras que genera un aspecto "surcado" en el aspecto dorsal de la cavidad torácica (Schachner et al., 2009; Brocklehurst et al., 2020). La presencia de este tipo de pulmones estaría ampliamente presente en dinosaurios terópodos, aunque no habrían alcanzado el grado de desarrollo presente actualmente en las aves (Schachner et al., 2009).

En base a las características expuestas, es posible inferir la posición y extensión relativa de los pulmones en *Skorpiovenator*. Otro resultado interesante, es que el grado de neumatización posiblemente esté correlacionada con el tamaño corporal como fue planteado por Benson et al. (2011). Así, la variación en la extensión de los pleurocelos en los centros vertebrales de abelisáuridos como *Skorpiovenator*, *Majungasaurus* y *Carnotaurus* podría estar relacionada con el rango de tamaños estimados; no obstante, constituye una conjetura que requiere más muestreos en taxones y análisis cuantitativos de los rasgos neumáticos.

CONCLUSIONES

En conjunto, se puede inferir a partir de los múltiples aspectos descriptos que *Skorpiovenator bustingorryi*:

I. Desde la palehistología del ejemplar holotipo:

- Tuvo un crecimiento relativamente rápido en las primeras etapas de crecimiento y se desaceleró en las etapas avanzadas de la ontogenia.
- Constituye un espécimen adulto que alcanzó la madurez somática presentando una estrategia de crecimiento cíclico.
- Se caracterizaba por presentar varios tejidos originados por metaplasia como una dermis osificada en huesos craneanos asociada a una cubierta queratinosa.
- El cuello posee costillas cervicales elongadas que podrían constituir tendones osificados, pero la evidencia no es conclusiva.

II. Desde la reconstrucción muscular:

- *Skorpiovenator* presenta una combinación de caracteres que permiten inferir numerosos músculos presentes en ambos grupos vivientes de Archosauria. Muchos de estos músculos tendrían orígenes topográficamente similares a los presentes en aves actuales, mientras que algunas de las inserciones retendrían posiciones como las observadas en cocodrilos (e.g., *m. tibialis anterior*). No obstante, en algunos casos, ciertos músculos poseen posiciones anatómicamente intermedias a las presentes en cocodrilos y aves (e.g., *m. flexor digitorum longus*).

- *Skorpiovenator* tendría un *m. caudomfemoralis longus* que retendría la condición ancestral de Archosauria consistente con un origen en la superficie ventral de los procesos transversos, y el cual caracterizaría a un apéndice caudal muy voluminoso.
- La musculatura del pie también presentaría un arreglo con características compartidas con cocodrilos y aves, incluyendo: el desarrollo de músculos con mayor componente carnoso cubriendo el aspecto dorsal y ventral del pie; inserciones separadas del *m. tibialis anterior* y *mm. gastrocnemii*; un patrón intermedio de inserción en algunos músculos importantes en la extensión y flexión de los dedos; la presencia de músculos interdigitales entre los

metatarsianos; y una proyección proximoplantar del metatarso funcionalmente similar al hipotarso aviano. Además, la musculatura pedal flexora ocuparía el aspecto ventral del pie, siendo quizás recubierta por una podoteca.

III. La neumaticidad:

- El esqueleto axial está muy neumatizado mostrando, por un lado, que el cráneo presentaría importantes senos aéreos y divertículos subsidiarios presentes en la cavidad anteorbital y en la región ótica.
- Extensos divertículos neumáticos derivados de los pulmones ocuparían el cuello, la región dorsal posterior, y probablemente la región sacra neumatizando ampliamente los arcos neurales y centros.
- Los pulmones se encontrarían en la región dorsomedial de la cavidad torácica, firmemente adheridos a la columna, y de los cuales proyectarían expansiones, de forma similar a lo que sucede con los pulmones en aves actuales. Como consecuencia, se observa una extensa neumaticidad en los centros vertebrales y costillas de la región anterior del tórax.

BIBLIOGRAFÍA

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: 257-300.

ADAMS J. S., ORGAN C. L. 2005. Histologic determination of ontogenetic patterns and processes in hadrosaurian ossified tendons. Journal of Vertebrate Paleontology, 25: 614-622.

ALLAIN R. 2002. *Poekilopleuron bucklandii*, the theropod dinosaur from the Middle Jurassic (Bathonian) of Normandy. Palaeontology 45(6): 1107-1121.

ALLEN V., MOLNAR J., PARKER W., POLLARD A., NOLAN G., HUTCHINSON J. R. 2014. Comparative architectural properties of limb muscles in Crocodylidae and Alligatoridae and their relevance to divergent use of asymmetrical gaits in extant Crocodylia. Journal of Anatomy 225(6): 569-582.

ARANCIAGA-ROLANDO A. M., CERRONI M. A., NOVAS F.E. 2019. Skull Anatomy and Pneumaticity of the Enigmatic Coelurosaurian Theropod *Bicentenaria argentina*. The Anatomical Record 303(7): 1884-1900.

ARANCIAGA-ROLANDO A. M., GARCIA MARSÀ J. A., NOVAS F. E. 2020. Histology and pneumaticity of *Aoniraptor libertatem* (Dinosauria, Theropoda), an enigmatic mid-sized megaraptoran from Patagonia. Journal of Anatomy 00: 1–16.

ARNET T. 2004. Estructura y remodelado del hueso. En: Moral J. A. R. y Macías J. G. (Eds.). *Osteoporosis y enfermedades del metabolismo mineral*. Universidad de Cantabria. Pp. 1-6.

BAIANO M. A., CERDA I. A. 2017. Bone microstructure of *Quilmesaurus curriei* (Theropoda; Abelisauridae). PeAPA 18(2): R10.

BAIANO M. A., CORIA R. A., CAU A. 2020. A new abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Huincul Formation (lower Upper Cretaceous, Neuquén Basin) of Patagonia, Argentina. Cretaceous Research 110:104408.

BAILLEUL A. M., O'CONNOR J., SCHWEITZER M. H. 2019. Dinosaur paleohistology: Review, trends and new avenues of investigation. PeerJ 7: e7764.

BAKKER R. T. 1972. Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs. Nature 238: 81-85.

BAKKER R. T., WILLIAMS M. 1988. *Nanotyrannus*, a new genus of pygmy tyrannosaur, from the latest Cretaceous of Montana. Hunteria 1(5): 1-30.

BATES K. T., SCHACHNER E. R. 2012. Disparity and convergence in bipedal archosaurs locomotion. Journal of the Royal Society Interface 9: 1339–1353

BAUMEL J. J., RAIKOW R. J. 1993. Arthrologia. En: Baumel J. J., King, A. S., Breazile, J. E., Evans, H. E. & Vanden Berge, J. C. (Eds.). *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. Second Edition*. Cambridge, Massachussets: Publications of the Nutall Ornithological Club 23: 133-187.

BAUMEL J. J., WITMER L. M. 1993. Osteologia: En: Baumel J. J., King, A. S., Breazile, J. E., Evans, H. E. & Vanden Berge, J. C. (Eds.). *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. Second Edition*. Cambridge, Massachussets: Publications of the Nutall Ornithological Club 23: 45-132.

BENSON R. B. 2008. A redescription of *'Megalosaurus' hesperis* (Dinosauria, Theropoda) from the Inferior Oolite (Bajocian, Middle Jurassic) of Dorset, United Kingdom. Zootaxa 1931(1): 57-67.

BENSON R. B. J., BUTLER R. J., CARRANO M. T., O'CONNOR P. M. 2011. Air-filled postcranial bones in theropod dinosaurs: physiological implications and the "reptile"–bird transition. Biological Reviews 87(1): 168-193

BENTON M. J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria. En: Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.). *The Dinosauria*. Second Edition. University of California Press, Berkeley. Pp 7-19.

BERNHARD A., MILOVANOVIC P., ZIMMERMANN E. A., HAHN M., DJONIC D., KRAUSE M., BREER S., PÜSCHEL K., DJURIC M., AMLING M., BUSSE B. 2013. Micro-morphological properties of osteons reveal changes in cortical

bone stability during aging, osteoporosis, and bisphosphonate treatment in women. Osteoporosis International, 24(10): 2671-2680.

BISHOP P.J. 2019. Testing the function of dromaeosaurid (Dinosauria, Theropoda) sickle claws' through musculoskeletal modelling and optimization. PeerJ 7: e7577.

BONAPARTE J. F. 1985. A horned Cretaceous carnosaur from Patagonia. National Geographic Research 1: 149–151.

BONAPARTE J. F. 1986. Les dinosaures (Carnosaures, Allosaurides, Sauropode, Cetiosaurides) du Jurassique moyen de Cerro Condor (Chubut, Argentine). Annales de Paleontologie 72: 247–289.

BONAPARTE J. F. 1991. The Gondwanan theropod families Abelisauridae and Noasauridae. Historical Biology 5: 1–25.

BONAPARTE J. F., NOVAS F. E. 1985. *Abelisaurus comahuensis,* n.g., n.sp., Carnosauria del Cretácico Tardío de Patagonia». Ameghiniana, 29: 259–265

BONAPARTE J. F., NOVAS F. E., CORIA R. A. 1990. Carnotaurus sastrei Bonaparte, the horned, lightly built carnosaur from the middle Cretaceous of Patagonia. Contributions in Science. Natural History Museum of Los Angeles County 416: 1-42.

BORSUK-BIALYNICKA M. 1977. A new camarasaurid sauropod *Opisthocoelicaudia skarzynskii* gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. Palaeontologia Polonica, 37(5): 5-64.

BOUVIER M. 1977. Dinosaur haversian bone and endothermy. Evolution, 31(2): 449-450.

BRINKMAN D. 1980. The hind limb step cycle of *Caiman sclerops* and the mechanics of the crocodile tarsus and metatarsus. Canadian Journal of Zoology 58(12): 2187-2200.

BRINKMANN J. 2010. Vergleichende Untersuchungen an der Hinterextremität palaeognather Vögel im Hinblick auf deren phylogenetische Systematik. Tesis Doctoral Inédita. Eberhard Karls Universitat, Tubingen Pp. 504.

BRITT B. B. 1993. Pneumatic postcranial bones in dinosaurs and other archosaurs. Tesis Doctoral Inédita. University of Calgary Pp. 383.

BRITT B. B. 1997. Postcranial Pneumaticity. En: Currie, P.J. & Padian, K. (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, Pp. 590-593.

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: 1–138.

BROCKLEHURST R. J., SCHACHNER E. R., CODD J. R., SELLERS W. I. 2020. Respiratory evolution in archosaurs. Philosofical Transactions of the Royal Society B 375: 20190140.

BRUM A. S., MACHADO E. B., DE ALMEIDA CAMPOS D., KELLNER A. W. A. 2016. Morphology and internal structure of two new abelisaurid remains (Theropoda, Dinosauria) from the Adamantina Formation (Turonian–Maastrichtian), Bauru Group, Paraná Basin, Brazil. Cretaceous Research 60: 287-296.

BRUM A. S., MACHADO E. B., DE ALMEIDA CAMPOS D., KELLNER A. W. A. 2018. Description of uncommon pneumatic structures of a noasaurid (Theropoda, Dinosauria) cervical vertebra from the Bauru Group (Upper Cretaceous), Brazil. Cretaceous Research 85: 193-206.

BRYANT H., SEYMOUR K. L. 1990. Observation and comments on the reliability of muscle reconstruction in fossil vertebrates. Journal of Morphology 206: 109-117.

BRYANT H., RUSSELL A. P. 1992. The role of phylogenetic analysis in the inference of unpreserved attributes of extinct taxa. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 337: 405-418.

BUFFRÉNIL V. DE. 1982. Morphogenesis of bone ornamentation in extant and extinct crocodilians. Zoomorphology 99(2): 155-166.

BUFFRÉNIL V. DE, MAZIN J. M. 1989. Bone histology of *Claudiosaurus germaini* (Reptilia, Claudiosauridae) and the problem of pachyostosis in aquatic tetrapods. Historical Biology 2(4): 311-322.

BUFFRÉNIL V. DE, SIRE J. Y., RAGE J. C. 2010. The histological structure of glyptosaurine osteoderms (Squamata: Anguidae), and the problem of osteoderm development in squamates. Journal of Morphology 271(6): 729-737.

BUFFRÉNIL V. DE, CLARAC F., FAU M., MARTIN S., MARTIN B., PELLÉ E., LAURIN M. 2014. Differentiation and growth of bone ornamentation in vertebrates: a comparative histological study among the Crocodylomorpha. Journal of morphology 276(4): 425-445.

BURCH S. H. 2014. Complete forelimb myology of the basal theropod dinosaur *Tawa hallae* based on a novel robust muscle reconstruction method. Journal of Anatomy 225(3): 271-297.

BURCH S. H. 2017. Myology of the forelimb of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda, Abelisauridae) and the morphological consequences of extreme limb reduction. Journal of Anatomy 231(4): 515-531.

BUTLER R.J., BARRETT P.M., GOWER D.J. 2009. Postcranial skeletal neumaticity and air-sacs in the earliest pterosaurs. Biology Letters 5: 557-560.

BYBEE P.J., LEE A.H., LAMM E.-T. 2006. Sizing the Jurassic Theropod dinosaur *Allosaurus*: assessing growth strategy and evolution of ontogenetic scaling of limbs. Journal of Morphology 267: 347-359

CALVO J. O., RUBILAR-ROGERS D., MORENO K. 2004. A new abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from northwest Patagonia. Ameghiniana 41: 555–563.

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: 409-414.

CANALE J. I., NOVAS F. E., SALGADO L., CORIA R. A. 2014. Cranial ontogenetic variation in *Mapusaurus roseae* (Dinosauria: Theropoda) and the probable role of heterochrony in carcharodontosaurid evolution. Palaontologische Zeitschrift 89: 983–993.

CANALE J. I., CERDA I. A., NOVAS F. E., HALUZA A. 2016. Small-sized abelisaurid (Theropoda: Ceratosauria) remains from the Upper Cretaceous of northwest Patagonia, Argentina. Cretaceous Research 62: 18-28.

CANALE J. I., APESTEGUÍA S., GALLINA P. A., GIANECHINI, F. A., HALUZA A. 2017. The oldest theropods from the Neuquén Basin: Predatory dinosaur diversity from the Bajada Colorada Formation (Lower Cretaceous: Berriasian–Valanginian), Neuquén, Argentina. Cretaceous Research 71: 63-78.

CANALE J. I., CERRONI M. A., BAIANO M. A. 2019. New appendicular material of *Skorpiovenator bustingorryi* (Theropoda: Abelisauridae) from the Huincul Formation (Cenomanian, Upper Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina, Libro de resúmenes*. 2019: 43.

CARRANO M. T. 2000. Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion. Paleobiology 26(3): 489-512.

CARRANO M. T. 2007. The appendicular skeleton of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology 27 Memoir 8: 163–179.

CARRANO M. T., HUTCHINSON J.R. 2002. Pelvic and Hindlimb musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). Journal of Morphology 253: 207-228.

CARRANO M. T., SAMPSON, S. 2008. The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). Journal of Systematic Palaeontology 6: 183-236.

CARRANO M. T., SAMPSON S. D., FORSTER C. A. 2002. The osteology of *Masiakasaurus knopfleri*, a small abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology 22: 510–534.

CARRANO M. T., LOEWEN M. A., SERTICH J. J. W. 2011. New materials of *Masiakasaurus knopfleri* Sampson, Carrano, and Forster, 2001, and implications for the morphology of the Noasauridae (Theropoda: Ceratosauria). Smithson. Contributions in Paleobiology 95.

CASE T. J. 1978. On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. The Quarterly Review of Biology 53: 243-282.

CASTANET J., NEWMAN D. G., GIRONS H. S. 1988. Skeletochronological data on the growth, age, and population structure of the tuatara, Sphenodon punctatus, on Stephens and Lady Alice Islands, New Zealand. Herpetologica 25-37.

CASTANET J., FRANCILLON VIEILLO T. H., MEUNIER F. J., DE RICQLÈS A. 1993. Bone and individual aging. En: B.K. Hall (ed.). *Bone*, Vol 7, CRC Press, Boca Raton. Pp. 245-283.

CAU A., SERVENTI P. 2017. Origin attachments of the caudofemoralis longus muscle in the Jurassic dinosaur *Allosaurus*. Acta Palaeontologica Polonica 62(2): 273-277.

CERDA I.A. 2009. Consideraciones sobre la histogénesis de las costillas cervicales en los dinosaurios saurópodos. Ameghiniana 46: 193–198.

CERDA I. A. 2010. Estudio paleohistológico de *Saltasaurus* y *Neuquensaurus* (Dinosauria, Saurópoda, Titanosauria). Tesis Doctoral Inédita. Universidad Nacional del Comahue, Pp. 455.

CERDA I. A. 2015. Estudio paleohistológico del holotipo de *Aucasaurus garridoi* (Theropoda: Abelisauridae), aspectos paleobiológicos inferidos. Ameghiniana 52 (1): R6.

CERDA I. A., CHINSAMY A. 2012. Biological implications of the bone microstructure of the Late Cretaceous ornithopod dinosaur *Gasparinisaura cincosaltensis*. Journal of Vertebrate Paleontology 32: 355-368.

CERDA I. A., POWELL J. E. 2010. Dermal armor histology of *Saltasaurus loricatus*, an Upper Cretaceous sauropod dinosaur from Northwest Argentina. Acta Palaeontologica Polonica 55(3): 389-398.

CERDA I. A., POL D. 2019. Plasticidad fenotípica del crecimiento en el sauropodomorfo basal *Mussaurus patagonicus* Bonaparte y Vince 1979: evidencia paleohistológica. PeAPA 19 (2): R30-31.

CERDA I.A., PORFIRI J.D. 2018. Histología ósea de estructuras de inserción dental en un terópodo Abelisauroidea de Patagonia. PeAPA 19 (1): R12.

CERDA I. A., CASAL G. A., MARTINEZ R. D., IBIRICU L. M. 2015. Histological evidence for a supraspinous ligament in sauropod dinosaurs. Royal Society Open Science 2(10): 150369.

CERDA I. A., CHINSAMY A., POL D., APALDETTI C., OTERO A., POWELL J. E., et al. 2017. Novel insight into the origin of the growth dynamics of sauropod dinosaurs. PLoS ONE 12(6): e0179707.

CERDA I. A., GASPARINI Z., CORIA R. A., SALGADO L., REGUERO M., PONCE D., GONZÁLEZ R., JANNELLO J. M., MOLY J. J. 2019. Paleobiological inferences for the Antarctic dinosaur *Antarctopelta oliveroi* (Ornithischia: Ankylosauria) based on bone histology of the holotype. Cretaceous Research 103: 104171.

CERDA I. A., PEREYRA M. E., GARRONE M., PONCE D., NAVARRO T. G., GONZÁLEZ R., MILITELLO M., LUNA C., JANNELLO J. M. 2020. A basic guide for sampling and preparation of extant and fossil bones for histological studies. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 20(1): 15-28.

CERRONI M. A., PAULINA-CARABAJAL A. 2019. Novel information on the endocranial morphology of the abelisaurid theropod *Carnotaurus sastrei*. Comptes Rendus Palevol 18(8): 985-995.

CERRONI M. A., AGNOLIN F. L., BRISSON EGLI F., NOVAS F. E. 2019. The phylogenetic position of *Afromimus tenerensis* Sereno, 2017 and its paleobiogeographical implications. Journal of African Earth Sciences 159: 103572.

CERRONI M. A., CANALE J. I., NOVAS F. E. 2020a. The skull of *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985 revisited: insights from craniofacial bones, palate and lower jaw. Historical Biology: 1-42.

CERRONI M. A., CANALE J. I., NOVAS F. E., PAULINA-CARABAJAL, A. 2020b. An exceptional neurovascular system in abelisaurid theropod skull: New evidence from *Skorpiovenator bustingorryi*. Journal of Anatomy: 00-15.

CERRONI M.A., MOTTA M. J., AGNOLÍN F. L., ARANCIAGA ROLANDO A. M., BRISSÓN EGLI F. and NOVAS F. E. 2020c. A new abelisaurid from the Huincul Formation (Cenomanian-Turonian; Upper Cretaceous) of Río Negro province, Argentina. Journal of South American Earth Sciences 98: 102–445.

CHINSAMY A. 1990. Physiological implications of the bone histology of *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Theropoda). Palaeontologia Africana 27: 77–82.

CHINSAMY, A. 1994. Dinosaur bone histology: implications and inferences. The Paleontological Society Special Publications 7: 213-228.

CHINSAMY, A. 1997. Assessing the biology of fossil vertebrates through bone histology. En: Currie, J. P. and Padian, K. (Eds.). *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press.

CHINSAMY A., HILLENIUS W. J. 2004. Physiology of nonavian dinosaurs. En: Weishampel D. B., Dodson P. & Osmolska H. (Eds). *The Dinosauria.* Second edition. University of California Press, Berkeley. Pp 643-659.

CHINSAMY A., RAATH M.A. 1992. Preparation of bone for histological study. Palaeontologia Africana 29: 39-44.

CHINSAMY A., TUMARKIN DERATZIAN A. 2009. Pathologic bone tissues in a turkey vulture and a nonavian dinosaur: implications for interpreting endosteal bone and radial fibrolamellar bone in fossil dinosaurs. The Anatomical Record 292: 1478-1484.

CHINSAMY A., RICH T., VICKERS RICH P. 1998. Polar dinosaur bone histology. Journal of Vertebrate Paleontology 18: 385-390.

CHINSAMY A., CHIAPPE L. M., MARUGÁN-LOBÓN J., CHUNLING G., FENGJIAO Z. 2013. Gender identification of the Mesozoic bird *Confuciusornis sanctus*. Nature Communications, 4(1): 1-5.

CHINSAMY-TURAN A. 2005. *The Microstructure of Dinosaur Bone*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD. Pp. 195.

CHURE D. J., MADSEN J. H. 1996. Variation in aspects of the tympanic pneumatic system in a population of *Allosaurus fragilis* from the Morrison Formation (Upper Jurassic). Journal of Vertebrate Paleontology 16(1): 63-66.

CLAESSENS L. P. A. M., O'CONNOR P. M., UNWIN D. M. 2009. Respiratory evolution facilitated the origin of pterosaur flight and aerial gigantism. PLoS ONE 4: e4497.

COLBERT E. H. 1989. The Triassic dinosaur *Coelophysis*. Museum of Northern Arizona Bulletin 57:1–160.

CONG L., HOU L., WU X-C., HOU J. 1998. The gross anatomy of *Alligator sinensis* Fauvel [en chino]. Beijing, Science Press. Pp. 388.

COOPER M. R. A. 1981. The prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen from Zimbawe: its biology, mode of life and phylogenetic significance. Occasional Papers of the National Museums and Monuments of Rhodesia B, Natural Sciences 6: 689-840.

COPE E. D. 1877. On a gigantic saurian from the Dakota epoch of Colorado. Paleontological Bulletin 25: 5-10.

CORIA R. A., SALGADO L. 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. Nature 377(6546): 224-226.

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: 71–118.

CORIA R. A., CHIAPPE L. M., DINGUS L. 2002. A new close relative of *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, 1985 (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. Journal of Vertebrate Paleontology 22: 460-465.

CUESTA E. 2018. *Concavenator corcovatus* (Theropoda, Dinosauria) from Las Hoyas fossil site (Early Cretaceous, Cuenca, Spain): Taphonomic, phylogenetic and morphofunctional analyses. Tesis doctoral inédita. Universidad Autónoma de Madrid, Pp. 350.

CUESTA E., DIAZ-MARTINEZ I., ORTEGA F., SANZ, J. L. 2015. Did all theropods have chicken-like feet? First evidence of a non-avian dinosaur podotheca. Cretaceous Research 56: 53-59.

CURREY J. 2003. The many adaptations of bone. Journal of Biomechanics 36: 1487–1495.

CURRIE P. J. 1997a. Theropoda. En: Currie, J. P. and Padian, K. (Eds.). *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press. Pp. 731-737.

CURRIE P. J. 1997b. Braincase anatomy. En: Currie, J. P. and Padian, K. (Eds.). *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press. Pp. 81-83.

CURRIE P. J., ZHAO X. J. 1993. A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. Canadian Journal of Earth Sciences 30(10): 2037-2081.

CURRY ROGERS K., KULIK Z. 2018. Osteohistology of *Rapetosaurus krausei* (sauropoda: titanosauria) from the upper cretaceous of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology 38(4): 1-24.

D'EMIC M., CURRY ROGERS K., O´CONNOR P. 2017. Bone histology reveals unusual life history in the theropod dinosaur *Majungasaurus crenatissimus* from the latest Cretaceous of Madagascar. SVP meeting Journal of Vertebrate Paleontology, program and abstracts: 124.

D'EMIC. M., O'CONNOR P. M., PASCUCCI T. R., GAVRAS J. N., MARDAKHAYAVA E., LUND E. K. 2019. Evolution of high tooth replacement rates in theropod dinosaurs. PloS One 14(11): e0224734.

DELCOURT R. 2017. Revised morphology of *Pycnonemosaurus nevesi* Kellner & Campos, 2002 (Theropoda: Abelisauridae) and its phylogenetic relationships. Zootaxa 4276(1): 1-45.

DELCOURT R. 2018. Ceratosaur palaeobiology: new insights on evolution and ecology of the southern rulers. Scientific Reports 8: 9730.

DEPÉRET C. 1896. Sur l'existence de dinosauriens sauropodes et théropodes dans le Crétacé supérieur de Madagascar. Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris 122: 483–485.

DILKES D. W. 2000. Appendicular myology of the hadrosaurian dinosaur *Maiasaura peeblesorum* from the Late Cretaceous (Campanian) of Montana. Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh 90(2): 87-125.

DIOGO R., ZIERMANN J. M., MOLNAR J., SIOMAVA N., ABDALA V. 2018 *Muscles of chordates: development, homologies, and evolution*. Boca Raton, FL: CRC Press. Pp. 648.

DUNCKER, H. R. 2004. Vertebrate lungs: structure, topography and mechanics: A comparative perspective of the progressive integration of respiratory system, locomotor apparatus and ontogenetic development. Respiratory physiology & neurobiology 144(2-3): 111-124.

DUFEAU D. 2011. The evolution of cranial pneumaticiy in Archosauria: patterns of paratympanic sinus development. Tesis Doctoral Inédita. Faculty of the College of Arts and Sciences of Ohio University, Pp. 175.

EDDY D. R., CLARKE J. A. 2011. New information on the cranial anatomy of *Acrocanthosaurus atokensis* and its implications for the phylogeny of Allosauroidea (Dinosauria: Theropoda). PloS One 6(3): e17932.

EKHTIARI S., CHIBA K., POPOVIC S., CROWTHER R., WOHLN G., WONG A. K. O., CROWTHER M. A. 2020. First case of osteosarcoma in a dinosaur: a multimodal diagnosis. The Lancet. Oncology 21(8): 1021-1022.

ENLOW D.H., BROWN S.O. 1956. A comparative histological study of fossil and recent bone tissue. Part I. Texas Journal of Science 8: 405-443.

ERICKSON, G.M. 1997. Age determination of dinosaurs. En: P.J. Currie y K, Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, pp. 4-5.

ERICKSON, G. M. 2005. Assessing dinosaur growth patterns: a microscopic revolution. Trends in Ecology and Evolution 20: 677-684.

ERICKSON G. M., CURRY ROGER K., YERBY S. A. 2001. Dinosaurian growth patterns and avian rapid growth rates. Nature 412: 429-433.

ERICKSON G. M., MAKOVICKY P. J., INOUYE B. D., ZHOU C.-F., GAO K.-Q. 2009. A life table for Psittacosaurus lujiatunensis: initial insights into ornithischian dinosaur population biology. The Anatomical Record 292: 1514-1521.

EVANS D., BARRET P., BRINK K. S., CARRANO M. 2015. Osteology and bone microstructure of new, small theropod dinosaur material from the early Late Cretaceous of Morocco. Gondwana Research 27: 1034–1041.

EZCURRA M. D. 2016. The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. PeerJ 4: e1778.

EZCURRA M. D., NOVAS F. E. 2016. Theropod dinosaurs from Argentina. Contribuciones del MACN. Pp. 139-156.

EZCURRA M. D., AGNOLIN F. L., NOVAS F. E. 2010. An abelisauroid dinosaur with a non-atrophied manus from the Late Cretaceous Pari Aike Formation of southern Patagonia. Zootaxa 2450(1): 1-25.

FARKE A. A., SERTICH J. J. W. 2013. An abelisauroid theropod dinosaur from the Turonian of Madagascar. PLoS One 8 (4).

FAUX C. M., PADIAN K. 2007. The opistothonic posture of vertebrate skeletons: postmorten contraction or death throes?. Paleobiology 33: 201-226.

FECHNER R. 2009. Morphofunctional evolution of the pelvic girdle and hindlimb of Dinosauromorpha in the lineage to Sauropoda. Tesis Doctoral Inédita. Universität München, Pp. 197.

FEDOROV A., BEICHEL R., KALPATHY-CRAMER J., FINET J., FILLION-ROBIN J. C., PUJOL S., BUATTI J. 2012. 3D Slicer as an image computing platformfor the Quantitative Imaging Network. Magnetic Resonance Imaging 30: 1323–1341.

FELDER A. A., PHILLIPS C., CORNISH H., COOKE M., HUTCHINSON J. R., DOUBE M. 2017. Secondary osteons scale allometrically in mammalian humerus and femur. Royal Society open science 4(11): 170431.

FILIPPI L. S., MÉNDEZ A. H., JUÁREZ VALIERI R. D., GARRIDO A. C. 2016. A new brachyrostransz with hypertrophied axial structures reveals an unexpected radiation of latest Cretaceous abelisaurids. Cretaceous Research 61: 209–219.

FILIPPI L. S., MÉNDEZ A. H., GIANECHINI F. A., VALIERI R. D. J., GARRIDO A. C. 2018. Osteology of Viavenator exxoni (abelisauridae; furileusauria) from the Bajo de la Carpa formation, NW patagonia, Argentina. Cretaceous Research 83: 95-119.

FRANCILLON-VIEILLOT H., BUFFRÉNIL V. DE, CASTANET J., GÉRAUDIE J., MEUNIER F. J., SIRE J. Y., ZYLBERBERG L., RICQLÉS A. DE. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En: J.G. Carter (Ed.) Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends, Vol. 1. Van Nostrand Reinhold, Nueva York, Pp. 471–530.

GALLINA P. A. 2012. Histología ósea del titanosaurio Bonitasaura salgadoi (Dinosauria: Sauropoda) del Cretácico superior de Patagonia. Ameghiniana 49 (3): 289–302.

GALTON P.M. 1969. The pelvic musculature of the dinosaur *Hypsilophodon* (Reptilia: Ornithischia). Postilla 131: 1-64.

GANGL D., WEISSENGRUBER G. E., EGERBACHER M., FORSTENPOINTNER G. 2004. Anatomical description of the muscles of the pelvic limb in the ostrich (Struthio camelus). Anatomia, Histologia, Embryologia 33(2): 100-114.

GARCÍA MARSÀ J. A., AGNOLÍN F. L., NOVAS, F. 2019. Bone microstructure of *Vegavis iaai* (Aves, Anseriformes) from the Upper Cretaceous of Vega Island, Antarctic Peninsula. Historical Biology 31(2): 163-167.

GATESY S. M. 1990. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. Paleobiology 16(2): 170-186.

GATESY S. M. 1991. Hind limb movements of the American alligator (Alligator mississippiensis) and postural grades. Journal of Zoology 224: 577-588.

GATESY S. M. 1995. Functional evolution of the hindlimb and tail from basal theropods to birds. Functional morphology in vertebrate paleontology, 219-234.

GAUTHIER J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. Memoirs of the California Academy of Sciences 8: 1-55.

GILMORE C. W. 1920. Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United States National museum: with special reference to the genera *Antrodemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosaurus*. Bulletin of United States National Museum 110: 1–159.

GOODWIN M. B., HORNER J. R. 2004. Cranial histology of pachycephalosaus (Ornithischia: Marginocephalia) reveals transitory structures inconsistent with head butting behaviour. Paleobiology 30: 253-267.

GONZÁLEZ R., GALLINA P. B., CERDA I. A. 2017. Multiple paleopathologies in the dinosaur *Bonitasaura salgadoi* (Sauropoda: Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia Argentina. Cretaceous Research 79, 159–170.

GREGORY W. K., CAMP C. L. 1918. Studies in comparative myology and osteology. Nro. III. Bulletin of the American Museum of Natural History 38: 447-563.

GRILLO O. N., AZEVEDO S. A. 2011. Pelvic and hind limb musculature of *Staurikosaurus pricei* (Dinosauria: Saurischia). Anais da Academia Brasileira de Ciências 83(1): 73-98.

GEORGE J. C., BERGER A. J. 1966. Avian Myology. New York: Academic Press, pp. 500.

GROSS W. 1934. Die Typen des mikroskopischen Knochenbaues bei fossilen Stegocepahlen und Reptilien. Zeitschrift der Anatomie und Entwicklungsgeschichte 203: 731-764.

HANNA R. R. 2002. Multiple injury and infections in a sub-adult theropod dinosaur *Allosaurus fragilis* with comparisons to allosaur pathology in the Cleveland-Lloyd dinosaur quarry collection. Journal of Vertebrate Paleontology 22: 76- 90.

HATTORI S. 2016. Evolution of the hallux in non-avian theropod dinosaurs. Journal of Vertebrate Paleontology 36(4): e1116995.

HAUGHTON S. 1868. On the muscular anatomy of the Alligator. Journal of Natural History 1(4): 282-292.

HIERONYMUS T. 2009. Osteological corelates of cephalic skin structures in Amniota: documenting the evolution of distplay and feeding structures with fossil data. Tesis Doctoral Inédita. Ohio University, Pp. 254.

HILL R. V. 2006. Comparative Anatomy and Histology of Xenarthran Osteoderms. Journal of Morphology 267: 1441–1460.

HOLLIDAY C. M. 2009. New insights into Dinosaur jaw muscle anatomy. Anatomical Record 292:1246–1265.

HOLTZ T. R., MOLNAR R. E., CURRIE P. J. 2004. Basal Tetanurae. En: Weishampel D. B., Dodson P. & Osmolska H. (Eds). *The Dinosauria*. Second edition. University of California Press, Berkeley. Pp. 71–110.

HORNER J. R., PADIAN K. 2004. Age and growth dynamics of *Tyrannosaurus rex*. Proceding Royal Society of London 271: 1875-1880.

HORNER J.R., GODWIN M.J. 2009. Extreme Cranial Ontogeny in the Upper Cretaceous Dinosaur *Pachycephalosaurus*. PLoS ONE 4(10): e7626.

HORNER J.R., DE RICQLÈS A., PADIAN K. 1999. Variation in skeletochronological indicators: implications for age assessment and physiology. Paleobiology 25: 295-304.

HORNER J. R., DE RICQLÈS A., PADIAN K. 2000. Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maisaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. Journal of Vertebrate Paleontology 20: 115-129.

HORNER J. R., WOODWARD H. N., BAILLEUL A. M. 2016. Mineralized tissues in dinosaurs interpreted as having formed through metaplasia: A preliminary evaluation. Comptes Rendus Palevol 15(1-2): 176-196.

HUDSON G. E. 1937. Studies on the muscles of the pelvic appendages in birds. The American Midland Naturalist 18(1): 1-108.

HUDSON G. E. 1948. Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds II: The heterogeneous order Falconiformes. The American Midland Naturalist 39:102–127.

HUENE F. R. VON, MATLEY C. A. 1933. The Cretaceous Saurischia and Ornithischia of the Central Provinces of India. Memoirs of the Geological Survey of India: Palaeontologica Indica 1: 1–74.

HUTCHINSON J. R. 2001a. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). Zooogical Journal of The Linnean Society 131: 123-168.

HUTCHINSON J. R. 2001b. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). Zooogical Journal of The Linnean Society 131: 169-197.

HUTCHINSON J. R. 2002. The evolution of hindlimb tendons and muscles on the line to crown-group birds. Comparative Biochemistry and Phisiology Part A 133: 1051-1086.

HUTCHINSON J. R., GATESY S. M. 2000. Adductors, abductors, and the evolution of archosaur locomotion. Paleobiology 26: 734-751.

HUTCHINSON J. R., ANDERSON F. C., BLEMKER S. S., DELP S. L. 2005. Analysis of hindlimb muscle moment arms in *Tyrannosaurus rex* using a three-dimensional musculoskeletal computer model: implications for stance, gait, and speed. Paleobiology 31(4): 676-701.HUTCHINSON J. R., RANKIN J. W., RUBENSON J., ROSENBLUTH K. H., SISTON R. A., DELP S. L. 2015. Musculoskeletal modelling of an ostrich (*Struthio camelus*) pelvic limb: influence of limb orientation on muscular capacity during locomotion. PeerJ 3: e1001.

HUTCHINSON J. R., BATES K. T., MOLNAR J., ALLEN V., MAKOVICKY P. J. 2011. A computational analysis of limb and body dimensions in *Tyrannosaurus rex* with implications for locomotion, ontogeny, and growth. PLoS One 6(10): e26037.

IBIRICU L. M., LAMANNA M. C., LACOVARA K. J. 2013. The influence of caudofemoral musculature on the titanosaurian (Saurischia: Sauropoda) tail skeleton: morphological and phylogenetic implications. Historical Biology, 2014, vol. 26, no 4, Pp. 454-471.

IBIRICU L. M., MARTÍNEZ R. D., CASAL G. A. 2018. The pelvic and hindlimb myology of the basal titanosaur *Epachthosaurus sciuttoi* (Sauropoda: Titanosauria). Historical Biology: 1-16.

IBRAHIM N., SERENO P. C., SASSO C. D., MAGANUCO S., FABBRI M., MARTILL D. M., et al. 2014. Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. Science 345: 1613–1616.

JANENSCH W. 1947. Pneumatizitat bei wirbeln von sauropoden und anderen saurischien. Palaeontographica Supplement VII 3: 1-25.

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.

KELLNER A. W., CAMPOS D. D. A. 2002. On a theropod dinosaur (Abelisauria) from the continental Cretaceous of Brazil. Arquivos do Museu Nacional 60(3): 163-170.

KING A.S. 1966. Structural and functional aspects of the aviang lungs and air sacs. International Review of General and Experimental Zoology 2:171–267.

KLEIN N., SANDER, P. M. 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. Paleobiology 34: 247-263.

KLEIN N., SANDER P. M., SUTEERTHORN V. 2009. Bone histology and its implications for the life history and growth of the Early Cretaceous titanosaur Phuwiangosaurus sirindhornae. Geological Society, London, Special Publications 315: 217-228.

KLEIN N., CHRISTIAN A., MARTIN SANDER P. 2012. Histology shows that elongated neck ribs in sauropod dinosaurs are ossified tendons. *Biology Letters* 8(6): 1032–1035.

KLINKHAMER A. J., WILHITE D. R., WHITE M. A., WROE S. 2017. Digital dissection and three-dimensional interactive models of limb musculature in the Australian estuarine crocodile (*Crocodylus porosus*). PloS One 12(4): e0175079.

KOPPE T., NAGAI H., ALT K. W. 1999. The paranasal sinuses of higher primates. Berlin: Quintessence.

KRAUSE D. W., SAMPSON S. D., CARRANO M. T., O'CONNOR P. M. 2007. Overview of the history of discovery, taxonomy, phylogeny, and biogeography of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology Memoir 8: 1-20.

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.

LAMAS L. P., MAIN R. P., HUTCHINSON J. R. 2014. Ontogenetic scaling patterns and functional anatomy of the pelvic limb musculature in emus (*Dromaius novaehollandiae*). PeerJ 2: e716.

LAMANNA M. C., MARTÍNEZ R. D., SMITH J. B. 2002. A definitive abelisaurid theropod dinosaur from the early Late Cretaceous of Patagonia. Journal of Vertebrate Paleontology 22(1): 58-69.

LANDIS W. J., SILVER F. H. 2002. The structure and function of normally mineralizing avian tendons. Comparative Biochemistry and Physiology Part A 133:1135–1157.

LANGER M. C. 2003. The pelvic and hind limb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). PaleoBios 23: 1–40.

LANGER M. C., EZCURRA M. D., BITTENCOURT J. S. NOVAS F. E. 2010. The origin and early evolution of dinosaurs. Biological Reviews 85 (1): 55-110.

LANGER M. C., DE OLIVEIRA MARTINS N., MANZIG P. C., DE SOUZA FERREIRA G., DE ALMEIDA MARSOLA J. C., FORTES E., LIMA R., SANT'ANA L. C. F., DA SILVA VIDAL L., DA SILVA LORENCATO R. H., EZCURRA M. D. 2019. A new desert-dwelling dinosaur (Theropoda, Noasaurinae) from the Cretaceous of south Brazil. Scientific Reports 9 (1): 9379.

LE LOEUFF J., METAIS E., DUTHEIL D., RUBINO J. L., BUFFETAUT E., LAFONT F., CAVIN L., MOREAU F., TONG H., BLANPIED C., SBETA A., 2010. An early Cretaceous vertebrate assemblage from the Cabao Formation of NW Libya. Geological Magazine 147: 750-759.

LEE A. H., WERNING S. 2008. Sexual madurity in growing dinosaurs does not fit reptilian growth models. Proceedings of the National Academy of Sciences 105: 582-587.

LEE A. H., O'CONNOR P. M. 2013. Bone histology confirms determinate growth and small body size in the noasaurid theropod *Masiakasaurus knopfleri*. Journal of Vertebrate Paleontology 33: 865-876.

LEONE GOLD M. E., 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 3790: 1-46.

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.

LONGMAN H. A. 1933. A new dinosaur from the Queensland Cretaceous. Memoirs of the Queensland Museum 10: 131-144.

MACHADO E. B., CAMPOS D. D. A., CALVO J. O., KELLNER A. W. 2013. A new Abelisauroid from the Upper Cretaceous of Brazil. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas 30(2): 446-452.

MADDISON W. P., DONOGHUE M. J., MADDISON D. R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. Systematic Zoology 33: 83-103.

MADSEN J. H. 1976. *Allosaurus fragilis*: a revised osteology. Bulletin of the Utah Geological and Mineral Survey 109: 1–163.

MADSEN J. H., WELLES S. P. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda), a revised osteology. Utah Geological Survey Miscellaneous Publications 2:1–80.

MALLISON H., PITTMAN M., SCHWARZ, D. 2015. Using crocodilian tails as models for dinosaur tails. PeerJ PrePrints e1653.

MANTELL G. A. 1850. On the pelorosaurus; an undescribed gigantic terrestrial reptile whose remains are associated with those of the iguanodon and other saurians in

the strata of Tilgate Forest, in Sussex. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 140: 379-390.

MARSH O. C. 1877. Notice of some new dinosaurian reptiles from the JurassicFormation. American Journal of Science 14 (3): 514-516.

MARSH O. C. 1881. Principal characters of American Jurassic dinosaurs, part V. American Journal of Science 125: 417-423.

MARSH O. C. 1896. The dinosaurs of North America. US Geological Survey, Annual Report 16: 134-414.

MARTINELLI A. G., MARINHO T. S., EGLI F. B., HECHENLEITNER E. M., IORI F. V., VEIGA F. H., BASILICI G., SOARES M., MARCONATO A., RIBEIRO L. C. 2019. Noasaurid theropod (Abelisauria) femur from the Upper Cretaceous Bauru Group in Triângulo Mineiro (Southeastern Brazil). Cretaceous Research 104: 104181.

MARTÍNEZ R., GIMÉNEZ O., RODRÍGUEZ J., BOCHATEY G. 1986. *Xenotarsosaurus bonapartei* nov. gen. et sp.(Carnosauria, Abelisauridae), un nuevo Theropoda de la Formación Bajo Barreal, Chubut, Argentina. *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 2: 23-31.

MARTÍNEZ R.D., GIMÉNEZ O., RODRÍGUEZ J., LUNA M., LAMANNA M.C. 2004 An articulated specimen of the basal titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut province, Argentina. J. Vertebr. Paleontol. 24, 107–120.

MARTÍNEZ R.N., APALDETTI C. 2017. A Late Norian–Rhaetian coelophysid neotheropod (Dinosauria, Saurischia) from the Quebrada del Barro Formation, northwestern Argentina. Ameghiniana 54: 488–505.

MAYR G. 2018. Avian Evolution, the Fossil Record of Birds and Its Paleobiological Significance. Wiley Blackwell. Pp. 306.

MAZZETTA G. V., CHRISTIANSEN P., FARIÑA R. A. 2004. Giants and bizarres: body size of some southern South American Cretaceous dinosaurs. Historical Biology 16: 71-93.

MÉNDEZ A. H. 2012. Reconstrucción de los músculos del grupo *transversospinalis* en *Carnotaurus sastrei* (Dinosauria, Theropoda). Ameghiniana 49 (4): R53.

MÉNDEZ A. H. 2012. Reconstrucción de los músculos del grupo *longissimus* en *Carnotaurus sastrei* (Dinosauria, Theropoda). Ameghiniana 49 (4): R149.

MÉNDEZ A. H. 2013. Reconstrucción de los músculos del grupo *iliocostalis* en *Carnotaurus sastrei* (Dinosauria, Theropoda). Ameghiniana 50 (4): R24.

MÉNDEZ A. H. 2014. The cervical vertebrae of the Late Cretaceous abelisaurid dinosaur *Carnotaurus sastrei*. Acta Palaeontologica Polonica, 59(3): 569-579.

MENDEZ A. H., FILIPPI L. S., GIANECHINI F. A., JUÁREZ VALIERI R. D. 2018. New brachyrostran remains (Theropoda, Abelisauridae) from La Invernada fossil site (Bajo de la Carpa Formation, Upper Cretaceous), northern Patagonia, Argentina. Cretaceous Research 83: 120-126.

MOLNAR R. E. 1991. The cranial morphology of *Tyrannosaurus rex*. Palaeontograph Abteilung A 217: 137–176.

MOLNAR R. E. 2005. Sexual selection and sexual dimorphism in theropods. En: *The Carnivorous Dinosaur* (Carpenter K, Ed.). Bloomington: Indiana University Press; pp. 284–312.

MOODIE R. L. 1928. The histological nature of ossified tendons found in dinosaurs. American Museum Novitates 311: 1-15.

MOROCUTTI M., RASPANTI M., OTTANI V., GOVONI P., RUGGERI A. 1991 Ultrastructure of the bovine nuchal ligament. Journal of Anatomy 178: 145–154.

MOSTO M. C. 2016. The Hindlimb Myology of *Tyto alba* (Tytonidae, Strigiformes, Aves). Anatomia, histologia, embryologia 46(1): 25-32.

MOSTO M. C., CARRIL J., PICASSO M. B. J. 2013. The hindlimb myology of *Milvago chimango* (Polyborinae, Falconidae). Journal of Morphology 274(10): 1191-1201.

MOTTA M. J., BRISSON-EGLI F., NOVAS F. E. 2018. Tail anatomy of *Buitreraptor gonzalezorum* (Theropoda, Unenlagiidae) and comparisons with other basal paravians. Cretaceous Research 83: 168-181.

NESBITT S. J. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. Bulletin of the American Museum of Natural History 352: 1-292.

NICHOLLS E. L., RUSSELL A. P. 1985. Structure and function of the pectoral girdle and forelimb of *Struthiomimus altus* (Theropoda: Ornithomimidae). Palaeontology 28: 643-677.

NOPSCA F. B. VON, HEIDSIECK E. 1933. On the histology of the ribs on inmature and half grown *Trachodon* dinosaur. Proceeding of the Zoological Society of London 1: 221-226.

NOVAS F. E. 1992. Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. Palaeontology 35: 51–62

NOVAS F. E. 1996. Dinosaur monophyly. Journal of Vertebrate Paleontology 16: 723–74.

NOVAS F. E. 2009. *The age of dinosaurs in South America*. Indiana University Press, Bloomington. Pp. 452.

NOVAS F. E., BANDYOPADHYAY S. 2004. Cretaceous theropods from India: a review of specimens described by Huene and Matley (1933). Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nuevo serie 6: 67–103.

NOVAS F. E., SOUZA CARVALHO I. DE, RIBEIRO L. C. B., MÉNDEZ A. H. 2008. First abelisaurid bone remains from the Maastrichtian Marilia Formation, Bauru basin, Brazil. Cretaceous Research 29(4): 625-635.

NOVAS F. E., CHATTERJEE S., RUDRA D., DATTA P. M. 2010. *Rahiolisaurus gujaratensis*, n. gen. n. sp., A New Abelisaurid Theropod from the Late Cretaceous of India. En: Bandyopadhyay S., editor. *New aspects of Mesozoic biodiversity*. Heidelberg, Springer. Pp. 45–62.

NOVAS F. E., AGNOLÍN F. L., EZCURRA M. D., PORFIRI J. D., CANALE J. I. 2013. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: the evidence from the Patagonia. Cretaceous Research 45: 174–215.

NOVAS F. E., BRISSON EGLI F., AGNOLIN F. L., GIANECHINI F. A., CERDA I. 2018. Postcranial osteology of a new specimen of *Buitreraptor gonzalezorum* (Theropoda, Unenlagiidae). Cretaceous Research, 83: 127-167.

O'CONNOR P. M. 2004. Pulmonary pneumaticity in the postcranial skeleton of extant Aves: a case study examining Anseriformes. Journal of Morphology, 261(2): 141-161.

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. 2007. The postcranial axial skeleton of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology 27 Memoir 8: 127–162.

O'CONNOR P. M. 2009. Evolution of archosaurian body plans: skeletal adaptations of an air-sac-based breathing apparatus in birds and other archosaurs. Journal of Experimental Zoology 311: 504-521.

O'CONNOR P. M., CLAESSENS P. A. M. 2005. Basic avian pulmonary design and flow-through ventilation in non-avian theropod dinosaurs. Nature 436: 253–256.

ORGAN C. L., ADAMS J. 2005. The histology of ossified tendon in dinosaurs. Journal of Vertebrate Paleontology 25: 602-613.

OSTROM J. H. 1969. Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, and unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana. Bulletin of the Peabody Museum of Natural History 30: 1-65.

OTERO A. 2010. Saurópodos Saltasaurinae del territorio argentino: reconstrucción de la musculatura y función del esqueleto apendicular. Tesis doctoral inédita. Universidad Nacional de La Plata, Argentina. Pp. 310.

OTERO A. 2018. Forelimb musculature and osteological correlates in Sauropodomorpha (Dinosauria, Saurischia). PLoS ONE 13(7): e0198988.

OTERO A., VIZCAÍNO S. F. 2008. Hindlimb musculature and function of *Neuquensaurus australis* (Lydekker) (Sauropoda: Titanosauria). Ameghiniana 45: 333-348.

OTERO A., GALLINA P. A., HERRERA Y. 2010. Pelvic musculature and function of *Caiman latirostris*. The Herpetological Journal 20(3): 173-184.

ORGAN C. L., ADAMS J. 2005. The histology of ossified tendon in dinosaurs. Journal of Vertebrate Paleontology 25: 602-613.

ORGAN C. L., SHEDLOCK A. M., PAGEL A., EDWARDS S. V. 2007. Origin of avian genome size and structure in non avian dinosaurs. Nature 446: 180-184.

OWEN R. 1850. Description of the fossil reptiles of the chalk formation. *The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex*. Longman, Brown, Green and Longman, London. Pp. 378-404.

PADIAN K. 1997. Dinosauria: definition. En: Currie, J. P. and Padian, K. (Eds.). *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press. Pp. 175-179.

PADIAN K., LAMM E. 2013. *Bone Histology of Fossil Tetrapods*. California University Press. Pp. 285.

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.

PADIAN K., DE RICQLÉS A.J., HORNER J.R. 2001. Dinosaurian growth rates and bird origins. Nature 412: 405-408.

PADIAN K., HORNER J. R., DE RICQLÈS A. J. 2004. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. Journal of Vertebrate Paleontology 24: 555-571.

PADIAN K., WERNING S., HORNER J. R. 2015 A hypothesis of differential secondary bone formation in dinosaurs. Comptes Rendus Palevol 15(1-2): 40-48.

PATAK A. E., BALDWIN J. 1998. Pelvic limb musculature in the emu *Dromaius novaehollandiae* (Aves: Struthioniformes: Dromaiidae): Adaptations to high-speed running. Journal of Morphology 238(1): 23-37.

PAUL G. S. 2001 Were the respiratory complexes of predatory dinosaurs like crocodilians or birds? En: *New perspectives on the origin and early evolution of birds* (Eds J Gauthier J., Gall L.), New Haven, CT: Yale Peabody Museum, pp. 463-482.

PAULINA-CARABAJAL A. 2011a. The braincase anatomy of *Carnotaurus sastrei* (Theropoda: Abelisauridae) from the Upper Cretaceous of Patagonia. Journal of Vertebrate Paleontology 31: 378–386.

PAULINA-CARABAJAL A. 2011b. Braincases of abelisaurid theropods from the upper Cretaceous of north Patagonia. Palaeontology 54(4): 793-806.

PAULINA-CARABAJAL A. 2015. Guía para el estudio de la neuroanatomía de dinosaurios Saurischia, con énfasis en formas sudamericanas. En: Fernández M. & Herrera Y. (Eds.) *Reptiles Extintos – Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini*. PeAPA 15(1): 108–142.

PAULINA-CARABAJAL A., CURRIE P. J. 2012. New information on the braincase of *Sinraptor dongi* (Theropoda: Allosauroidea): ethmoidal region, endocranial anatomy, and pneumaticity. Vertebrata PalAsiatica 50(2): 85-101.

PAULINA-CARABAJAL A., SUCCAR C. 2015. Endocranial morphology and inner ear of the theropod *Aucasaurus garridoi*. Acta Paleontologica Polonica 60: 141–144.

PAULINA-CARABAJAL A., FILIPPI L. 2018. Neuroanatomy of the abelisaurid theropod *Viavenator*: The most complete reconstruction of brain and inner ear for a South American representative of the clade. Cretaceous Research 83: 84-94.

PAWLICKI R., KORBEL A., KUBIAK H. 1966. Cells, collagen fibrils and vessels in dinosaur bone. Nature 211: 655-657.

PEREYRA M. E., OTERO A., CERRONI M. A., BONA P., FERNANDEZ DUMONT M. L., LECUONA A. 2018. Musculatura y correlatos osteológicos del miembro

posterior de *Caiman yacare* Daudin, 1802. *XIX Congreso Argentino de Herpetología, Libro de Resúmenes 2018:* 37.

PERRY S. F. 2001. Functional morphology of the reptilian and avian respiratory systems and its implications for theropod dinosaurs. En: Gauthier J. & Gall L.F. (Eds.). New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds. Peabody Museum of Natural History, Yale University. Pp. 429-441.

PERSONS S. W., CURRIE P. C. 2011a. Dinosaur Speed Demon: The Caudal Musculature of *Carnotaurus sastrei* and Implications for the Evolution of South American Abelisaurids. PLoS ONE 6(10): e25763.

PERSONS W. S., CURRIE P. J. 2011b. The tail of *Tyrannosaurus*: reassessing the size and locomotive importance of the M. caudofemoralis in non-avian theropods. The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology 294(1): 119-131.

PETERMANN H., SANDER M. 2013. Histological evidence for muscle insertion in extant amniote femora: implications for muscle reconstruction in fossils. Journal of Anatomy 222(4): 419-436.

PICASSO M. B. J. 2010. The hindlimb muscles of *Rhea americana* (Aves, Palaeognathae, Rheidae). Anatomia, Histologia, Embryologia 39(5): 462-472.

PIECHOWSKI R., TAŁANDA M. 2020. The locomotor musculature and posture of the early dinosauriform *Silesaurus opolensis* provides a new look into the evolution of Dinosauromorpha. Journal of Anatomy 236(6): 1044-1100.

PIRLOT P. 1976. Morfología evolutiva de los cordados. Editorial Omega, Barcelona, 996 pp.

POL D., RAUHUT O. W. M. 2012. A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the Early diversification of theropod dinosaurs. Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences 279: 3170-3175.

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.

POROPAT S. F., PENTLAND A. H., DUNCAN R. J., BEVITT J. J., VICKERS-RICH P., RICH T. H. 2020. First elaphrosaurine theropod dinosaur (Ceratosauria: Noasauridae) from Australia, a cervical vertebra from the Early Cretaceous of Victoria. Gondwana Research 84: 284-295.

PORTER W. R., WITMER L. M. 2020. Vascular patterns in the heads of dinosaurs: Evidence for blood vessels, sites of thermal exchange, and their role in physiological thermoregulatory strategies. The Anatomical Record 303(4): 1075-1103.

POWELL J. E. 1986. Revisión de los Titanosáuridos de América del Sur. Tesis doctoral inédita. Universidad Nacional de Tucumán, Argentina Pp. 493.

QUEKETT J. 1849. On the intimate structure of bone, as composing the skeleton, in the four great classes of animals, viz., mammals, birds, reptiles, and fishes, with some remarks on the great value of the knowledge of such structure in determining the affinities of minute fragments of organic remains. Transactions of the Microscopical Society of London 2(1): 46-58.

RAUHUT O. W. M. 2003. The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. Special Papers in Palaeontology 69: 1-213.

RAUHUT O. W. M., CARRANO M. T. 2016. The theropod dinosaur *Elaphrosaurus bambergi*, from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania. Zoological Journal of the Linnean Society 178(3): 546-610.

REID R. E. H. 1985. On supposed haversian bone from the hadrosaur *Anatosaurus*, and the nature of compact bone in dinosaurs. Journal of Paleontology 59: 140- 148.

REID R. E. H. 1996. Bone histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general. Part I: introduction to bone tissues. Brigham Young University Geology Studies 41: 25-72.

REID R. E. H. 1997. How dinosaur grew. En: J.O. Farlow y M.K. Brett-Surman (Eds.), *The Complete Dinosaur*. Indiana University Press, Bloomington & Indianopolois, Pp. 307-316.

RICQLÈS A. DE. 1968. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes I- Origine du tissu osseux plexiforme des dinosauriens sauropodes. Annales de Paléontologie 54: 133-145.

RICQLÈS A. DE. 1980. Tissue stucture of the dinosaur bone: functional significance and possible relation to dinosaur physiology. En: R.D.K. Thomas y E.C. Olson (Eds.), *A coold look of the warm-blooded dinosaurs*. Westview press, Boulder, Pp. 103-139.

RICQLÉS A. DE, Meunier F. J., Castanet J., Francillon-Vieillot H. 1991. Comparative microstructure of bone. En: Hall, B.B.K. (Ed.). *Bone, Volume 3: Bone Matrix and Bone Specific Products*. CRC press, Boca Raton. Pp. 1–78.

ROMER A. S. 1923a. The pelvic musculature of saurischian dinosaurs. Bulletin of the American Museum of Natural History 58: 605-617.

ROMER A. S. 1923b. Crocodilian pelvic muscles and their avian and reptilian homologues. Bulletin of the American Museum of Natural History 48: 532-552.

ROMER A. S. 1927. The pelvic musculature of ornithischian dinosaurs. Acta Zoologica 8(2-3). 225-275.

ROMER A. S. 1956. Osteology of the Reptiles. Chicago: University of Chicago Press. Pp. 772.

ROMER A.S. 1966. Vertebrate Paleontology. Chicago. Illinois, University of Chicago. Pp. 468.

ROWE T. 1986. Homology and evolution of the deep dorsal thigh musculature in birds and other Reptilia. Journal of Morphology 189: 327-346.

ROWE T. 1989. A new species of the theropod dinosaur *Syntarsus* from the Early Jurassic Kayenta Formation of Arizona. Journal of Vertebrate Paleontology 9: 125–136.

RUSSELL D. A. 1972. Ostrich dinosaurs from the Late Cretaceous of western Canada. Canadian Journal of Earth Sciences 9(4): 375-402.

SAMPSON S. D., WITMER L. M., FORSTER C. A., KRAUSE D. W., O'CONNOR P. M., DODSON P., RAVOAVY F. 1998. Predatory dinosaur remains from Madagascar: implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana. Science 280: 1048–1051.

SAMPSON S., WITMER L. M. 2007. Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology 27 Memoir 8: 32–102.

SANDERS R. K., SMITH D. K. 2005. The endocranium of the theropod dinosaur *Ceratosaurus* studied with computer tomography. Acta Palaeontologica Polonica 50(3): 601–616.

SEELEY H. G. 1887. I. On the classification of the fossil animals. commonly named Dinosauria. Proceedings of the Royal Society of London 43: 165-171.

SEELEY H. G. 1888. Researches on the structure, organisation, and classification of the fossil reptilia. VI. On the anomodont reptilia and their allies. Proceedings of the Royal Society of London 44(266-272): 381-383.

SEITZ A. 1907. Vergleichende studien über den mikroskopischen knochenbau fossiler und rezenter reptilien und dessen bedeutung für das wachstum und umbildung des knochengewebes in allgemeinen. Nova Acta der Kaiserlinchen Leopol-Carolignischen deutschen Akademic der Naturforscher 87: 230-270

SCHWARZ D., FRITSCH G. 2006. Pneumatic structures in the cervical vertebrae of the Late Jurassic Tendaguru sauropods *Brachiosaurus brancai* and *Dicraeosaurus*. Eclogae Geologicae Helvetie 99: 65-76.

SCHWARZ D., VONTOBEL P., LEHMANN A.H., MEYER C. BONGARTZ G. 2005. Neutron tomography of internal structures of vertebrate remains: a comparsion with x-ray computed tomography. Palaentologia electronica 8: 1-11.

SCHACHNER E. R., LYSON T. R., DODSON P. 2009 Evolution of the respiratory system in nonavian theropods: evidence from rib and vertebral morphology. The Anatomical Record 292: 1501–1513.

SCHACHNER E. R., MANNING P. L., DODSON P. 2011. Pelvic and hindlimb myology of the basal archosaur *Poposaurus gracilis* (Archosauria: Poposauroidea). Journal of Morphology 272(12): 1464-1491.

SCHEYER T. M., SANDER P. M. 2004. Histology of ankylosaur osteoderms: implications for systematics and function. Journal of Vertebrate Paleontology 24(4): 874-893.

SCHWEITZER M. H., WITTMEYER J. L, HORNER J. R. 2005. Gender-specific reproductive tissue in ratites and *Tyrannosaurus rex*. Nature 308: 1456-1460.

SERENO P. C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. Annual Review of Earth and Planetary Sciences 25: 435-489.

SERENO P.C. 1999. The evolution of dinosaurs. Science 284: 2137-2147.

SERENO P.C. 2017. Early cretaceous ornithomimosaurs (Dinosauria: Coelurosauria) from Africa. Ameghiniana 54(5): 576-616.

SERENO P. C., WILSON J. A., CONRAD J. L. 2004. New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous. Proceedings of the Royal Society B 271:1325–1330.

SERENO P. C., MARTINEZ R. N., WILSON J. A., VARRICCHIO D. J., ALCOBER O. A., LARSSON H.C.E. 2008. Evidence for avian intrathoracic air sacs in a new predatory dinosaur from Argentina. PLoS ONE 3: e3303.

SKEDROS J. G., KEENAN K. E., WILLIAMS T. J., KISER C. J. 2013 Secondary osteon size and collagen/lamellar organization ('osteon morphotypes') are not coupled, but potentially adapt independently for local strain mode or magnitude. Journal of Structural Biology 181: 95–107.

SMYTH R. S., IBRAHIM N., KAO A., MARTILL D. M. 2020. Abelisauroid cervical vertebrae from the Cretaceous Kem Kem beds of Southern Morocco and a review of Kem Kem abelisauroids. Cretaceous Research, 108: 104330.

SNIVELY E., COTTON J. R., WITMER L., RIDGELY R.T. Finite Element Comparison of Cranial Sinus Function in the Dinosaur *Majungasaurus* and Head-

Clubbing Giraffes. En: *ASME 2011 Summer Bioengineering Conference*, pp. 1075–1076.

SOUZA G. A. DE, SOARES M. B., BRUM A. S., ZUCOLOTTO M., SAYÃO J. M., WEINSCHÜTZ L. C., KELLNER A. W. 2020. Osteohistology and growth dynamics of the Brazilian noasaurid *Vespersaurus paranaensis* Langer et al., 2019 (Theropoda: Abelisauroidea). PeerJ 8: e9771.

STARCK J. M., CHINSAMY A. 2002. Bone microstructure and developmental plasticity in birds and others dinosaurs. Journal of Morphology 245: 232-246.

STEIN K., CSIKI Z., CURRY ROGERS K., WEISHAMPEL D.B., REDELSTORFF R., CARBALLIDO J.L., SANDER P.M. 2010. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). Proceedings of the Natural Academy of Science 107: 9258-9263.

SUZUKI D., CHIBA K., TANAKA Y., HAYASHI S. 2011. Myology of crocodiles III: pelvic girdle and hindlimb [en japonés]. Fossils: The Palaeontological Society of Japan 90: 37-60.

SUZUKI D., CHIBA K., VANBUREN C. S., OHASHI T. 2014. The Appendicular Anatomy of the Elegant Crested Tinamou (*Eudromia elegans*). Kitakyushu Museum of Natural History and Human History 12: 1-48.

TAHARA R., LARSSON H. C. 2011. Cranial pneumatic anatomy of *Ornithomimus edmontonicus* (Ornithomimidae: Theropoda). Journal of Vertebrate Paleontology 31(1): 127-143.

TARSITANO S. 1981. Pelvic and hindlimb musculature of archosaurian reptiles. Tesis doctoral inédita. Universidad de New York, New York.

TARSITANO S. 1983. Stance and gait in theropod dinosaurs. Acta Palaeontologica Polonica 28: 251–264.

TORTOSA T., BUFFETAUT E., VIALLE N., DUTOUR Y., TURINI E., CHEYLAN G. 2013. A new abelisaurid dinosaur from the Late Cretaceous of southern France: Palaeobiogeographical implications. Annales de Paléontologie 100: 63–86.

TSAI H. P., MIDDLETON K. M., HUTCHINSON J. R., HOLLIDAY C. M. 2018. Hip joint articular soft tissues of non-dinosaurian Dinosauromorpha and early Dinosauria: evolutionary and biomechanical implications for Saurischia. Journal of Vertebrate Paleontology 38(1): e1427593.

TYKOSKI R. S. 1998. The osteology of *Syntarsus kayentakatae* and its implications for ceratosaurid phylogeny. Tesis doctoral inédita. University of Texas, Austin. Pp. 229.

TYKOSKI R. S., ROWE T. 2004. Ceratosauria. En: Weishampel D. B., Dodson P., Osmólska H. (Eds). *The Dinosauria. Second Edition*. University of California Press, Berkeley. Pp. 47-70.

VANDEN BERGE J. C., ZWEERS G. A. 1993. Myologia. En: Baumel, J. J., King, A. S., Breazile, J. E., Evans, H. E. & Vanden Verge, J. C. (Eds). *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. Second Edition*. Cambridge, Massachusetts: Publications of the Nutall Ornithological Club 23. Pp. 189-250.

VARRICCHIO D. J. 1993. Bone microstructure of the Upper Cretaceous theropod dinosaur *Troodon formosus*. Journal of Vertebrate Paleontology 13: 99-104.

VILLAR SUÁREZ V., LÓPEZ MARTÍN F. 2004. Protocolos de anatomía veterinaria: osteología, disección, anatomía radiográfica, esplacnología. Biblioteca Biomédica Universitaria, Grupo Bellisco, Madrid. Pp. 420.

VICKARYOUS M. K., HALL B. K. 2006. Osteoderm morphology and development in the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenartha, Cingulata). Journal of Morphology 267: 1273-1283.

WALKER A. D. 1977. Evolution of the pelvis in birds and dinosaurs. En: Andrews SM, Miles RS, Walker A.D. (Eds). *Problems in vertebrate evolution*. Linnean Society Symposium Series 4. Pp. 319-358.

WANG S., STIEGLER J., AMIOT R., WANG X., DU G. H., CLARK J. M., XU X. 2017. Extreme ontogenetic changes in a ceratosaurian theropod. Current Biology 27(1): 144-148.

WATANABE A., LEONE GOLD M. E., BRUSATTE S. L., BENSON R. B. J., CHOINIERE J., DAVIDSON A., NORELL M. A.. 2015. Vertebral pneumaticity in the ornithomimosaur *Archaeornithomimus* (Dinosauria: Theropoda) revealed by computed tomography imaging and reappraisal of axial pneumaticity in Ornithomimosauria. PLoS ONE 10(12): e0145168.

WEDEL M. J. 2003. Vertebral pneumaticity, air sacs, and the physiology of sauropod dinosaurs. Paleobiology 29: 243–255.

WEDEL, M. J. 2005. Postcranial pneumaticity in sauropods and its implications for mass estimates. En: K.M. Curry Rogers y J.A. Wilson (eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley, Pp. 201-228.

WEDEL M. J. 2006. Origin of postcranial skeletal pneumaticity in dinosaurs. Integrative Zoology 2: 80–85.

WEDEL M. J. 2009. Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. Journal of Experimental Zoology 311A: 611-628.

WEDEL M. J., CIFELLI R. L., SANDERS R. K. 2000. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontologica Polonica* 45: 343-388.

WEDEL M. J., SANDERS R. K. 2002 Osteological correlates of cervical musculature in Aves and Sauropoda (Dinosauria: Saurischia), with comments on the cervical ribs of *Apatosaurus*. PaleoBios 22: 1–6.

WHITE M. A., COOK A. G., KLINKHAMER A. J., ELLIOTT D. A. 2016. The pes of *Australovenator wintonensis* (Theropoda: Megaraptoridae): analysis of the pedal range of motion and biological restoration. PeerJ 4: e2312.

WILHITE R. 2003. Biomechanical reconstruction of the appendicular skeleton in three North American Jurassic Sauropods. Tesis Doctoral Inédita. Louisiana State University, Baton Rouge. Pp. 185.

WILKINSON P. M., RAINWATER T. R., WOODWARD A. R., LEONE E. H., CARTER C. 2016. Determinate growth and reproductive lifespan in the American

alligator (*Alligator mississippiensis*): evidence from long-term recaptures. Copeia 104(4): 843-852.

WILSON J. A., SERENO P. C., SRIVASTAVA S., BHATT D. K., KHOSLA A., SAHNI A. 2003. A new abelisaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Lameta Formation (Cretaceous, Maastrichtian) of India. Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan 31: 1-42.

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). Zoolological Journal of the Linnean Society 100: 327–378.

WITMER L. M. 1995a. The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. En: Thomason J. (Ed.). *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 19–33.

WITMER L. M. 1995b. Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodilians), with special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchae. Journal of Morphology 225: 269–327.

WITMER L. M. 1997a. 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. Society of Vertebrate Paleontology Memoir 3: 1–73.

WITMER L. M. 1997b. Craniofacial air sinus systems. En: Currie P. J. & Padian K. (Eds.). *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press. Pp. 151–159

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 291(11): 1362-1388.

WITMER L. M., RIDGELY R. C. 2009. New insights into the brain, braincase, and ear region of tyrannosaurs (Dinosauria, Theropoda), with implications for sensory organization and behavior. The Anatomical Record 292(9): 1266-1296.

WOODWARD H.N., HORNER J.R., FARLOW J.O. 2011. Osteohistological evidence for determinate growth in the American alligator. Journal of Herpetology 45(3): 339–342.

ZANNO L. E., MAKOVICKY P. J. 2011. Herbivorous ecomorphology and specialization patterns in theropod dinosaur evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences 108(1): 232-237.

ZAHER H., POL D., NAVARRO B. A., DELCOURT R., CARVALHO A. B. 2020. An Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil sheds light on the cranial evolution of the Abelisauridae. Comptes Rendus Palevol 19 (6): 101-115.

ZELENITSKY D. K., THERRIEN F., ERICKSON G. M., DEBUHR C. L., KOBAYASHI Y., EBERTH D. A., HADFIELD F. 2012. Feathered non-avian dinosaurs from North America provide insight into wing origins. Science 338(6106): 510-514.

ZHAO X. J., CURRIE P. J. 1993. A large crested theropod from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. Canadian Journal of Earth Sciences, 30(10): 2027-2036.

ZINOVIEV A. V. 2006. Notes on the hind limb myology of the Ostrich (*Struthio camelus*). Ornithologia, 33: 53-62.

ZINOVIEV A. V. 2011. Notes on the hindlimb myology and syndesmology of the Mesozoic toothed bird *Hesperornis regalis* (Aves: Hesperornithiformes). Journal of Systematic Palaeontology, 9(1), 65-84.

ZURRIAGUZ V., FILIPPI L., MENDEZ A. H. 2018. Estructura policamerada en vértebras cervicales de *Viavenator exxoni* (Abelisauridae; Furileusauria). PeAPA 20(1):R19.

APÉNDICE

Listado de elementos y secciones delgadas de *Skorpiovenator bustingorryi* utilizadas en el Capítulo 4

Elemento	Tipo de sección	Número de colección
Frontal	Horizontal Sagital	MMCh-PV 48/Ph 1 MMCh-PV 48/Ph 2
Lacrimal	Transversal Sagital	MMCh-PV 48/Ph 3 MMCh-PV 48/Ph 4
Costilla cervical postatlantal	Transversal Longitudinal Transversal	MMCh-PV 48/Ph 5 MMCh-PV 48/Ph 6-7 MMCh-PV 48/Ph 8-8´
Costilla cervical atlantal	Transversal	MMCh-PV 48/Ph 9
Costilla dorsal	Transversal	MMCh-PV 48/Ph 10
Espina neural (vértebra sacra)	Trasversal	MMCh-PV 48/Ph 11
Centro vertebral (caudal)	Sagital	MMCh-PV 48/Ph 12
Fémur	Transversal	MMCh-PV 48/Ph 13
Tibia	Transversal	MMCh-PV 48/Ph 14
Fíbula	Transversal	MMCh-PV 48/Ph 15
Metatarsiano IV	Transversal	MMCh-PV 48/Ph 16