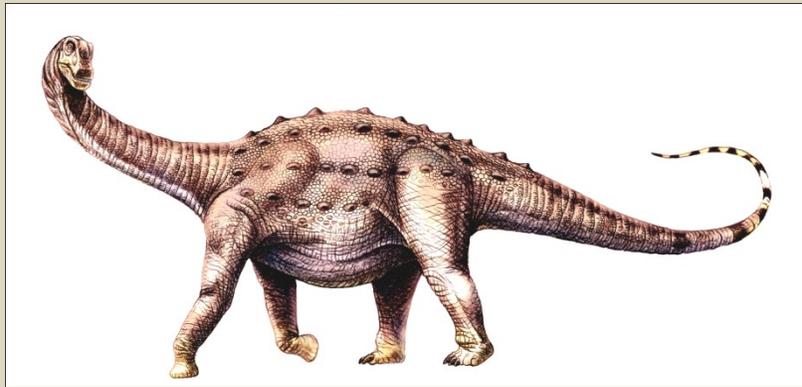


UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

SAURÓPODOS SALTASOURINAE DEL TERRITORIO
ARGENTINO: RECONSTRUCCIÓN DE LA MUSCULATURA Y
FUNCIÓN DEL ESQUELETO APENDICULAR

TOMO I

Lic. Alejandro Otero



TRABAJO DE TESIS PARA OPTAR EL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES

Director

Dr. Leonardo Salgado

(Universidad del Comahue, INIBIOMA, CONICET)

Co-director

Dra. Zulma Brandoni de Gasparini

(Museo de la Plata, Universidad Nacional de La Plata, CONICET)



La Plata, noviembre de 2010

Índice Tomo I

	Páginas
Resumen.....	1
Abstract	4
Lista de tablas.....	6
Abreviaturas	8
Abreviaturas anatómicas	8
Osteología.....	8
Miología.....	9
Abreviaturas institucionales.....	13
Capítulo 1. INTRODUCCIÓN: GENERALIDADES Y OBJETIVOS.....	14
Introducción.....	14
Marco teórico y antecedentes: la inferencia de la función a partir de la forma.....	18
Objetivos generales	21
Objetivos específicos.....	22
Capítulo 2. MATERIALES Y METODOLOGÍA	25
Materiales	25
Metodología.....	31
Algunas consideraciones sobre los aspectos metodológicos.....	31
Definiciones anatómicas	35
Capítulo 3. LA MUSCULATURA APENDICULAR DE ARCOSAURIOS VIVIENTES	39
Introducción.....	39
Materiales y Métodos.....	41
Resultados	43
Cintura pectoral.....	43
Muscultura Extrínseca-Grupo Dorsal	48
M. trapezius.....	48
M. latissimus dorsi	48

M. levator scapulae.....	49
M. rhomboideus.....	50
M. serratus superficialis	51
M. serratus profundus	52
Musculatura Extrínseca-Grupo Ventral.....	52
M. pectoralis.....	52
M. costocoracoideus.....	54
M. sternocoracoideus.....	55
Musculatura Pectoral-Grupo Dorsal	55
M. deltoideus scapularis.....	55
M. teres major	56
M. deltoideus clavicularis.....	56
M. subscapularis	57
M. scapulohumeralis.....	58
Musculatura Pectoral-Grupo Ventral.....	59
M. supracoracoideus	59
M. coracobrachialis	60
Musculatura Braquial-Grupo Extensor	61
M. anconeus	61
Musculatura braquial-Grupo Flexor	62
M. coracoantibrachialis	62
M. humeroradialis	63
M. brachialis.....	64
Cintura pélvica.....	64
Grupo Triceps Femoris.....	70
M. iliotibialis 1, 2 et 3.....	70
M. femorotibialis externus et internus.....	71
M. ambiens	72
M. iliofibularis	73
Mm. adductores femores	74
M. adductor femoris 1 et 2	74
M. ischiotrochantericus.....	75
Mm. Gastrocnemii	75

M. gastrocnemius externus et internus.....	75
Mm. Caudofemorales.....	76
M. caudofemoralis brevis.....	76
M. caudofemoralis longus.....	77
M. ilioischiocaudalis.....	79
Grupo Flexor Cruris.....	79
M. puboischiotibialis.....	80
Mm. flexor tibialis interni 1, 2, 3 et 4.....	80
M. flexor tibialis externus.....	81
Mm. puboischiofemorales externi.....	81
M. puboischiofemoralis externus 1.....	82
M. puboischiofemoralis externus 2.....	82
M. puboischiofemoralis externus 3.....	83
Grupo Dorsal Profundo.....	83
M. iliofemoralis.....	84
M. puboischiofemoralis internus 1.....	85
M. puboischiofemoralis internus 2.....	85
Conclusiones.....	86
Capítulo 4. OSTEOLOGÍA DEL ESQUELETO APENDICULAR.....	89
Introducción.....	89
<i>Neuquensaurus</i> : reseña histórica.....	90
Materiales.....	92
Paleontología Sistemática.....	92
Descripción.....	104
Cintura pectoral.....	105
Escápula.....	105
Coracoides.....	106
Placas esternales.....	107
Miembro anterior.....	107
Húmero.....	107
Radio.....	110
Ulna.....	111
Cintura pélvica.....	113

Ilion	113
Isquion	115
Pubis	115
Miembro posterior	116
Fémur	116
Tibia.....	119
Fíbula.....	120
cf. <i>Neuquensaurus</i>	121
Discusión	123
Caracteres relevantes	123
Olecranon	123
Lámina ilíaca	124
Tuberosidad isquial.....	124
Repisa trocantérica.....	125
Fémur desviado medialmente y la identidad de la comba lateral	126
Linea intermuscularis cranialis	126
Cóndilos distales del fémur.....	127
Excentricidad femoral.....	127
Tuberosidad lateral fibular.....	129
Cresta cnemial.....	129
<i>N. australis</i> vs. <i>N. robustus</i> : comparaciones	130
Conclusiones	132
Capítulo 5. MIOLOGÍA DEL ESQUELETO APENDICULAR.....	133
Introducción.....	133
Materiales y Metodología	135
Materiales.....	135
Metodología	136
Algunos comentarios sobre el sistema musculoesquelal en tetrapodos.....	136
El estudio de las partes blandas en fósiles.....	138
Resultados	141
Cintura pectoral.....	141
Musculatura Extrínseca-Grupo Dorsal	148

M. trapezius	148
M. latissimus dorsi	149
M. levator scapulae.....	150
M. rhomboideus.....	151
M. serratus superficialis	152
M. serratus profundus	152
Musculatura Extrínseca-Grupo Ventral.....	154
M. pectoralis.....	154
M. costocoracoideus.....	155
Musculatura Pectoral-Grupo Dorsal	156
M. deltoideus scapularis	156
M. teres major	157
M. deltoideus clavicularis.....	158
M. subscapularis	159
M. scapulohumeralis.....	160
Musculatura Pectoral-Grupo Ventral.....	161
M. supracoracoideus	161
M. coracobrachialis	162
Musculatura Braquial-Grupo Extensor	164
M. anconeus	164
Musculatura braquial-Grupo Flexor	165
M. coracoantebrachialis	165
M. humeroradialis	166
M. brachialis.....	167
Cintura pélvica.....	168
Grupo Triceps Femoris.....	174
M. iliotibialis 1, 2 et 3	174
M. femorotibialis externus et internus.....	175
M. ambiens	178
M. iliofibularis	179
Mm. adductores femores	181
M. ischiotrochantericus.....	183
Mm. Gastrocnemii	185

Mm. Caudofemorales.....	186
M. caudofemoralis brevis.....	186
M. caudofemoralis longus.....	187
Grupo Flexor Cruris.....	190
M. puboischiotibialis.....	190
Mm. flexor tibialis interni 1, 2, 3 et 4.....	190
M. flexor tibialis externus.....	193
Mm. puboischiofemoralis externi.....	194
M. puboischiofemoralis externus 1.....	194
M. puboischiofemoralis externus 2.....	195
M. puboischiofemoralis externus 3.....	196
Grupo Dorsal Profundo.....	197
M. iliofemoralis.....	197
M. puboischiofemoralis internus 1.....	200
M. puboischiofemoralis internus 2.....	201
Conclusiones.....	203
Capítulo 6. POSTURA Y ORIENTACIÓN DE LA CINTURA ESCAPULAR Y	
MIEMBRO ANTERIOR.....	205
Introducción.....	205
Materiales y Metodología.....	208
Materiales.....	208
Metodología.....	209
Manipulación y rangos de movimientos.....	209
Musculatura pectoral y del miembro anterior.....	209
Mecánica de la locomoción.....	210
Resultados.....	213
Arquitectura de la cintura pectoral y postura del miembro anterior an	
arcosaurios actuales y otros amniotas.....	213
Crocodylia.....	213
Aves.....	214
Otros amniotas.....	215
Arquitectura de la cintura pectoral y miembro anterior en	
Sauropodomorpha basales.....	217

Reconstrucción de la cintura pectoral y miembro anterior en saurópodos Saltosaurinae	218
Escapulocoracoides	218
Placas esternales	219
Clavículas	219
Articulación gleno-humeral	220
Articulación humero-braquial	221
Análisis mecánico	222
Discusión	232
Análisis de las articulaciones	233
Orientación del escapulocoracoides y relación con las placas esternales	233
Postura del miembro anterior	236
Inferencia de estructuras no preservables	238
Supraescápula y cartílago articular	238
Clavículas	239
Mecánica de la locomoción	242
Conclusiones	244
Capítulo 7. POSTURA Y ORIENTACIÓN DE LA CINTURA ESCAPULAR Y MIEMBRO POSTERIOR	246
Introducción	246
Materiales y Metodología	248
Materiales	248
Metodología	249
Manipulación y rangos de movimiento	249
Musculatura pélvica y del miembro posterior	250
Mecánica de la locomoción	251
Resultados	253
Arquitectura de la cintura pélvica y miembro posterior en arcosaurios actuales y otros amniotas	253
Crocodylia	253
Aves	256
Otros amniotas	257

Arquitectura de la cintura pélvica y miembro posterior en Sauropodomorpha basales.....	259
Reconstrucción de la cintura pélvica y miembro posterior en saurópodos Saltosaurinae	260
Mecánica de la locomoción	263
Discusión	271
Postura del miembro posterior y análisis de las articulaciones	271
Huellas, arquitectura pélvica y carga sobre el miembro posterior ..	273
Capacidades locomotoras a la luz de la función: la facultad de cavar	275
Conclusiones	277
Capítulo 8. DISCUSIÓN GENERAL	279
Capítulo 9. CONCLUSIONES GENERALES.....	287
Bibliografía	290

Resumen

Los dinosaurios saurópodos fueron los animales terrestres que alcanzaron mayor tamaño y excepcional diversidad durante el Jurásico y Cretácico. Entre las características más significativas del plan corporal de estos dinosaurios destacan aquellas relacionadas con la condición graviportal: miembros columnares, estilopodios elongados en relación al zeugopodio, incremento en la robustez en los miembros, alineamiento de los elementos constituyentes de los miembros, incremento en la excentricidad del húmero y fémur, entre otras.

Los saurópodos Saltosaurinae, del Cretácico Superior de Argentina son los titanosaurios más derivados. Su reducido tamaño, así como numerosos atributos presentes en el esqueleto apendicular los ubican entre los saurópodos más enigmáticos, siendo un grupo clave para comprender las etapas tardías de la evolución de este grupo.

En este trabajo se presentan los resultados del análisis osteológico, miológico y funcional del esqueleto apendicular de los saurópodos Saltosaurinae, clado de titanosaurios integrado por *Neuquensaurus australis*, *N. robustus*, *Saltasaurus loricatus*, y *Rocasaurus muniozi*. El estudio integra datos de anatomía esquelética inferencias de la musculatura a través de comparaciones con arcosaurios actuales que componen el Soporte Filogenético Viviente. El estudio funcional, por otra parte, se llevó a cabo mediante el análisis de las articulaciones y los brazos de momento de las líneas de acción de los principales músculos apendiculares involucrados en la locomoción.

Entre las características osteológicas más relevantes de los saltosaurinos se pueden mencionar los lóbulos preacetabulares del ilion orientados lateralmente, la diáfisis femoral inclinada medialmente, una excentricidad extrema de la diáfisis femoral, y la presencia de la tuberosidad lateral de la fíbula muy desarrollada, los cuales corresponden a caracteres derivados dentro de Sauropoda. La presencia del prominente olecranon, la repisa trocantérica, el trocánter menor, y la tuberosidad isquial representan reversiones de estados de

caracteres primitivos; mientras que la línea intermuscularis cranialis presente en el fémur es un carácter novedoso dentro de Sauropoda y es una probable sinapomorfía de Saltosaurinae. Otros caracteres que se presentan en este grupo son: el gran desarrollo de la cresta deltopectoral y los cóndilos distales cranealmente expuestos del húmero, la forma semilunar y el gran desarrollo de las placas esternales.

Las particularidades anteriormente mencionadas, analizadas a la luz de un enfoque funcional, sugieren arreglos musculares y capacidades locomotoras diferentes a las de otros saurópodos. Teniendo en cuenta el patrón musculoesquelético presente en cocodrilos y aves actuales, es posible la inferencia de dicho patrón en el taxón fósil de interés, a través de la metodología de inferencia filogenética.

Los arcosaurios actuales (cocodrilos y aves) conformaron el Soporte Filogenético Viviente del presente estudio, a partir del cual se reconstruyó la musculatura apendicular del grupo bajo estudio utilizando niveles de especulación para cada origen e inserción de los músculos inferidos. Un total de 47 músculos fueron reconstruidos: 23 correspondientes a la cintura escapular y miembro anterior, y 24 a la cintura pélvica y miembro posterior. El caso particular de los orígenes de la musculatura pectoral, y los orígenes e inserciones sobre el pubis e isquion, cuyos Niveles de Inferencia caen mayormente en las categorías II y II', se debe a numerosas ausencias de estos músculos en Neornithes. La metodología del Soporte Filogenético Viviente, por otro lado, permitió reconstruir músculos ausentes en previas reconstrucciones miológicas en saurópodos (e. g., *M. ischiotrochantericus*, *M. flexor tibialis internus 1*, *M. flexor tibialis internus 2*, *M. flexor tibialis internus 4*, *M. puboischiofemoralis externus 1*, *M. puboischiofemoralis internus 2* y *M. puboischiofemoralis internus 2*), ampliando el conocimiento de los tejidos blandos en este grupo.

El estudio precedente arroja novedosa información paleobiológica acerca de este clado terminal de titanosaurios que habitó en el territorio argentino hacia el final del período Cretácico, siendo el primer análisis cuantitativo realizado en este grupo con el fin de dilucidar sus capacidades locomotoras. En este sentido, el análisis de las articulaciones y los brazos de momento de las

líneas de acción de los principales músculos involucrados corrobora la hipótesis que plantea a este grupo de saurópodos como el responsable del patrón de huellas ancho. Asimismo, se arroja nueva luz al conocimiento de la postura de reposo y función del miembro anterior y posterior, la cual se habría alejado del típico plan columnar conocido para animales graviportales, como el resto de los saurópodos y los elefantes actuales. Estos mismos resultados refuerzan la hipótesis de la utilización del miembro anterior para funciones excavadoras en el contexto de la construcción de nidos.

Abstract

Sauropod dinosaurs were the biggest terrestrial animals, which achieved exceptional diversity between Jurassic and Cretacic times. Graviportalism is one of the most significative features of the bauplan of those dinosaurs, which is characterized by: columnar limbs, elongated stilopodium in relation to the zeugopodium, increase of the robustness of the limbs, alignment of the bones of the limbs, eccentricity in the femur and humerus.

Saltosaurine sauropods, from the Upper Cretaceous of Argentina are the most derived titanosaurs. Their reduced size, as well as many features present at their appendicular skeleton places them among the most enigmatic sauropods, being a key group to understand late stages of sauropod evolution.

The results of the osteologic, myologic and functional analysis of the appendicular skeleton of saltosaurine sauropods are presented. This clade is composed by *Neuquensaurus australis*, *N. robustus*, *Saltasaurus loricatus*, and *Rocasaurus muniozi*. The study integrates data on skeletal anatomy and muscular inference through comparisons with living archosaurs which constitute the Extant Phylogenetic Bracket (EPB). The functional study has been performed by the analysis of articulations and moment arms of the lines of actions of the principal appendicular muscles involved in locomotion.

The osteologic study reveals that saltosaurines display many derived character states within Sauropoda, such as the presence of preacetabular lobes of the ilium laterally oriented, a medially deflected and an extremely transversally elliptical femoral diaphysis, as well as the presence of a lateral fibular tuberosity well developed. The presence of a big olecranon process of the ulna, the trochanteric shelf, and the ischial tuberosity represent reversal to primitive character states; while the linea intermuscularis cranialis present at the femora is a novel character within Sauropoda which may be a synapomorohy of Saltosaurinae. Additional characters that allow its evaluation in a phylogenetic context are here provided.

The abovementioned characteristics, analyzed in a functional fashion, suggest muscular arrangements and locomotor capabilities different to other saurópodos. Taking into account the musculoskeletal pattern present in living crocodiles and birds is possible the inference of such pattern in the fossil taxon of interest, through a phylogenetic inference methodology.

Living archosaurs (crocodiles and birds) integrate the Extant Phylogenetic Bracket of the present study, from which the appendicular musculature has been inferred using Levels of Inference for each origin and insertion of the reconstructed muscle. A total of 47 muscles have been reconstructed: 23 of the pectoral girdle and forelimbs, and 24 of the pelvic girdle and hindlimbs. Some origins of the pectoral girdle, as well as origins and insertions on the pubis and ischium fall mostly in Levels of Inference II and II'. This is related to the fact that birds have lost many muscles associated to the latter structures. The EPB methodology, on the other side, allow inference and reconstruction many muscles absent in previous contributions on sauropod appendicular musculature (e. g., *M. ischiochantericus*, *M. flexor tibialis internus 1*, *M. flexor tibialis internus 2*, *M. flexor tibialis internus 4*, *M. puboischiofemoralis externus 1*, *M. puboischiofemoralis internus 2* y *M. puboischiofemoralis internus 2*), improving the knowledge of soft tissues in this group.

The study presented here gives novel paleobiologic information of this terminal clade of titanosaurs which inhabited southern South America at the end of the Cretacic. This is the first cuantitative analysis of this group to elucidate locomotor capabilities. In this sense, the analysis of articulations and moment arms of the lines of action of the main muscles involved in locomotion corroborates the hypotheses that titanosaur sauropods are the responsible of the wide-gauge tracks and shed new light to the knowledge of the resting pose and function of the fore- and hindlims. Is in this light that saltosaurine sauropods move away from the typical columnar plan attributed to graviportal animals, such as other sauropods and living elephants. Also, this results support the hypotheses about the use of the forelimbs in digging in the context of nesting behavior.

Lista de Tablas

	Página
Tabla 2.1.....	30
Tabla 2.2.....	37
Tabla 3.1.....	43
Tabla 3.2.....	45
Tabla 3.3.....	64
Tabla 3.4.....	67
Tabla 4.1.....	97
Tabla 4.2.....	109
Tabla 4.3.....	110
Tabla 4.4.....	111
Tabla 4.5.....	113
Tabla 4.6.....	118
Tabla 4.7.....	118
Tabla 4.8.....	120
Tabla 4.9.....	121
Tabla 4.10.....	128
Tabla 5.1.....	141
Tabla 5.2.....	144
Tabla 5.3.....	168
Tabla 5.4.....	170
Tabla 5.5.....	204
Tabla 6.1.....	216
Tabla 6.2.....	223

Tabla 6.3.....	224
Tabla 6.4	225
Tabla 6.5.....	226
Tabla 6.6	226
Tabla 6.7.....	227
Tabla 6.8	228
Tabla 6.9	229
Tabla 6.10.....	230
Tabla 6.11	231
Tabla 6.12.....	231
Tabla 6.13.....	232
Tabla 6.14.....	240
Tabla 7.1	256
Tabla 7.2.....	258
Tabla 7.3.....	264
Tabla 7.4.....	265
Tabla 7.5.....	266
Tabla 7.6.....	266
Tabla 7.7.....	267
Tabla 7.8.....	268
Tabla 7.9.....	268
Tabla 7.10.....	269
Tabla 7.11.....	270
Tabla 7.12	270

Abreviaturas

Abreviaturas anatómicas

Osteología

ac	acrómion	fcor	foramen coracoideo
acet	acetábulo	fib	fíbula
aesc	articulación escapular	fob	foramen obturador
as	astrágalo	fol	fosa olecraneana
bcr	borde craneal	fsup	fosa supracoracoidea
bmed	borde medial	gl	cavidad glenoidea
cav	cresta anteroventral	lesc	lámina escapular
cdelt	cresta deltopectoral	lic	línea intermuscularis cranialis
cfem	cabeza femoral	lpost	lóbulo postacetabular
chum	cabeza humeral	lpre	lóbulo preacetabular
cic	cicatriz	ol	olecranon
cint	cresta interósea	pal	proceso anterolateral
clat	cóndilo lateral	pam	proceso anteromedial
cmed	cóndilo medial	pi	pedicelo isquiático
cn	cresta cnemial	pil	pedicelo ilíaco
comlat	comba lateral	pp	pedicelo púbico
cor	coracoides	ti	tuberosidad isquial
cfib	cóndilo fibular	tib	tibia
crad	cara radial	tlat	tuberosidad lateral
ctib	cóndilo tibial	tma	trocánter mayor

rtroc	repisa trocantérica	sac	eje del sacro
s	vértebra sacra		

Miología

A	Mm. anconeus
ADD1	M. adductor femoris 1
ADD2	M. adductor femoris 2
AH	M. anconeus humeralis
AHL	M. anconeus humeralis lateralis
AHM	M. anconeus humeralis medialis
AM	M. anconeus major
AMB	M. ambiens
AS	M. anconeus scapularis
ASC	M. anconeus scapulocoracoideus
B	M. brachialis
BCO	M. biceps brachii (cabeza coracoidal)
BHU	M. biceps brachii (cabeza humeral)
C	Mm. costocoracoideus
CA	M. coracoantibrachialis
CB	M. coracobrachialis
CBC	M. coracobrachialis cranialis
CBCA	M. coracobrachialis caudalis
CFB	M. caudofemoralis brevis
CFC	M. caudofemoralis pars lateralis
CFL	M. caudofemoralis longus

CFP	M. caudofemoralis pars pelvica
CP	M. costocoracoideus pars profundus
CS	M. costocoracoideus pars superficiales
Cu	M. cucullaris
DC	M. deltoideus clavicularis
DCMA	M. deltoideus clavicularis major
DCMI	M. deltoideus clavicularis minor
DCPR	M. deltoideus clavicularis propatagialis
DMD	M. deltoideus minor pars dorsalis
DS	M. deltoideus scapularis
FCLP	M. flexor cruris lateralis pars pelvica
FCM	M. flexor cruris medialis
FMTE	M. femorotibialis externus
FMTI	M. femorotibialis internus
FMTIM	M. femorotibialis intermedius
FMTL	M. femorotibialis lateralis
FMTM	M. femorotibialis medialis
FTE	M. flexor tibialis externus
FTI1	M. flexor tibialis internus 1
FTI2	M. flexor tibialis internus 2
FTI3	M. flexor tibialis internus 3
FTI4	M. flexor tibialis internus 4
GE	M. gastrocnemius externus
GI	M. gastrocnemius internus
GIM	Mm. gastrocnemii pars intermedia
GL	Mm. gastrocnemii pars lateralis

GM	M. gastrocnemius pars medialis
H	M. humeroradialis
Ht	M. humerotriceps
IC	M. iliotibialis cranialis
IF	M. iliofemoralis
IFE	M. iliofemoralis externus
IFI	M. iliofemoralis internus
IL	M. iliotibialis lateralis
ILFB	M. iliofibularis
ISF	M. ischiofemoralis
ISTR	M. ischiotrochantericus
IT1	M. iliotibialis 1
IT2	M. iliotibialis 2
IT3	M. iliotibialis 3
ITC	M. iliotrochantericus caudalis
ITCR	M. iliotrochantericus cranialis
ITM	M. iliotrochantericus medius
LD	M. latissimus dorsi
LDC	M. latissimus dorsi cranialis
LDCA	M. latissimus dorsi caudalis
LS	M. levator scapulae
OL	M. obturatorius lateralis
OM	M. obturatorius medialis
P	M. pectoralis
PA	M. pectoralis pars abdominalis
PC	M. pectoralis pars cranialis

PCA	M. pectoralis pars caudalis
PIFE1	M. puboischiofemoralis externus 1
PIFE2	M. puboischiofemoralis externus 2
PIFE3	M. puboischiofemoralis externus 3
PIFI1	M. puboischiofemoralis internus 1
PIFI2	M. puboischiofemoralis internus 2
PIFL	M. puboischiofemoralis pars lateralis
PIFM	M. puboischiofemoralis pars medialis
PIT	M. puboischiotibialis
PP	M. pectoralis pars propatagialis
PT	M. pectoralis pars thoracicus
R	M. rhomboideus
RP	M. rhomboideus profundus
RS	M. rhomboideus superficialis
S	M. subscapularis
SC	M. subcoracoideus
SE	M. subscapularis pars externa
SI	M. subscapularis pars interna
SH	M. sapulohumeralis
SHC	M. scapulohumeralis cranialis
SHCA	M. scapulohumeralis caudalis
SP	M. serratus profundus
SS	Mm. serratus superficialis
SSC	M. serratus superficialis cranialis
SSCA	M. serratus superficialis caudalis
St	M. sternocoracoideus

Str	M. scapulotriceps
Suc	M. supracoracoideus
T	M. trapezius
TM	M. teres major

Abreviaturas institucionales

MACN	Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina
MCS	Museo de Cinco Saltos, Cinco Saltos, Río Negro, Argentina
MLP-Av	Museo de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina, colección Rancho de Ávila
MLP-CS	Museo de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina, colección Cinco Saltos
MLP-Ly	Museo de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina, colección Lydekker
MPCA	Museo provincial “Carlos Ameghino”, Río Negro, Argentina
MPEF	Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Trelew, Argentina
PVL	Colección de Paleontología de Vertebrados de la Fundación-Instituto “Miguel Lillo”, Tucumán, Argentina

- Capítulo 1 -

**INTRODUCCIÓN: GENERALIDADES Y
OBJETIVOS**

Capítulo 1

INTRODUCCIÓN: GENERALIDADES Y OBJETIVOS

Introducción

Los dinosaurios (Amniota, Archosauria) presentan una serie de modificaciones anatómicas que los diferencian del resto de los reptiles, tanto extintos como actuales (Gauthier, 1986; Novas, 1996; Sereno, 1997, 1999; Benton, 2004; Langer & Benton, 2006). Siendo de los primeros reptiles en desarrollar la marcha parasagital, experimentaron transformaciones anatómicas características, de las cuales las más profundas y distintivas se concentran en el aparato locomotor. Estas particularidades los asemejan funcionalmente más a las aves y a los mamíferos cursoriales que a los reptiles actuales, como cocodrilos y escamados (Carrano, 1998; Mazzetta, 1999; Hutchinson & Gatesy, 2000; Otero & Vizcaíno, 2008; Hutchinson & Allen, 2009).

Los dinosaurios saurópodos fueron los animales terrestres más grandes que jamás hayan vivido sobre nuestro planeta y fueron los herbívoros dominantes de los ecosistemas mesozoicos desde finales del período Jurásico. Su registro se extiende desde el Jurásico Temprano hasta fines del Cretácico. Se caracterizan por su largo cuellos, cabeza pequeña y un gran desarrollo del tamaño corporal, lo que ha llevado a que se realicen numerosos intentos por estimar su masa corporal. En este sentido, Alexander (1985), Anderson et al. (1985), y Henderson (1999, 2006) estimaron la masa corporal en varios saurópodos a través de diferentes aproximaciones metodológicas. Los valores arrojados varían entre aproximadamente 2 hasta 30 toneladas, dependiendo del taxón y de la metodología aplicada. Algunos taxa, sin embargo pudieron haber llegado a rondar las 65-75 toneladas, como ilustran los casos de *Antarctosaurus giganteus* y *Argentinosaurus huinculensis*, del Cretácico de Sudamérica (Mazzetta et al., 2004); mientras que el norteamericano *Amphicoelias*, según las estimaciones de

Paul (1998), habría alcanzado el colosal peso de 150 toneladas. Sin lugar a dudas existe una enorme variabilidad entre estos resultados, lo cual depende del tamaño del animal y de la metodología empleada. Tal vez, la aproximación más cercana a la realidad corresponda a *Brachiosaurus brancai*, del Jurásico Superior de África, del cual se conoce buena parte del esqueleto y cuyo peso fue estimado entre 25 y 30 toneladas (Anderson et al., 1985; Henderson, 2006).

Gran parte de los caracteres diagnósticos de este grupo de dinosaurios se concentran en el aparato locomotor (Upchurch, 1995; Salgado et al., 1997; Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002; Upchurch et al. 2004; Curry Rogers, 2005). En efecto, los saurópodos se caracterizan por poseer extremidades columnares y autopodios compactos, lo que ha llevado a los investigadores a caratularlos como análogos funcionales de ciertos mamíferos actuales de gran tamaño, como los elefantes (Huene, 1929; Upchurch et al., 2004). Pese a sus pesados cuerpos, las manos eran digitígradas, por los que los dedos eran los únicos puntos de contacto con el suelo (Christiansen, 1997; Upchurch et al., 2004). Estas peculiaridades han despertado la curiosidad de los científicos desde que se tuvo conocimiento de la existencia de estos animales. Desde las primeras descripciones sistemáticas, a finales del siglo 19 y comienzos del siglo 20, se ha planteado y discutido la problemática del peso de los saurópodos en relación a las capacidades y hábitos locomotores. Desde un principio, autores como Osborn (1898, 1899), Hatcher (1901), y Hay (1908, 1911), propusieron hábitos semiacuáticos o anfibios, asumiendo que los saurópodos pasaban buena parte del tiempo en el agua y que podían incluso, nadar, aunque se alimentaban en tierra. Si bien Hatcher (1903) se muestra escéptico a esta idea debido a la ausencia de vestigios o evidencias de una aleta dorsal, propone que formas como *Diplodocus* habrían sido animales esencialmente terrestres pero que pasaban mucho tiempo en el agua (Figura 1.1). La concepción de los saurópodos como animales al menos parcialmente acuáticos, se mantuvo y discutió en sucesivos trabajos durante la primera mitad del siglo 20 (Huene, 1922, 1929; Wiman, 1929). Luego de la segunda mitad del siglo se marcó un quiebre definitivo en la concepción de los hábitos locomotores de los saurópodos, aceptando definitivamente y demostrando los hábitos terrestres de estos animales. Trabajos como los de Bakker (1971a) y Coombs (1975, 1978) sentaron las bases teóricas a partir de las cuales se concluyó que el plan anatómico de los saurópodos se ajusta convincentemente a la vida en tierra. Aproximaciones

funcionales como las de Alexander (1985, 1989) y Carrano (1999; 2001) demostraron la capacidad de estos dinosaurios de soportar su propio peso y moverse en tierra firme. El registro icnológico, por su parte, proveyó de evidencia directa y reafirmó el modo en cómo se desplazaban los saurópodos (Lockley et al., 1994; Wilson & Carrano, 1999; Mazzetta & Blanco, 2001).

Los saurópodos han sido tradicionalmente considerados como cuadrúpedos graviportales. Si bien en algún momento se les ha atribuido un tipo de postura crocodriliiana, está ampliamente establecido que el repertorio locomotor de estos dinosaurios estuvo gobernado por hábitos columnares. La transición del bipedalismo al cuadrupedalismo en Sauropodomorpha ocurrió a lo largo de la evolución de los sauropodomorfos basales ('prosaurópodos') (Reisz et al., 2005; Bonnan & Yates, 2007; Yates et al., 2010). Las formas tempranas de este grupo (*Massospondylus*), fueron al menos bípedos facultativos, cuyo bipedalismo fue heredado de saurisquios basales como *Saturnalia* (Langer, 2003). El desarrollo de la locomoción cuadrúpeda estuvo definitivamente presente en las formas adultas de los sauropodomorfos más cercanos a Sauropoda (e. g., *Melanorosaurus* Bonnan & Yates, 2007).

El cuadrupedalismo obligado en saurópodos es consecuencia de un esqueleto apendicular robusto, miembros columnares, estilopodio más largo que el zeugopodio y con marcada excentricidad, autopodios compactos y anchos, y marcas musculares tenues. Estas particularidades han conllevado a que se realicen algunos estudios paleobiológicos (Alexander, 1985, 1989; Coombs, 1975; Borsuk-Bialynicka, 1977; Gallup, 1989; Mazzetta, 1999; Wilson & Carrano, 1999; Mazzetta & Blanco, 2001; Powell, 2003; Wilhite, 2003; Calvo & Mazzetta, 2004; Otero & Vizcaíno, 2008). Llamativamente, pocos de esos estudios incluyen la inferencia y reconstrucción de la musculatura (Romer, 1923a; Huene, 1929; Borsuk-Bialynicka, 1977; Salgado & García, 2002; Wilhite, 2003; Schwarz et al., 2007b; Otero & Vizcaíno, 2008), a pesar de que esta línea de investigación brinda información que es punto de partida para los análisis de morfología funcional y constituye la base para inferir comportamientos, usos del sustrato y modos de vida (Witmer, 1995; Coombs, 1997; Hutchinson, 2004).

La posición filogenética de los saurópodos dentro de Dinosauria está fuertemente sustentada (Figura 1.2). En este sentido, la ubicación de los primeros

en Saurischia está determinada, principalmente, por la presencia de una pelvis trirradiada, donde el elemento dorsal, el ilion, se encuentra ubicado por encima del pubis, de orientación craneoventral, y el isquion, ubicado caudoventralmente (Gauthier, 1986; Sereno, 1999). La monofilia de Sauropoda está dada por caracteres apendiculares principalmente, entre los que se destacan la postura cuadrúpeda obligatoria, la orientación columnar de los miembros, la cresta deltopectoral del húmero baja, la ausencia de olecranon en la ulna, la sección femoral transversalmente elíptica, entre otros, además de la presencia de cuatro o más vértebras sacras (Upchurch, 1995; Salgado et al., 1997; Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002). Dentro de Sauropoda, las relaciones de nivel alto están bien establecidas, determinando dos grupos principales: Diplodocoidea y Macronaria (Figura 1.3). Estos últimos componen el clado Neosauropoda, el cual, junto con sucesivos grupos hermanos (e. g., *Barapasaurus*, *Patagosaurus*) conforman Eusauropoda (Wilson, 2002; Taylor, 2009).

Los titanosaurios (Titanosauria) son un grupo de macronarios que vivieron hasta fines del Cretácico Tardío en Europa, África, Madagascar, India y Norteamérica. América del Sur, en especial Argentina, es el territorio en el cual el registro taxonómico es muy amplio y más abundante en cantidad de especímenes (Salgado, 2000; Powell, 2003). Los más derivados, los Saltosaurinae (sensu Powell, 1992), abarcan un grupo de saurópodos de tamaño mediano, endémicos de lo que hoy es el territorio argentino. Se reconocen cuatro especies que componen el clado, todas del Cretácico Superior: *Neuquensaurus australis* (Lydekker, 1893), *Neuquensaurus robustus* (Huene, 1929), *Saltasaurus loricatus* Bonaparte & Powell, 1980, y *Rocasaurus muniozi* Salgado & Azpilicueta, 2000. *Bonatitan reigi* Martinelli & Forasiepi, 2004 no se ha incluido hasta la fecha en análisis filogenéticos, por lo que su asignación a Saltosaurinae permanece tentativa.

Los saltosaurinos incluyen las formas más llamativas de titanosaurios. Entre sus características más relevantes se pueden citar la presencia de una comba lateral del fémur extremadamente desarrollada (común a todos los Titanosauriformes), el extremo desarrollo de un olecranon en la ulna, la pérdida absoluta de falanges de la mano (lo que se traduce en un digitigradismo extremo), los lóbulos preacetabulares del ilion proyectados hacia los laterales, y las placas esternales elongadas y semilunares, entre otras (Salgado et al. 1997; Wilson &

Sereno, 1998; Wilson, 2002; Curry Rogers, 2005). Estas particularidades previamente citadas son interesantes debido a que sugieren adaptaciones en los miembros y hábitos locomotrices diferentes a los de otros saurópodos. Por ello, resulta llamativa la escasez de hipótesis paleobiológicas publicadas basadas en análisis detallados sobre morfología, ya sean funcionales o biomecánica.

Marco teórico y antecedentes: la inferencia de la función a partir de la forma

La asociación entre forma y función es de especial importancia para los paleobiólogos, quienes emplean como materia prima a las estructuras óseas de los organismos. Si sólo se posee acceso a este tipo de datos de estructura, cualquier intento por comprender, por ejemplo, cómo se movían los animales, implicaría inferir la función a partir de la forma. Como enfatiza Lauder (1995) se debe, por ello, desarrollar métodos para inferir la función a partir de la forma y comprender de qué manera forma y función están interrelacionadas.

Para comenzar es necesario conocer el significado de los términos *forma* y *función*. Lauder (1995: 2) define *forma* como los atributos fenotípicos y sus componentes anatómicos. En cuanto a *función*, es conveniente hacer algunas aclaraciones, ya que suele existir confusión en torno a este término. La misma se genera ya que, comúnmente, se suele mezclar el término función con *facultad* (también llamado *rol biológico*) en términos de Lauder (op. cit.). Por lo tanto, función es el rol mecánico de algún rasgo fenotípico; mientras que el rol que ese rasgo desempeña en un contexto ambiental o ecológico específico corresponde a la facultad o rol biológico de ese rasgo (Lauder, 1995: 3; Bock & von Wahlert, 1965). De esta manera, un hueso puede tener el rol mecánico o físico de mantener firme un miembro, o de proveer un elemento rígido sobre el cual las fuerzas musculares puedan actuar. En este sentido, las problemáticas implicadas en los objetivos de esta Tesis Doctoral se abordarán utilizando el principio de correlación forma-función (Radinsky, 1987), el cual señala que existe una estrecha relación entre forma y función, de manera que la última puede predecirse a partir de la primera. En este contexto, la forma (morfología), puede estudiarse mediante un enfoque

funcional o biomecánico. La relación observada entre forma y función en especies actuales se aplica luego a los taxones fósiles de interés. Estructuras que son homólogas entre taxones actuales y fósiles se presume comparten funciones homólogas, permitiendo así la inferencia de la función en el taxón extinto (Stanley, 1970; Lauder, 1995). Si no se dispone de homologías apropiadas, debería demostrarse la función sobre la base de analogías biológicas. Si no se dispone de análogos biológicos, deberían usarse análogos mecánicos (Radinsky, 1987).

Se han realizado varios estudios en dinosaurios teniendo en cuenta este marco teórico. Entre ellos se pueden citar trabajos sobre morfología funcional de dinosaurios en general y sobre saurópodos en particular. En este sentido, Alexander (1985) analiza el tipo de postura y marcha en varios grupos de dinosaurios, teniendo en cuenta patrones en las huellas, dimensiones de los huesos y masas corporales. Gatesy (1995), por otro lado, se enfoca en los tipos de locomoción en terópodos sobre la base de la reconstrucción muscular de los miembros y su comparación con análogos actuales. Varios trabajos se han focalizado en la reconstrucción de los miembros en dinosaurios, teniendo en cuenta los rangos de movimiento en las articulaciones (Makovicky & Currie, 1998; Bonnan, 2003; Senter, 2005, 2006; Senter & Robins, 2005; Bonnan et al., 2005; Shin-Ichi, 2009). En cuanto a trabajos específicos sobre saurópodos, se destacan el de Wilson & Carrano (1999) quienes, en base a evidencia icnológica y osteológica, proponen diferentes patrones de postura. Por otra parte, Calvo & Mazzetta (2004) calculan las velocidades de locomoción y tipos de marcha para saurópodos y otros dinosaurios saurisquios también a partir de evidencia icnológica.

En lo referente a la reconstrucción de tejidos blandos, los primeros estudios sistemáticos sobre anatomía blanda en dinosaurios comenzaron en la segunda década del siglo 20, con los trabajos de Romer (1923a), y más tarde con Galton (1969), Borsuk-Bialynicka (1977), Coombs (1978, 1979) y Nicholls & Russell (1985). Estos autores infirieron la disposición de la musculatura pélvica en *Camarasaurus*, *Hypsilophodon*, *Opisthocoelicaudia*, ankylosaurios y *Struthiomimus*, respectivamente, a partir de comparaciones con cocodrilos y aves. Wilhite (2003) realizó un estudio similar con tres saurópodos jurásicos norteamericanos, para lo cual utilizó modelos por computadora, basándose en los mismos principios que los anteriores. En nuestro país, fue Powell (2003) quien

abordó temas relacionados a la paleobiología de estos animales, entre otros, sobre biomecánica del cráneo, esqueleto axial y apendicular. Si bien se han hecho intentos, aunque escasos, por conocer la anatomía blanda en saurópodos, los análisis carecen de una metodología apropiada para la inferencia de tejidos blandos a partir de hipótesis de homologías relacionadas al sistema musculoesquelético.

A partir de la década de 1990, la inferencia filogenética se formalizó, dando nueva luz y robustez a los trabajos de morfología y anatomía de tejidos blandos (Bryant & Russell, 1992; Witmer, 1995, 1997). De esta manera, el establecimiento de la metodología basada en el Soporte Filogenético Viviente (*Extant Phylogenetic Bracket, EPB*, sensu Witmer, 1995), brindó una herramienta explícita para la reconstrucción de tejidos blandos en fósiles. Dicha metodología ha sido ampliamente aplicada en trabajos sobre evolución de las partes blandas faciales en arcosaurios (Witmer, 1997; Holliday & Witmer, 2007; Witmer et al., 2008; Witmer & Ridgely, 2009), así como también en contribuciones sobre anatomía blanda del esqueleto apendicular en dinosaurios (Carrano & Hutchinson, 2002; Jasinowski et al., 2006; Schwarz et al. 2007b; Remes, 2008; Otero & Vizcaíno, 2008; Fechner, 2009).

Es interesante destacar que hasta la fecha el único aporte que se ha realizado en nuestro país sobre anatomía blanda y hábitos locomotores en dinosaurios saurópodos que incluyan la reconstrucción de la musculatura apendicular para inferir aspectos morfológico-funcionales, corresponde al reciente trabajo de Otero & Vizcaíno (2008) en el cual se reconstruye parte de la musculatura apendicular de *Neuquensaurus australis*, uno de los titanosaurios más derivados y objeto de esta Tesis.

En este contexto existen hipótesis planteadas referidas a este tema. Salgado & García (2002), proponen que la morfología de los centros vertebrales caudales de los saltosaurinos y otros titanosaurios surgió como resultado de modificaciones en la musculatura de la cola en relación a cambios en la mecánica de la locomoción. De la misma manera, Gallina & Otero (2009) sugieren que la morfología de los procesos transversos habría estado influenciada y ligada al desarrollo relativo de la musculatura retractora de la cola. Por otra parte, Wilson & Carrano (1999; ver también Borsuk-Bialynicka, 1977; Mazzetta & Blanco, 2001;

Powell, 2003) sugieren que los titanosaurios habrían desarrollado una postura bípeda para la realización de determinadas funciones, como por ejemplo erguirse sobre sus patas traseras, basándose en caracteres del esqueleto apendicular, como la probable postura ancha de los miembros y otros caracteres postcranianos. Apesteguía (2004) por otro lado, propone que existe una estrecha correlación entre la morfología del esqueleto apendicular de los titanosaurios con posibles hábitos cavadores en el contexto de la construcción de nidos.

Objetivos generales

El estudio propuesto tiene como foco principal marcar un punto de partida para el estudio paleobiológico en dinosaurios del territorio argentino desde un enfoque anatómico-funcional que posibilite dilucidar capacidades locomotoras y comprender las etapas más tardías de la evolución de este grupo de saurópodos.

Teniendo en cuenta las particularidades mencionadas sobre el clado Saltosaurinae, el marco teórico y los antecedentes citados, el objetivo general de esta Tesis Doctoral es poner a prueba las siguientes hipótesis:

H1: Los titanosaurios Saltosaurinae poseían atributos osteológicos claramente diferenciados de otros saurópodos en sus extremidades y cinturas.

H2: Las particulares características apendiculares de los Saltosaurinae se reflejan en la presencia y distribución de la musculatura asociada.

H3: Gran parte de las modificaciones asociadas al esqueleto apendicular sugieren capacidades locomotoras particulares, entre ellas, la adopción de una postura ancha de los miembros y la posibilidad de erguirse sobre sus patas traseras.

Un estudio de esta índole aportará nueva información paleobiológica para los saurópodos de nuestro territorio (posibilitando expandir estos análisis a otros dinosaurios del territorio argentino) y como complemento para contrastar con la información ya existente sobre los saurópodos y otros dinosaurios a nivel mundial. Finalmente, un examen de la morfología funcional apendicular serviría de complemento a los estudios filogenéticos, permitiendo evaluar y dilucidar los

orígenes y roles de caracteres seleccionados e implementados en la construcción de hipótesis filogenéticas; y permitiría esclarecer aspectos de su contexto evolutivo, pautas de evolución del grupo (en particular, de la evolución musculoesquelética) y su rol en los paleoecosistemas en los que vivían.

Objetivos específicos

Específicamente, en esta Tesis Doctoral se pretende realizar un análisis anatómico y funcional del aparato locomotor en los titanosaurios saltosaurinos, integrando datos de anatomía esquelética (osteología) y de las partes blandas inferidas a partir de ésta (miología), integrados en un contexto filogenético. Una vez estudiada la forma (morfología y proporciones), se procederá a establecer su correlato funcional.

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

1) Estudiar la anatomía blanda y los correlatos osteológicos asociados de cocodrilos y aves actuales que componen el Soporte Filogenético Viviente.

2) Estudiar en detalle la anatomía ósea apendicular de taxones del clado Saltosaurinae, con especial interés en el status taxonómico de *Neuquensaurus robustus*.

3) Determinar la secuencia de aparición evolutiva de caracteres apendiculares de importancia funcional en las etapas tardías de la evolución de los titanosaurios sumando nueva información de los taxones bajo estudio a las de otros taxones relacionados con esta etapa.

4) Identificar la existencia y el desarrollo de estructuras que revelen las características de los orígenes e inserción de la musculatura asociada.

Sobre la base de la información obtenida se pretende:

5) Estudiar la mecánica del aparato locomotor, a partir del análisis de la arquitectura del esqueleto apendicular, los rangos de movimientos en las articulaciones, y las líneas de acción de la musculatura asociada.

6) Integrar los resultados obtenidos en los puntos 1 a 4, para contrastar las hipótesis vigentes asociadas a las funciones del aparato locomotor de estos saurópodos e inferir el tipo de postura de los saltosaurinos y su desplazamiento o preferencia en el uso del sustrato.

Teniendo en cuenta lo anteriormente expuesto sobre las peculiaridades en el aparato locomotor de los saurópodos en general y los saltosaurinos en particular, y considerando que, hasta la fecha, los conocimientos que se tienen son escasos, este peculiar clado de dinosaurios resulta particularmente interesante para realizar una reconstrucción funcional del esqueleto apendicular.

La presente contribución continúa con los “Materiales y Metodología” (Capítulo 2), donde se detallan los materiales fósiles y los especímenes actuales analizados, así como los recursos bibliográficos consultados y que sirvieron como referencia. Además se explican los métodos utilizados, con especial énfasis en el Soporte Filogenético Viviente (EPB). En el Capítulo 3 se describe la musculatura apendicular de los arcosaurios vivos, los cuales serán tomados como soporte filogenético para las inferencias y reconstrucciones de los capítulos subsiguientes. Se hará principal hincapié en puntos de origen e inserción y morfología de los músculos apendiculares, así como también el correlato osteológico asociado a cada músculo. De esta manera, este capítulo es de suma importancia ya que proporciona un patrón de comparación sobre la base de dos grupos extremos (cocodrilos y aves), que servirán para establecer el patrón intermedio para futuros estudios sobre evolución musculo-esquelética en arcosaurios. En el Capítulo 4 se describe la anatomía apendicular ósea de los saurópodos Saltosaurinae, en el cual se detallan las innovaciones más importantes que adquirió este grupo de titanosaurios a lo largo de su evolución. En este mismo capítulo, además, se hace una discusión sobre el estatus taxonómico de *Neuquensaurus robustus*, poniendo al día todos los materiales colectados hasta la fecha y comparándolos con aquellos de *N. australis*. La musculatura apendicular de los cuatro taxones bajo estudio es inferida en el Capítulo 5. En este sentido, se describen los puntos de origen e inserción de cada músculo previamente descrito en capítulos precedentes para arcosaurios actuales. En los Capítulos 6 y 7 se reconstruye el sistema musculo-esquelético apendicular de los saurópodos Saltosaurinae, teniendo como base la anatomía ósea y de tejidos blandos descrita previamente. Se contrastan,

además, hipótesis sobre locomoción en saurópodos. El Capítulo 8 se discuten los resultados obtenidos en los capítulos previos, con énfasis en las capacidades locomotoras. Finalmente, en el Capítulo 9 se sintetizan las principales conclusiones generales de esta Tesis.

- Capítulo 2 -

MATERIALES Y METODOLOGÍA

Capítulo 2

MATERIALES Y METODOLOGÍA

Materiales

Para el presente estudio se analizó tanto material fósil como actual. Los datos osteológicos analizados personalmente provenientes de material fósil corresponden a los siguientes taxa:

- Theropoda: *Condorraptor currumili*
- Sauropodomorpha basales: *Coloradisaurus brevis*, *Riojasaurus incertus*
- Eusauropoda: *Patagosaurus fariasi*, *Tehuelchesaurus benitezi*
- Diplodocoidea: *Diplodocus carnegii*, *Rayososaurus agrioensis*, *Amargasaurus cazai*, *Limaysaurus tessonei*
- Titanosauria: *Andesaurus delgadoi*, *Argyrosaurus superbus*, *Laplatasaurus araukanicus*, *Neuquensaurus australis*, *Neuquensaurus robustus*, *Saltasaurus loricatus*, *Rocasaurus muniozi*, *Bonatitan reigi*

La lista completa de los materiales fósiles examinados se resume en la Tabla 3.1. Los materiales que fueron objeto de estudio en el presente análisis se presenta a continuación:

Museo de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina*Neuquensaurus australis* Lydekker (1893) (Figura 2.1)

Holotipo: MLP Ly 1-7. Sacro incompleto, compuesto por seis centros coosificados, más un centro biconvexo no fusionado, y seis vértebras caudales.

Material referido: MLP-CS 1049, MLP-CS 1050, MLP-CS 1051, MLP-CS 1053, MLP-CS 1056, MLP-CS 1057, MLP-CS 1058, MLP-CS 1093, MLP-CS 1096, MLP-CS 1098, MLP-CS 1099, MLP-CS 1100, MLP-CS 1101, MLP-CS 1102, MLP-CS 1103, MLP-CS 1104, MLP-CS 1107, MLP-CS 1118, MLP-CS 1121, MLP-CS 1122, MLP-CS 1123, MLP-CS 1124, MLP-CS 1129, MLP-CS 1167, MLP-CS 1169, MLP-CS 1172, MLP-CS 1174, MLP-CS 1175, MLP-CS 1176, MLP-CS 1177, MLP-CS 1178, MLP-CS 1180, MLP-CS 1181, MLP-CS 1186, MLP-CS 1187, MLP-CS 1190, MLP-CS 1191, MLP-CS 1193, MLP-CS 1199, MLP-CS 1201, MLP-CS 1202, MLP-CS 1204, MLP-CS 1206, MLP-CS 1216, MLP-CS 1222, MLP-CS 1223, MLP-CS 1224, MLP-CS 1233, MLP-CS 1234, MLP-CS 1237, MLP-CS 1258, MLP-CS 1259, MLP-CS 1260, MLP-CS 1261, MLP-CS 1263, MLP-CS 1286; MLP-CS 1292, MLP-CS 1294, MLP-CS 1296, MLP-CS 1298, MLP-CS 1301, MLP-CS 1304, MLP-CS 1305, MLP-CS 1306, MLP-CS 1479, MLP-CS 2003, MLP-CS 2004, MLP-CS 2005, MLP-CS 2008, MLP-Ly 14, MLP-Ly 17, MLP-Ly 25, MLP-Ly 89, MLP-Ly 105, MLP-Ly 124, MLP-Ly 127.

Neuquensaurus robustus Huene (1929) (Figura 2.1)

Lectotipo: ulna derecha (MLP-CS 1095), ulna izquierda (MLP-CS 1094), radio derecho (MLP-CS 1171), fémur izquierdo (MLP-CS 1480) (Bonaparte & Gasparini, 1978).

Material referido: MLP MLP-CS 1019, MLP-CS 1052, MLP-CS 1055, MLP-CS 1125, MLP-CS 1179, MLP-CS 1182, MLP-CS 1183, MLP-CS 1184, MLP-CS 1185, MLP-CS 1189, MLP-CS 1194, MLP-CS 1195, MLP-CS 1197, MLP-CS 1236, MLP-CS 1238, MLP-CS 1264, MLP-CS 1265, MLP-CS 1295, MLP-CS 1303, MLP-Av 2059,

MLP-Av 2060, MLP-Av 2064, MLP-Av 2066, MLP-Av 2068, MLP-Av 2069, MLP-Av 2083.

Laplatasaurus araukanicus (Huene, 1929)

Lectotipo: MLP CS 1127, MLP CS 1128

Diplodocus carnegii Hatcher, 1901

Réplica alojada en el MLP

Museo de Cinco Saltos, Cinco Saltos, Río Negro, Argentina

Neuquensaurus australis

Material referido: MCS-5/16, MCS-5/24, MCS-5/25, MCS-5/26, MCS-5/27, MCS 5/28, MCS-5/30, MCS-5/32, MCS-6, MCS-7, MCS-8, MCS-9; MCS-10.

Museo Provincial “Carlos Ameghino”, Cipolletti, Río Negro, Argentina

Material referido a *Neuquensaurus australis*: MPCA-CS 001.

Rocasaurus muniozi Salgado & Azpilicueta, 2000 (Figura 2.2)

Holotipo: MPCA-Pv 46

Instituto “Miguel Lillo”, San Miguel del Tucumán, Tucumán, Argentina

Saltasaurus loricatus Bonaparte & Powell, 1980 (Figura 2.3)

Holotipo: PVL 4017-92

Material referido: PVL 4017-83, PVL 4017-80, PVL 4017-79, PVL 4017-82, PVL 4017-84, PVL 4017-46, PVL 4017-87, PVL 4017-88, PVL 4017-91, PVL 4017-

89, PVL 4017-85, PVL 4017-65, PVL 4017-71, PVL 4017-66, PVL 4017-70, PVL 4017-63, PVL 4017-69, PVL 4017-67, PVL 4017-74, PVL 4017-72, PVL 4017-73, PVL 4017-75, PVL 4017-76, PVL 4017-77, PVL 4017-78, PVL 4017-106, PVL 4017-104, PVL 4017-105, PVL 4017-107, PVL 4017-108, PVL 4017-111, PVL 4017-109, PVL 4017-110, PVL 4017-100, PVL 4017-101, PVL 4017-103, PVL 4017-95, PVL 4017-99, PVL 4017-92, PVL 4017-93, PVL 4017-94, PVL 4017-166, PVL 4017-56, PVL 4017-55, PVL 4017-21, PVL 4017-19, PVL 4017-22.

Patagosaurus fariasi Bonaparte, 1979

Holotipo: PVL 4170

Coloradisaurus brevis Bonaparte, 1978

Holotipo: PVL 5904

Riojasaurus incertus Bonaparte, 1969

Holotipo PVL: 3815

**Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”,
Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina**

Amargasaurus cazau Salgado & Bonaparte, 1991

Holotipo: MACN-N 15

Bonatitan reigi Martinelli & Forasiepi, 2004

Holotipo: MACN-PV-RN 821

Material referido: MACN-PV-RN 1061

Rayososaurus agrioensis Bonaparte, 1996

Holotipo: MACN-N 41

Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Trelew, Argentina

Tehuelchesaurus benitezi Rich, Vickers-Rich, Giménez, Cúneo, Puerta & Vaca, 1999

Holotipo: MPEF-Pv 1125

Condorraptor currumili Rauhut, 2005

Holotipo: MPEF-PV-1672

Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue (dependencia Lago Barreales), Neuquén, Argentina

Limaysaurus tessonei Calvo & Salgado 1995

Holotipo: MUCPv-205

Andesaurus delgadoi Calvo & Bonaparte, 1991

Holotipo: MUCPv-132

Museo “Argentino Urquiza”, Rincón de Los Sauces, Neuquén, Argentina

Titanosauria indet. (MAU-PV-N-425/31)

Tabla 2.1

Taxón	Número de colección
<i>Amargasaurus cazau</i>	MACN-N 15
<i>Andesaurus delgadoi</i>	MUCPv-132
<i>Argyrosaurus superbus</i>	MLP 77-V-29-1
<i>Bonatitan reigi</i>	MACN-PV-RN 821
<i>Coloradisaurus brevis</i>	PVL 5904
<i>Condorraptor currumili</i>	MPEF-PV 1672
<i>Diplodocus carnegii</i>	Réplica alojada en el MLP
<i>Limaysaurus tessonei</i>	MUCPv-205
<i>Neuquensaurus australis</i>	MLP Ly 1/2/3/4/5/6
<i>Neuquensaurus robustus</i>	MLP-CS 1480
	MLP-CS 1094
	MLP-CS 1171
	MLP-CS 1095
<i>Patagosaurus fariasi</i>	PVL 4170
<i>Rayososaurus agrioensis</i>	MACN-N 41
<i>Riojasaurus incertus</i>	PVL 4170
	PVL 3815
<i>Rocasaurus muniozi</i>	MPCA-Pv 46
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL 4017-92
<i>Tehuelchesaurus benitezi</i>	MPEF-Pv 1125
Titanosauria indet.	MAU-PV-N-425/27
Titanosauria indet.	MAU-PV-N-425/31
Titanosauria indet.	MLP S/N
<i>Titanosaurus araukanicus</i>	MLP CS 1127
	MLP CS 1128
Materiales sin describir (<i>Mussaurus</i> sp.)	MLP 61-III-28-1

de la Formación El Tranquilo	
------------------------------	--

Tabla 2.1. Lista de especímenes fósiles analizados en el presente estudio. En orden alfabético.

Se hicieron observaciones detalladas de la osteología apendicular de arcosaurios actuales (*Crocodylus* sp., *Caiman latirostris*, *Gallus gallus*, *Nothura darwinii*, *Tyto alba*, *Podiceps major*, *Milvago chimango*, *Eudormia* sp., *Nothoprocta* sp., *Buteo* sp., Ciconiidae indet., Sphenisciidae indet.). La anatomía blanda se interpretó a través de disecciones del esqueleto apendicular realizada por el autor y colegas sobre materiales frescos de *Caiman latirostris* (Crocodylia, Alligatoridae), *Gallus gallus* (Aves, Galliformes), *Nothura darwinii* (Aves, Tinamidae) y *Tyto alba* (Aves, Tytonidae).

Metodología

Algunas consideraciones sobre los aspectos metodológicos

Cuando se trabaja con material fósil no existe una metodología específica y única para inferir una función a partir de una estructura. Ello va a depender, en definitiva, de las herramientas con las que el investigador cuente. Una primera aproximación es el método filogenético (Stanley, 1970; Raup & Stanley, 1971; Radinsky, 1987; Bryant & Russell, 1992; Witmer, 1995, 1997), que se basa en la observación directa de taxones actuales relacionados filogenéticamente con el fósil, para inferir la función de una determinada estructura presente en este último. Idealmente, este método trabaja con estructuras homólogas presentes en los taxones actuales y fósiles. Puede darse la posibilidad, sin embargo, que el fósil bajo estudio posea características novedosas (apomorfías) no presentes en los taxones actuales. En este caso, se debe inferir la función a través de estructuras análogas en taxones actuales (Radinsky, 1987; Lauder, 1995; Bakker, 1971a; Borsuk-Bialynicka, 1977; Bonnan, 2003, 2004). Caso similar ocurre cuando, para una misma estructura compartida por el taxón fósil y los grupos actuales de comparación, estos últimos poseen diferentes funciones, dificultando la inferencia de la función

en el taxón fósil (Lauder, 1995). Estos tipos de aproximaciones reciben el nombre de *históricas* (Weishampel, 1995), ya que se utiliza un marco filogenético, ya sea para inferir una función o algún tipo de estructura en fósiles comparando con grupos actuales relacionados. Básicamente, este enfoque procura la transferencia o extrapolación de atributos (sean funcionales o no) desde los taxones actuales al fósil, sobre la base de una hipótesis filogenética que relaciona al grupo fósil bajo estudio con los taxones actuales de comparación (Bryant & Russell, 1995; Wu & Russell, 1997).

En el caso que se trabaje con estructuras que no posean homólogos ni análogos actuales existen otros procedimientos. Rudwick (1964) propone el *método paradigmático* por el cual se infiere la función a partir de una estructura mediante la confección de modelos o abstracciones mecánicas, utilizando los principios de la física y de la ingeniería. Este método basa sus principios en el supuesto que existe una estrecha correlación entre estructura y función. Cualquier aproximación que pretenda inferir una función a partir de una determinada estructura utilizando análogos, sean actuales o derivados de modelos tomados de la mecánica, se dice que son aproximaciones *ahistóricas* o *no históricas*, en el sentido que no utilizan un marco filogenético para su análisis funcional (Weishampel, 1995; Wu & Russell, 1997).

Al igual que el método filogenético, el paradigmático tiene sus limitaciones, por ejemplo, cuando más de una función está asociada a una estructura o si una función puede ser llevada a cabo por más de una estructura (Witmer, 1997). La pregunta es entonces ¿qué niveles de resolución se debe esperar al inferir la función de una estructura? Como vemos, al menos hasta hoy, no se cuenta con un método que sea válido en todos los casos.

Se han desarrollado aproximaciones metodológicas que, si bien no nos brindan una determinación total, sí nos permiten trabajar con niveles de especulación a partir de los cuales se pueden generar hipótesis sobre las cuales trabajar (Witmer, 1995). En este sentido, el método EPB (Extant Phylogenetic Bracket; Witmer, 1995) se utiliza con el fin de reconstruir tejidos blandos en fósiles, haciendo referencia, por lo menos, a los primeros dos grupos externos actuales del taxón fósil bajo estudio, reduciendo al mínimo la especulación. Específicamente, el método se basa en los principios de la cladística, ya que

implica la comparación con grupos externos y el principio de parsimonia en el contexto de una hipótesis filogenética de la cual el taxón bajo estudio y los grupos actuales más emparentados formen parte. Para el análisis particular de este trabajo, se tomarán como grupos externos de comparación a los cocodrilos y las aves. Si bien el procedimiento correspondiente a esta metodología se detalla en el Capítulo 5 de esta contribución, a continuación se suman los principales pasos para inferencia filogenética (Witmer, 1995):

- Identificación de los grupos externos más cercanos al taxón bajo estudio, los cuales constituyen el Soporte Filogenético Viviente.
- Verificación de las homologías musculares en ambas taxa vivientes a través de comparación con el grupo externo.
- Identificación de correlatos osteológicos de cada músculo en los huesos.
- Identificación de correlatos osteológicos homólogos en el taxón fósil bajo estudio.
- Sobre la base de los correlatos osteológicos, reconocimiento de los sitios de origen e inserción de cada músculo.
- Reconocimiento de sitios de anclaje muscular de músculos cuyo correlato osteológico no es evidente en el hueso, teniendo en cuenta los orígenes e inserciones filogenéticamente inferidos como plesiomórficos y su relación con otros músculos.
- Utilización de los “Niveles de Inferencia” para cada músculo en su origen e inserción con el fin de cuantificar la especulación inherente a cada reconstrucción.
- Inferencia de la línea de acción de cada músculo.

El material fósil fue examinado y descrito en detalle, haciendo especial énfasis en accidentes osteológicos como crestas, depresiones, tubérculos y estrías. Dichas estructuras son relevantes a la hora de inferir e interpretar los tejidos blandos asociados (Bryant & Russell, 1992, Witmer, 1995). Cada hueso fue fotografiado en todas las vistas y se tomaron datos de medidas lineares utilizando cinta métrica, pediómetro y calibre (Figura 2.4).

Para la inferencia y reconstrucción de la musculatura se realizaron disecciones sobre material fresco de arcosaurios vivientes (ver “Materiales” en el presente Capítulo). Para dicho procedimiento se utilizaron técnicas estándar de disección con herramientas quirúrgicas. Cada músculo fue removido capa por capa desde las más superficiales hasta las más profundas, documentándose el proceso mediante fotografías digitales e ilustraciones. Especial interés se prestó a los correlatos osteológicos presentes en los materiales disectados. Las observaciones realizadas sobre el material fresco fueron luego interpretadas en los materiales fósiles y contrastados con la bibliografía sobre musculatura apendicular en arcosaurios tanto actuales como fósiles (Capítulo 5).

Para el presente estudio se tuvieron en cuenta las hipótesis filogenéticas de Benton (2004) y Nesbitt et al. (2009) (Figura 1.2). Las interrelaciones dentro de Archosauria son similares para cada una de las hipótesis, con *Euparkeria* como grupo externo (Nesbitt et al., 2009), y dos grupos principales que conforman el clado Archosauria, uno que conduce a la línea crocodriliana (Crurotarsi), y otra que conduce a los dinosaurios, incluidas las Aves (Avemetatarsalia sensu Benton, 2004). Sauropoda se encuentra agrupado ente Crocodylia y Aves (Serenó, 1997). En este sentido, la reconstrucción de los tejidos blandos se realizó teniendo en cuenta estos grupos como soporte filogenético (Figura 2.5). Para la nomenclatura, comparaciones e hipótesis de homología de los músculos se tuvieron en cuenta diferentes trabajos sobre musculatura de cocodrilos (Reese, 1915; Romer, 1923a, b; Rowe, 1986; Hutchinson, 2001a, b; Meers, 2003; Wilhite, 2003; Otero et al., 2010) y aves (Romer, 1923a, b; Vanden Berge, 1982; McKittrick, 1991; Meyers, 1992; Vanden Verge & Zweers, 1993; Hutchinson, 2001a, b; Gangl et al., 2004). Se contrastaron con previas contribuciones sobre sauropodomorfos en general (Remes, 2008; Fechner, 2009), saurópodos como *Neuquensaurus australis* (Huene, 1929; Otero & Vizcaíno, 2008), *Opisthocoelicaudia skarzynskii* (Borsuk-Bialynicka, 1977), *Camarasaurus*, *Apatosaurus* y *Diplodocus* (Wilhite, 2003; Schwarz et al., 2007b) y otros dinosaurios como *Hypsilophodon* (Galton, 1969), anquilosaurios (Coombs, Jr., 1979), terópodos (Nicholls & Russell, 1985; Carrano & Hutchinson, 2002; Jasinowski et al., 2006). Se incluyó también información osteológica y miológica de reptiles basales (escamados y esfenodontes) para obtener un panorama más completo de la evolución musculoesquelética. En este sentido, se tuvieron en cuenta contribuciones sobre osteología y miología en

saurios en general (Remes, 2008) y en particular (Zaaf et al., 1999). Para determinar la función de ciertos grupos musculares controvertidos se hicieron analogías con mamíferos actuales de los cuales se han realizado detallados estudios anatómicos y funcionales por parte de veterinarios (Sisson, 1982; Vanden Berge, 1982).

Definiciones anatómicas

Para la nomenclatura anatómica, en cuanto a orientación de los huesos se refiere, no existe un consenso general. Esto se debe, en principio, a la diversidad morfológica existente entre los tetrápodos, lo que dificulta una estandarización al respecto (Harris, 2004; Wilson, 2006). En este sentido, se deben tomar recaudos al momento de comparar tetrápodos de marcha transversal (plesiomórfica) y aquellos de marcha parasagital (derivada), ya que cada una de ellas implica orientaciones diferentes para un mismo hueso (e. g., la superficie anterior o craneal del fémur en un ave correspondería a la superficie dorsal para el mismo hueso en un cocodrilo). Frente a esto, Jasinowski et al. (2006) discriminaron dos conceptos en cuanto a la orientación de los huesos: *orientación del desarrollo* y *orientación funcional*. La primera hace referencia a la orientación de los miembros presente en el estado primitivo, el cual sería equivalente a la orientación presente en los embriones de todos los tetrápodos. La orientación funcional, por el contrario, es aquella que presenta el organismo en el estado adulto y que varía de acuerdo a los diferentes grupos, en función del tipo de marcha y uso del sustrato.

En la presente contribución se seguirán dos esquemas, cada uno de ellos representará las regiones anatómicas para tetrápodos con marcha transversal (o cercana a ella), mientras que el otro modelo representará las mismas regiones para un tetrápodo con marcha parasagital. En el caso de los cocodrilos, el tipo de marcha que más se ajusta es el del tipo transversal, si bien formas basales de estos organismos habrían desarrollado posturas más erectas y son capaces de desplazarse a través de un continuo de posturas, que van desde las más ‘transversales’ hasta aproximadamente ‘erectas’ (Blob & Biewener, 1999; Blob, 2000). De esta manera, la orientación de los elementos apendiculares en

cocodrilos actuales representa la configuración plesiomórfica para el grupo de estudio, mientras que la condición presente en saurópodos y aves representa la configuración derivada. Más allá del tipo de postura que adopte el organismo (lo que va a depender del momento o fase de la marcha, velocidad, etc.), el interés radica en la relación que existe entre los huesos y la manera en cómo se orientan. Para las descripciones anatómicas referidas a arcosaurios cuya marcha no es parasagital (e. g., cocodrilos actuales) se siguió la terminología de Reilly & Elías (1998) aplicada a la postura de reposo en cocodrilos actuales. Dicha terminología ha sido utilizada previamente en diversos trabajos al respecto (Meers, 2003; Otero et al., 2010). Los planos anatómicos se definieron de acuerdo a Blob & Biewener (2001). El plano anatómico craneocaudal se define como el plano craneocaudal del cuerpo que incluye el eje mayor del húmero y ulna, o fémur y tibia. El plano anatómico dorsoventral es definido como el plano dorsoventral del cuerpo que contiene el eje mayor del húmero o fémur y es perpendicular al plano craneocaudal. El plano anatómico lateromedial es aquél que contiene el eje mayor de la ulna o tibia y que es perpendicular al plano craneocaudal (Blob & Biewener, 2001). Consecuentemente, tanto el húmero como el fémur se encuentran en una posición aproximadamente transversal y tanto los pares radio-ulna, como la tibia-fíbula lo hacen en una orientación vertical. El húmero presenta una orientación del eje mayor que es lateromedial y superficies dorsoventrales y craneocaudales. La cresta deltopectoral se orienta craneoventralmente, mientras que el radio lo hace cranealmente y la ulna caudalmente. El cuarto trocánter del fémur se orienta caudoventralmente, mientras que la tibia se ubica medialmente a la fíbula (Figura 2.6).

Para el caso de tetrápodos con marcha parasagital, el plano anatómico craneocaudal pasa través del eje mayor del fémur y la tibia, intersectando a ambos cóndilos distales del fémur. El plano anatómico dorsoventral es aquél que es perpendicular al plano craneocaudal. El plano anatómico lateromedial está contenido en el eje mayor del fémur y tibia, y es perpendicular al plano craneocaudal. Con esta distribución de los planos anatómicos, idealmente, todos los huesos de las extremidades se disponen verticalmente. Las cabezas humeral y femoral se orientan medialmente, mientras que los cóndilos distales lo hacen lateromedialmente.

En el caso de las cinturas, es indistinto el tipo de marcha con el cual se desplace el organismo. En todos los casos, la escápula, el coracoides y el ilion poseen dos superficies planas que coinciden, idealmente, con el plano lateromedial. El pubis se orienta con las sínfisis contactando craneoventralmente, de manera que sus respectivas superficies se orientan craneodorsalmente y caudoventralmente. El eje mayor de los isquiones se dispone cercanamente vertical y sus extremos distales contactan entre sí, de manera que sus caras poseen una orientación mediodorsal y lateroventral.

Tabla 2.2

Elemento	Orientación		
	Crocodylia	Aves	Sauropoda
Escápula	dorsal	caudodorsal	caudodorsal
	ventral	craneoventral	cranioventral
	anterior	craneodorsal	craneodorsal
	posterior	caudoventral	caudoventral
	lateral	lateral	lateral
	medial	medial	medial
	Coracoides	dorsal	craneodorsal
	ventral	caudoventral	craneomedial
	anterior	craneoventral	craneodorsal
	posterior	caudodorsal	caudoventral
	lateral	lateral	craniolateral
	medial	medial	caudoventral
Húmero	dorsal	caudolateral	caudolateral
	ventral	craneomedial	craneomedial
	anterior	craneolateral	craneolateral
	posterior	caudomedial	caudomedial

Radio	anterior	craneal	craneal
	posterior	caudal	caudal
	lateral	lateral	lateral
	medial	medial	medial
ulna	anterior	craneolateral	craneolateral
	posterior	caudomedial	caudomedial
	lateral	caudolateral	caudolateral
	medial	craneomedial	craneomedial
Ilión	dorsal	craneodorsal	craneodorsal
	ventral	caudoventral	caudoventral
	anterior	craneovernal	craneovernal
	posterior	caudodorsal	caudodorsal
	lateral	lateral	lateral
	medial	medial	medial
Fémur	dorsal	lateral	lateral
	ventral	medial	medial
	anterior	craneomedial	craneomedial
	posterior	caudolateral	caudolateral
Tibia	anterior	craneal	craneal
	posterior	caudal	caudal
	lateral	lateral	lateral
	medial	medial	medial
Fíbula	anterior	craneal	craneal
	posterior	caudal	caudal
	lateral	lateral	lateral
	medial	medial	medial

Tabla 2.2. Comparación entre las orientaciones del desarrollo y funcionales en los huesos apendiculares en arcosaurios actuales y saurópodos (Adaptado de Jasinowski et al., 2006).

- Capítulo 3 -

LA MUSCULATURA APENDICULAR DE LOS
ARCOSAURIOS VIVIENTES

Capítulo 3

LA MUSCULATURA APENDICULAR DE LOS ARCOSAURIOS VIVIENTES

Introducción

El conocimiento de la musculatura apendicular de los cocodrilos (Crocodylia) y aves actuales (Neornithes) es de particular importancia para comprender la evolución de la locomoción en los arcosaurios, debido a la posición filogenética extrema que estos grupos ocupan dentro del clado. Si bien cocodrilos y aves comparten una serie de caracteres derivados (sinapomorfías), presentan también grandes diferencias anatómicas, debido, por un lado, a la distancia filogenética que existe entre ambos y, por el otro, a los diferentes nichos funcionales a los cuales están adaptados. Estas diferencias se acentúan cuando se consideran los tejidos blandos asociados, como músculos y ligamentos. Estos cambios musculoesqueléticos se traducen en cambios en los parámetros de locomoción, como la orientación de los miembros y la postura (Gatesy, 1991; Reilly & Elias, 1998; Carrano & Biewener, 1999; Blob & Biewener, 1999; Hutchinson & Gatesy, 2000; Blob, 2001; Meers, 2003).

La estructura y la función del esqueleto apendicular de los arcosaurios ha sufrido cambios importantes a lo largo de su historia evolutiva, adoptando diversas configuraciones que le permitieron al grupo la vida tanto en ambientes terrestres como acuáticos (Romer, 1956). En el caso particular de los cocodrilos, el esqueleto apendicular posee un amplio rango de posturas, que varían en un continuo desde aquellas que se aproximan a la transversal, hasta cercanamente erectas (Parrish, 1986; Blob, 2000, 2001; Blob & Biewener, 2001). De esta manera,

el conocimiento de la estructura y el arreglo muscular del esqueleto apendicular de los arcosaurios actuales permite comprender patrones de evolución musculoesquelética y formular hipótesis sobre la evolución de la locomoción en arcosaurios (Galton, 1969; Hutchinson, 2001a, b; Hutchinson & Gatesy, 2000; Gatesy, 2002).

Los tejidos blandos asociados al sistema apendicular de arcosaurios vivientes han sido descritos y estudiados por varios autores (Reese, 1915; Romer, 1923b; Rowe, 1986; Gatesy, 1990, 1991; McKittrick, 1991; Meyers, 1992; Hutchinson, 2001a, b; Carrano & Hutchinson, 2002; Meers, 2003; Wilhite, 2003; Gangl et al., 2004; Jasinowski et al., 2006; Picasso, 2010; Otero et al., 2010). En lo que se refiere a cocodrilos, los estudios se han focalizado mayormente en taxones norteamericanos, como *Alligator mississippiensis* (e. g., Reese, 1915; Romer, 1923b; Nicholls & Russell, 1985; Rowe, 1986; Meers, 2003; Wilhite, 2003; Jasinowski et al., 2006), algunos de los cuales incluyen, además, representantes africanos (*Crocodylus niloticus*) o asiáticos (*Gavialis gangeticus*, *Crocodylus siamensis*) (Goüye, 1688; Meers, 2003). Sin embargo, no existen hasta el momento tratados de este tipo que incluyan descripciones completas de anatomía blanda apendicular de taxones sudamericanos. El único registro hasta la fecha corresponde al trabajo de Otero et al. (2010), en el cual se describe la musculatura pélvica de *Caiman latirostris*.

En este capítulo se describe la musculatura apendicular de arcosaurios vivientes, a través de disecciones de los miembros, evaluando los orígenes, las inserciones y forma de cada uno de los músculos. El conocimiento de las diferencias del sistema musculoesquelético de grupos filogenéticamente distantes, como cocodrilos y aves, permitirá evaluar y analizar las consecuentes diferencias en la mecánica locomotora de estos grupos y, así, extrapolar las interpretaciones funcionales en grupos afines extintos (ver al respecto Witmer, 1997).

Materiales y Métodos

El estudio se llevó a cabo a través de disecciones de material fresco de cocodrilos (*Caiman latirostris*) y aves actuales (*Gallus gallus*, *Tyto alba*, *Nothura darwinii*) (Figura 3.1). Los ejemplares de *C. latirostris* fueron donados de la estación de cría “Granja La Esmeralda”, ubicada en la provincia de Santa Fe, Argentina. Las disecciones fueron realizadas por el autor de esta Tesis Doctoral y colaboradores, en el Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICyTTP), ubicado en Diamante, provincia de Entre Ríos, Argentina. Los especímenes estudiados corresponden a dos ejemplares juveniles de *Caiman latirostris* (Crocodylia, Alligatoridae), de aproximadamente 70 cm de longitud. Los especímenes fueron provistos sin piel, lo que facilitó la tarea de disección.

Se implementaron técnicas estándar de disección. El procedimiento consistió en describir y remover cada paquete muscular, desde los más superficiales hasta los más profundos. Se tomaron fotografías digitales y se ilustró cada instancia del procedimiento. Se tomaron anotaciones del aspecto general de cada músculo, sobre puntos de origen e inserciones, así como la relación espacial con paquetes musculares adyacentes. Los músculos analizados fueron identificados sobre la base de trabajos previos. Para la musculatura pectoral y miembro anterior de cocodrilos, se hicieron comparaciones con los análisis de Reese (1915), Wilhite (2003), Meers (2003), Jasinowski et al. (2006), y Remes (2008) realizados sobre *Alligator mississippiensis*. Las comparaciones de la cintura pélvica y miembro posterior se llevaron a cabo sobre la base de descripciones hechas por Reese (1915), Romer (1923b), Rowe (1986), Hutchinson (2001a, b), Carrano & Hutchinson (2002), Wilhite (2003), Fechner (2009), y Otero et al. (2010). Para las aves, se tomó como referencia el esquema de la *Nomina Anatomica Avium* (Vanden Berge & Zweers, 1993) y se hicieron comparaciones con los trabajos de McKittrick (1991), Meyers (1992), Jasinowski et al. (2006), Vanden Berge (1982), Gangl et al. (2004) y Remes (2008). Algunos músculos superficiales de los ejemplares de *C. latirostris* fueron dañados o removidos junto con la cobertura epidérmica (e. g., M. trapezius, M. latissimus

dorsi, *M. rhomboideus*), por lo que su descripción fue realizada sobre la base de material bibliográfico, así como también inserción del *Mm. gastrocnemii*, ya que los especímenes fueron provistos sin los autopodios, de manera tal que fue imposible el reconocimiento de aquel sitio de inserción.

En cuanto a la nomenclatura, varios músculos han recibido diferentes nombres de acuerdo a los autores. Para evitar confusiones, se adoptó el criterio de nombrar a cada músculo de acuerdo con los puntos de origen e inserciones (e. g. *M. iliotibialis*), o de acuerdo con sus homólogos mamalianos (e. g. *M. teres major*). Para la musculatura del miembro anterior se siguió la nomenclatura general de Meers (2003) y Wilhite (2003); mientras que para el miembro posterior y la cola se utilizó el esquema de Hutchinson (2001a, b) y Carrano & Hutchinson (2002). Para la nomenclatura anatómica (e. g., dorsal, ventral, anterior, posterior) se tomó como referencia los trabajos de Reilly & Elias (1998) y Meers (2003) (ver también “Materiales y Metodología”). En este sentido, para cocodrilos, la terminología se basa en la postura real de los organismos en vida teniendo en cuenta una posición de los miembros cercanamente transversal. Consecuentemente, tanto el húmero como el fémur se encuentran en una posición aproximadamente transversal al plano sagital del organismo, y tanto los pares radio-ulna, como tibia-fíbula lo hacen en una orientación vertical. Con este tipo de configuración, la escápula se orienta en sentido vertical, mientras que el coracoides apunta ventralmente. El húmero presenta una orientación del eje mayor que es lateromedial y superficies dorsoventrales y craneocaudales. La cresta deltopectoral se orienta craneoventralmente, mientras que el radio lo hace cranealmente y la ulna caudalmente. En cuanto al miembro posterior, el ilion fue orientado con el eje mayor dispuesto en sentido craneocaudal. Los pubises se orientaron con las sínfisis contactando craneoventralmente, de manera que sus respectivas superficies se orientan craneodorsalmente y caudoventralmente. El eje mayor de los isquiones se dispone cercanamente vertical y sus extremos distales contactan entre sí, de manera que sus caras poseen una orientación dorsomedial y lateroventral (Figura 3.2A, B). Para el caso de las aves, cuya postura es parasagital, los miembros se disponen en un plano que es aproximadamente paralelo al plano sagital del organismo (Figura 3.2 C, D) (para más detalles ver “Materiales y Metodología”, Capítulo 2).

La disposición espacial de los músculos también presenta contradicciones de acuerdo a los distintos autores que los han interpretado. Para la musculatura pectoral se adoptó el esquema de Meers (2003); mientras que para la cintura pectoral se siguió el esquema de Carrano & Hutchinson (2002).

Resultados

A continuación se describe en detalle la anatomía muscular de los miembros de *Caiman latirostris*, *Gallus gallus*, *Nothura darwinii* y *Tyto alba*, y se discuten las posibles áreas de origen e inserción de los músculos apendiculares. El esquema de homologías se presenta en las Tablas 3.1 y 3.3; el esquema nomenclatural se presenta en las Tablas 3.2 y 3.4.

Cintura pectoral

Figuras 3.3 y 3.4

Tabla 3.1

Crocodylia	Aves
Musculatura Extrínseca – Grupo Dorsal	
M. trapezius (T)	M. cucullaris (Cu)
M. lattissimus dorsi (LD)	M. lattissimus dorsi cranialis (LDC) M. lattissimus dorsi caudalis (LDCA)
M. levator scapulae (LS)	ausente
M. rhomboideus (R)	M. rhomboideus superficialis (RS) M. rhomboideus profundus (RP)
M. serratus profundus (SP)	M. serratus profundus (SP)

M. serratus superficialis (SS)	M. serratus superficialis (SS)
Musculatura Extrínseca – Grupo Ventral	
M. pectoralis (P)	M. pectoralis pars thoracicus (PT) M. pectoralis pars propatagialis (PP) M. pectoralis pars abdominalis (PA)
Mm. costocoracoideus (C)	
M. costocoracoideus pars profundus (CP)	ausente
M. costocoracoideus pars superficiales (CS)	ausente
ausente	M. sternocoracoideus (St)
Cintura Pectoral – Grupo Dorsal	
M. deltoideus scapularis (DS)	ausente
M. teres major (TM)	ausente
M. deltoideus clavicularis (DC)	M. deltoideus minor pars dorsalis (DMD)
M. subscapularis (S)	M. subscapularis pars externa (SE) M. subscapularis pars interna (SI) M. subcoracoideus (SC)
M. sapulohumeralis (SH)	M. scapulohumeralis cranialis (SHC) M. scapulohumeralis caudalis (SHCA)
Cintura Pectoral – Grupo ventral	
M. supracoracoideus (Suc)	M. supracoracoideus (Suc)
M. coracobrachialis (CB)	M. coracobrachialis caudalis (CBCA) M. coracobrachialis cranialis (CBC)
Musculatura Braquial – Grupo Extensor	
Mm. anconeus (A)	

M. anconeus scapularis (AS)	M. scapulotriceps (Str)
M. anconeus scapulocoracoideus (ASC)	ausente
M. anconeus humeralis lateralis (AHL)	M. humerotriceps (Ht)
M. anconeus humeralis medialis (AHM)	ausente
M. anconeus major (AM)	ausente
Musculatura Braquial – Grupo Flexor	
M. coracoantebrachialis (CA)	M. biceps brachii (cabeza coracoidal) (BCO) M. biceps brachii (cabeza humeral) (BHU)
M. humeroradialis (H)	M. deltoideus pars propatagialis?
M. brachialis (B)	ausente?

Tabla 3.1. Homología de los músculos de la cintura pectoral y miembro anterior en arcosaurios actuales. Adaptado de Vanden Berge & Zweers (1993), Meers (2003), y Jasinowski et al. (2006).

Tabla 3.2

	Reese, 1915	Meers, 2003	Wilhite, 2003	Esta contribución
Musculatura Extrínseca – Grupo Dorsal	M. dorso-scapularis	M. trapezius	M. trapezius	M. trapezius
	M. latissimus dorsi	M. latissimus dorsi	M. latissimus dorsi	M. latissimus dorsi
	M. collo-scapularis superficialis	M. levator scapulae	M. levator scapulae	M. levator scapulae
	M. rhomboideus	M. rhomboideus	M. rhomboideus	M. rhomboideus

	M. thoraci-scapularis superficiales	M. serratus ventralis cervicis	M. serratus anterior	M. serratus anterior
	M. collo-thoraci- suprascapularis profundus	M. serratus ventralis thoracis	M. serratus posterior	M. serratus posterior
Musculatura Extrínseca – Grupo Ventral	M. pectoralis	M. pectoralis	M. pectoralis	M. pectoralis
	M. pectoralis minor	Mm. costocoracoideus	Mm. costocoracoideus	Mm. costocoracoideus
Cintura Pectoral – Grupo Dorsal	M. dorsalis scapulae	M. deltoideus scapularis	M. dorsalis scapulae	M. deltoideus scapularis
	M. teres major	M. teres major	M. teres major	M. teres major
	M. deltoideus scapularis inferior	M. deltoideus clavicularis	M. deltoideus scapularis	M. deltoideus clavicularis
	M. subscapularis	M. subscapularis	M. subscapularis	M. subscapularis
	M. scapulohumeralis profundus	M. scapulohumeralis caudalis	M. scapulohumeralis	M. scapulohumeralis
Cintura Pectoral – Grupo ventral	M. supracoracoideus inferior	M. supracoracoideus brevis	M. supracoracoideus lateral	M. supracoracoideus
	M.	M.	M.	M.

	supracoracoideus superior	supracoracoideus longus et intermedius	supracoracoideus medial	supracoracoideus
	M. coraco-brachialis	M. coracobrachialis brevis ventralis	M. coracobrachialis	M. coracobrachialis
Musculatura Braquial – Grupo Extensor	M. anconeus caput scapulare laterale externum	M. triceps longus caudalis	M. anconeus scapularis	M. anconeus scapularis
	M. anconeus caput coraco-scapulare	M. triceps longus caudalis	M. anconeus scapulocoracoideus	M. anconeus scapulocoracoideus
	M. anconeus caput humeri lateral,	M. triceps brevis cranialis	M. anconeus humeralis lateralis	M. anconeus humeralis lateralis
	M. anconeus humerale mediale	M. triceps brevis intermedius	M. anconeus humeralis medialis	M. anconeus humeralis medialis
	M. anconeus caput humerale posticum	M. triceps brevis caudalis	M. anconeus major	M. anconeus major
Musculatura Braquial – Grupo Flexor	M. coracoantibrachialis	M. biceps brachii	M. coracoantibrachialis	M. coracoantibrachialis
	M. humero-radialis	M. humeroradialis	M. humeroradialis	M. humeroradialis
	M. humero-antibrachialis inferior	M. brachialis	-	M. brachialis

Tabla 3.2. Sinonimia de músculos de la cintura pectoral y miembro anterior en Crocodylia, teniendo en cuenta el esquema de Reese (1915), Meers (2003), Wilhite (2003) y esta contribución.

Musculatura Extrínseca – Grupo Dorsal

M. trapezius (C)

Sinónimos:

M. dorso-scapularis (Reese, 1915)

M. cucullaris (Remes, 2008, Vanden Berge & Zweers, 1993)

Es un músculo laminar, en forma de abanico, que se ubica sobre la superficie craneodorsal del tronco. Se origina en la fascia toracodorsal que cubre la musculatura dorsal de la región cervical. Se inserta en varias porciones, directamente o mediante un tendón en la superficie dorsal al acromion, extendiéndose a lo largo de la superficie de la lámina escapular hasta, en algunos casos (*Crocodylus acutus*), contactar con el cartílago supraescapular (Meers, 2003).

La presencia del *M. trapezius* en aves no es continua. Para algunos autores no se encuentra presente (Vanden Berge, 1982; Jasinowski et al., 2006); mientras que otros han reportado su presencia en algunos grupos (Vanden Berge & Zweers, 1993; Remes, 2008).

M. latissimus dorsi (LD)

Sinónimos:

M. dorso-humeralis (Fürbringer, 1876)

El músculo *lattissimus dorsi* se encuentra presente en todos los tetrápodos. Es una amplia lámina en forma de abanico que cubre, en su porción proximal, buena parte de las vértebras dorsales anteriores y parte de la escápula. Distalmente se angosta hasta insertarse en el húmero. Este músculo se origina en la fascia que proviene de las espinas neurales de las últimas vértebras cervicales y las primeras cuatro dorsales, y se inserta, junto con el *M. teres mayor*, en una rugosidad ubicada en la superficie lateroproximal el húmero, por detrás de la cresta deltopectoral.

En Neornithes, este músculo se encuentra típicamente dividido en dos cabezas, una craneal y una caudal (Vanden Berge, 1982; Vanden Berge & Zweers, 1993). El *M. latissimus dorsi pars cranialis* se origina, al igual que en cocodrilos, en las espinas neurales de las últimas vértebras cervicales y las primeras dorsales. Se

inserta directamente en la superficie caudal del húmero, sobre el primer tercio proximal, contiguamente a la cresta deltopectoral (*G. gallus*). El *M. latissimus dorsi pars caudalis* se origina en las restantes vértebras torácicas, caudalmente al músculo precedente e, incluso, en parte del sinsacro, para insertarse de diferentes formas dependiendo del grupo, sea carnosamente, adyacente a la cabeza craneal, o mediante aponeurosis junto a la cabeza escapular del *M. anconeus*. Puede existir una tercera porción, el *M. latissimus dorsi pars metapatagialis*, ligado al *M. serratus superficialis*, aunque no es muy común su presencia (Vanden Berge, 1993).

Discusión. En *Gallus*, así como en otras gallináceas (Vanden Berge, 1982), el *M. latissimus dorsi pars caudalis* no posee un sitio preciso de inserción. El vientre carnososo se apoya aponeuróticamente sobre el *M. scapulohumeralis cranialis* y contacta cranealmente con el *M. latissimus dorsi cranialis*.

M. levator scapulae (LS)

Sinónimos:

M. serratus magnus (Haughton, 1866)

M. levator claviculae (Mivart, 1867)

M. collo-scapularis superficialis (Fürbringer, 1876)

M. levator scapulae superficialis (Cong et al., 1998)

Es un músculo triangular, grueso, con fibras subparalelas, que se encuentra ubicado sobre la superficie lateral del cuello, cubierto por el *M. trapezius*. Se origina en la región cervical anterior, carnosamente en las costillas de las primeras vértebras cervicales (Meers, 2003; Jasinowski et al., 2006; Remes, 2008). Se dirige caudalmente, expandiéndose, para insertarse carnosamente a lo largo del margen dorsomedial de la escápula.

Discusión. Si bien en los ejemplares analizados de *C. latirostris* no fue posible especificar de cuál vértebra se origina este músculo, ésta habría sido, como en los otros taxones, a partir de la primera costilla cervical (Reese, 1925; Wilhite, 2003; Meers, 2003). El *M. levator scapulae* se observa claramente en la región lateroventral del cuello, ya que el *M. trapezius* fue removido. En cuanto a la inserción, Wilhite (2003) observó para *A. mississippiensis*, que parte de la inserción es sobre la porción craneodorsal del *M. deltoideus scapularis*. Si bien no

se observan subdivisiones para este músculo en *C. latirostris*, Cong et al. (1998) y Jasinowski et al. (2006) reportan una porción superficial y una profunda para otros cocodrilos.

Este músculo no se encuentra en Neornithes (McKittrick, 1991; Meyers, 1992; Vanden Berge & Zweers, 1993; Jasinowski et al., 2006; Remes, 2008).

M. rhomboideus (R)

Es un músculo existente sólo en arcosaurios actuales y se compone de dos cabezas. En cocodrilos existe una sola división para este músculo, sin embargo, se pueden diferenciar una porción craneal y una caudal (Cong et al. 1998; Wilhite, 2003). Se compone de fibras delgadas y paralelas, que se originan en la fascia que cubre el *M. longissimus dorsi*, caudalmente al *M. trapezius*, y se insertan en la superficie medial de la escápula, sobre el cartílago supraescapular (Meers, 2001).

En Neornithes existe un *M. rhomboideus superficialis* y un *M. rhomboideus profundus*, siendo el primero homólogo al *M. rhomboideus cocodriliano* (Jasinowski et al., 2006; Remes, 2008). Ambos músculos se originan a través de un origen carnoso, aponeurótico, en las espinas neurales de las vértebras cervicales posteriores y torácicas, parte del sinsacro y pelvis (*ala preacetabularis ilii*), por lo que se expresan como dos láminas continuas, una seguida de la otra, sobre la superficie dorsal de la región torácica, entre ambas escápulas y profundos al *M. latissimus dorsi*. El *M. rhomboideus* se inserta en el borde dorsomedial de la escápula, aunque la porción profunda puede hacerlo cranealmente (Vanden Berge & Zweers, 1993; Jasinowski et al., 2006; Remes, 2008).

Discusión. Como se mencionó más arriba, sólo el *M. rhomboideus superficialis* se encuentra presente en cocodrilos. En los ejemplares analizados de *C. latirostris* no fue posible diferenciarlo ya que fue removido antes del análisis junto con el *M. trapezius*. Es un músculo que en reptiles se halla pobremente desarrollado (Coombs, 1978; Jasinowski et al., 2006). De hecho, en cocodrilos se encuentra reducido y su origen e inserción es sobre tejido no óseo (Reese, 1915; Vanden Berge & Zweers, 1993; Wilhite, 2003; Jasinowski et al., 2006; Remes, 2008).

En algunas aves (e. g., *Gavia immer*) el *M. rhomboideus superficialis* puede estar compuesto por dos porciones (McKittrick, 1991).

M. serratus superficialis (SA)

Sinónimos

M. thoraci-scapularis superficialis (Reese, 1915)

M. serratus ventralis cervicis (Meers, 2003)

M. serratus anterior (Wilhite, 2003)

El *M. serratus superficialis* se compone, en cocodrilos, de dos porciones, una craneal y una caudal más gruesa. Posee aspecto laminar con fibras paralelas. Ambas porciones se originan en las últimas costillas cervicales (probablemente C8 y C9), así como en las primeras costillas torácicas, mientras que se insertan en la superficie caudal de la lámina escapular.

En Neornithes, es un músculo con varios fascículos carnosos, cuyo origen abarca más estructuras que en cocodrilos, en tanto toma parte de las últimas vértebras cervicales, con sus apófisis y costillas correspondientes, aunque también puede originarse de los procesos uncinados de las primeras costillas torácicas. Este músculo se inserta en la superficie medial de la escápula, profundo a la inserción del *M. rhomboideus profundo*. Siguiendo la terminología ornitológica, estas porciones se denominan pars cranialis, pars caudalis et pars metapatagialis (Vanden Berge & Zweers, 1993).

Discusión. Para cocodrilos, Reese (1915) incluye en el *M. serratus superficialis* (*M. thoraci-scapularis superficialis*) parte de los fascículos correspondientes al *M. serratus posterior* (*M. collo-thoraci-suprascapularis profundus*), concretamente, aquellos que toman origen a partir de los procesos uncinados de las primeras tres costillas torácicas. Wilhite (2003) describe en detalle ambas porciones de este músculo, mencionando varias porciones para la cabeza craneal, y una cabeza caudal más homogénea. En los ejemplares analizados de *C. latirostris*, no se diferencian aquellas particularidades mencionadas para *A. mississippiensis* debido, quizás, al menor desarrollo de este músculo en la especie sudamericana.

M. serratus profundus (SP)

Sinonimos

M. collo-thoraci-suprascapularis profundus (Reese, 1915)*M. serratus ventralis thoracis* (Meers, 2003)*M. serratus posterior* (Wilhite, 2003)

En cocodrilos el *M. serratus profundus* es un músculo amplio, de forma triangular, que se ubica profundo al *M. latissimus dorsi* y sus porciones se originan en las últimas costillas cervicales (probablemente C8 y C9), y de la primera, segunda y tercer costilla torácica. La inserción de este músculo es tendinosa sobre la superficie medial del cartílago supraescapular, así como en la lámina escapular.

En Neornithes, el *M. serratus profundus* consiste en varios fascículos profundos. Se originan en la última costilla cervical, extendiéndose sobre las apófisis uncinadas de varias costillas torácicas. Los diferentes fascículos se insertan aponeuróticamente en el borde medial de la escápula, así como carnosamente sobre el extremo caudal de la misma estructura (Vanden Berge, 1982; Vanden Berge & Zweers, 1992; Jasinowski et al., 2006).

Discusión. A diferencia de *A. mississippiensis*, en *C. latirostris* se observa una extensión de los fascículos de este músculo hasta la tercera vértebra torácica.

En Neornithes, con la excepción de *Struthio* y *Casuaris*, la capa más superficial del *M. serratus profundus* y el *M. serratus superficialis pars posterior* tienden a fusionarse (Remes, 2008).

Musculatura Extrínseca – Grupo Ventral*M. pectoralis (P)*

Sinónimos:

M. pectoralis major (Mivart, 1867)*M. pectoralis superficialis* (Fisher & Goodman, 1955)

M. pectoralis pars sternobrachialis, *M. pectoralis pars propatagialis*, *M. pectoralis pars costobrachialis* (Vanden Berge & Zweers, 1993).

En *C. latirostris* es un músculo amplio en forma de abanico que se extiende por la parte ventral de la región torácica, entre ambas extremidades anteriores. El *M. pectoralis* está compuesto por fibras paralelas que se dirigen desde la línea media, a la altura del esternón, hasta el húmero. Este músculo se origina a lo largo de la línea media, sobre las diferentes porciones del esternón, llegando a abarcar hasta la porción esternal de las últimas costillas torácicas. Al igual que en *A. mississippiensis*, se diferencian dos cabezas, una craneal y una caudal. La primera se origina en la porción craneal del esternón, por debajo de la musculatura del cuello. La porción posterior se extiende caudalmente en forma de abanico hasta la finalización del esternón. Ambas cabezas se insertan, por intermedio de un tendón, en la superficie medial de la cresta deltopectoral del húmero.

En Aves, este músculo está muy modificado debido a la adaptación al vuelo, de hecho, es el componente principal del movimiento de las alas (Vanden Berge, 1982). Consta de tres cabezas: torácica (*pars sternobrachialis*), propatagial (*pars propatagialis*) y abdominal (*pars costobrachialis*) (Vanden Berge & Zweers, 1993). En los materiales disectados de *G. gallus* su origen abarca toda la extensión craneocaudal del esternón, fúrcula y membrana esternocoracoclavicular, si bien es posible también que se extienda sobre el coracoides, algunas costillas esternales y membranas esternocostales (Vanden Berge, 1982). El *M. pectoralis* se inserta tendinosamente en la cresta deltopectoral del húmero, compartiendo en *Gallus* tendón con el *M. coracobrachialis*.

Discusión. En cocodrilos este músculo está dividido en dos porciones, aunque puede adicionarse una tercera (cabeza profunda), a partir del origen del *M. levator scapulae* (Meers, 2003). Existen varias diferencias entre los ejemplares de *C. latirostris* analizados respecto de análisis previos en otros cocodrilos (Reese, 1915; Meers, 2003). Mientras que en *Caiman latirostris* existen dos cabezas para este músculo, Reese (1915) menciona sólo una para *Alligator mississippiensis*, mientras que Meers (2003) divide el *M. pectoralis* en tres porciones, adicionando una tercera cabeza profunda, no visible en los ejemplares de *C. latirostris* disectados por el autor de la presente contribución. En cuanto a su origen, en *A.*

mississippiensis el *M. pectoralis cranealis* se origina en el epiesternón y el *M. pectoralis caudalis* a partir del esternón cartilaginoso, la interclavícula osificada, los márgenes mediales de las costillas esternales, la primera gastralia y la fascia del *M. oblicuo externo* (Wilhite, 2003). En *Crocodylus acutus*, este músculo se origina, en parte, en la primera o las tres primeras costillas gastrales, respectivamente (Meers, 2003). En *C. latirostris*, sin embargo, no se observan indicios de origen sobre estas últimas estructuras. La inserción, por otro lado, es tendinosa en *C. latirostris*, siendo carnosa o directa en los ejemplares analizados por Meers (2003).

La porción torácica de las aves parecería ser la única equivalente por posición a alguna de las divisiones de cocodrilos (caudal).

Mm. costocoracoideus (CC)

Sinónimos:

M. pectoralis minor (Reese, 1915)

M. sternocoracoideus (Jasinowski et al., 2006)

En cocodrilos consiste en un pequeño músculo compuesto por dos porciones, que se extiende desde la región torácica hasta el coracoides (Meers, 2003; Wilhite, 2003; Jasinowski et al., 2006; Remes, 2008). Este complejo muscular puede ser observado en vista ventral al retirar el *M. pectoralis*, ubicado justo en la región axilar. La porción más superficial (*M. costocoracoideus pars superficialis*) se origina en la novena costilla cervical, aunque también puede abarcar la primera costilla esternal (Meers, 2003), mientras que la porción profunda (*M. costocoracoideus pars profundus*) lo hace a partir del borde craneal de la primera costilla esternal. Ambas porciones se insertan directamente del borde caudal del coracoides.

Discusión. La disposición de este complejo muscular en *C. latirostris* es muy similar a la observada para *A. mississippiensis* (Reese, 1915; Wilhite, 2003; Meers, 2003). El *M. costocoracoideus* no se encuentra presente en aves (Vanden Berge & Zweers, 1993; Remes, 2008).

M. sternocoracoideus (StC)

El *M. sternocoracoideus* se encuentra presente en aves y lepidosaurios, mientras que está ausente en cocodrilos (Remes, 2008). En aves puede presentarse sin divisiones (e. g., *Rhea*), o bien dividido en un fascículo superficial y uno profundo. Este músculo se origina en el proceso craneolateral del esternón, aunque también puede extenderse a las costillas esternales (Jasinoski et al. 2006; Remes, 2008). Cuando está presente, la porción superficial se inserta en el proceso lateral del coracoides, mientras que la porción profunda lo hace sobre la superficie dorsomedial del coracoides, sobre una depresión.

Discusión. Como fue mencionado más arriba, el *M. sternocoracoideus* no se encuentra presente en cocodrilos. Algunos autores, sin embargo, consideran al *M. costocoracoideus* cocodriliano como homólogo al *M. sternocoracoideus* de aves y lepidosaurios (Jasinoski et al., 2006), argumento, hasta ahora, sólo soportado por similares sitios de anclaje muscular.

Cintura Pectoral – Grupo Dorsal

M. deltoideus scapularis (DS)

Sinónimos:

M. deltoides scapularis (Nicholls & Russell, 1985)

M. scapulodeltoideus (Zaaf et al., 1999)

M. dorsalis scapulae (Wilhite, 2003)

Es un músculo bipennado que ocupa la superficie dorsolateral de la escápula, por delante del *M. teres* mayor y detrás del *M. levator scapulae*. Posee un origen carnoso a partir de la superficie dorsolateral de la supraescápula y la porción dorsocraneal de la lámina escapular. Se inserta tendinosamente en la superficie lateroproximal del húmero, lateralmente a la cabeza humeral.

Discusión. Este músculo no se encuentra en Neornithes. Podría llegar a corresponderse al *M. deltoideus* mayor; sin embargo los orígenes e inserciones de este músculo en las aves no coinciden con los que se observan en cocodrilos.

M. teres major (TM)

Este músculo bipennado se localiza caudalmente al *M. deltoideus clavicularis*. El *M. teres major* se origina carnosamente en la porción caudodorsal de la superficie lateral de la escápula; mientras que se inserta junto al *M. latissimus dorsi* a través de un tendón común sobre la superficie proximodorsal del húmero (Meers, 2003; Jasinowski et al., 2006; Remes, 2008). En cuanto a su inserción, no es posible especificarla, ya que este músculo ha sido removido junto al *M. latissimus dorsi*.

Discusión. El *M. teres major* no se encuentra en aves, excepto en *Rhea* (Remes, 2008), ni en anfibios, así como tampoco en la mayoría de los lepidosaurios. La presencia de este músculo en tortugas, agámidos, cocodrilos y mamíferos supone una evolución independiente a lo largo de la historia de los tetrápodos (Remes, 2008).

M. deltoideus clavicularis (DC)

Sinónimos:

M. deltoides scapularis superior (Reese, 1915)

M. deltoides clavicularis (Nicholls & Russell, 1985)

M. clavodeltoideus (Zaaf et al., 1999)

M. deltoideus major, *M. deltoideus minor*, *M. deltoideus propatagialis* (McKittrick, 1991; Vanden Berge & Zweers, 1993)

Es un prominente músculo que forma parte del hombro carnososo. Posee fibras paralelas y se ubica por debajo de la porción craneal del *M. pectoralis* y por detrás de la inserción del *M. levator scapulae*. El *M. deltoideus clavicularis* se origina carnosamente en la superficie craneolateral de la escápula, ventralmente a la espina acromial, y se inserta, también de manera directa, en la superficie lateral de la cresta deltopectoral del húmero.

En Neornithes este músculo puede estar compuesto por tres cabezas en su expresión más completa: *M. deltoideus major*, *M. deltoideus minor*, y *M.*

deltoideus propatagialis. El M. deltoideus major es un importante músculo del vuelo y está presente en todas las aves. Se origina en el proceso acromial, así como de la superficie lateral de la fúrcula o sobre su vértice craneal en *G. gallus*. Este músculo se inserta carnosamente en la cresta deltopectoral (Remes, 2008), aunque en *G. gallus* se extiende sobre la superficie caudal de la diáfisis humeral, distalmente, transformándose en aponeurosis. El M. deltoideus minor, presente en neognatas, se origina en los huesos y ligamentos alrededor del forámen trióseo, es decir, sobre las clavículas y el proceso acromial, al cual se suma el coracoides. El M. deltoideus clavicularis se inserta cerca al M. deltoideus major, sobre la superficie proximocraneal de la cresta deltopectoral (Vanden Berge & Zweers, 1993; Remes, 2008). El M. deltoideus propatagialis (=M. tensor propatagialis) sólo se encuentra en aves carinadas, por lo que su distribución es limitada (Remes, 2008). En *G. gallus* se origina tendinosamente en el vértice craneal de la fúrcula y contacta también tendinosamente sobre el M. extensor metacarpi radialis a la altura del antebrazo (ver también Meyers, 1992).

Discusión. Algunos autores mencionan la presencia una división para el M. deltoideus propatagialis, en una pars brevis et longus (McKittrick, 1991; Meyers, 1992). Dicha división no se observa en los especímenes analizados. Jasinovsky et al. (2006) acepta la homología del M. deltoideus propatagialis con el M. deltoideus clavicularis cocodriliano.

M. subscapularis (S)

Sinónimos:

M. subcoracoscapularis (Remes, 2008)

Es un músculo de gran volumen y constituido por fibras paralelas, que ocupa la mayor superficie de la parte medial de la escápula. En cocodrilos se origina de manera directa, por detrás del M. serratus posterior, para insertarse tendinosamente en la porción caudal de la cabeza humeral.

En Neornithes este músculo presenta dos cabezas. Ambas se originan en la escápula, ventromedialmente (caput mediale), y lateroventralmente (caput laterale). La primera de ellas se encuentra por delante del origen del M. serratus

superficialis cranialis. Estas cabezas se insertan juntas en la tuberosidad medial del húmero (Vanden Berge & Zweers, 1993). Una tercera cabeza, el M. subcoracoideus, se encuentra ligada al M. subscapularis, también con dos porciones, una craneal y una caudal. En los ejemplares analizados no fue posible diferenciar la división de este músculo. Su origen se limita al borde caudal del coracoides y la membrana esternocoracoclavicular; de allí, bordea cranealmente el hombro para insertarse, junto con el M. subscapularis en la tuberosidad medial del húmero.

Discusión. Vanden Berge (1982), McKittrick (1991), Meyers (1992) y Jasinowski et al. (2006) describen al M. subscapularis y M. subcoracoideus como músculos separados. Sin embargo, ambos músculos forman parte de un complejo, y no sólo comparten inserción sino que son innervados por el mismo nervio: el subcoracoscapularis (Vanden Berge & Zweers, 1993). Remes (2008) incluye en este grupo muscular al M. coracobrachialis caudalis.

M. scapulohumeralis (SH)

Sinónimos:

M. scapulo-humeralis profundus (Reese, 1915)

M. teres minor (Wilhite, 2003)

M. scapulohumeralis caudalis (Meers, 2003)

El M. scapulohumeralis cocodriliano se ubica profundamente en relación al M. teres mayor y al M. laissimus dorsi. Posee un origen dorsal carnoso en la porción proximolateral de la escápula, ventralmente, para insertarse en la superficie proximolateral del húmero.

En Neornithes este músculo presenta dos porciones, una craneal (M. scapulohumeralis cranialis) y otra caudal (M. scapulohumeralis caudalis). La primera corresponde a un músculo pequeño y profundo que se origina en la escápula, proximolateralmente e inmediatamente detrás de la superficie glenoidea. Se inserta en la fosa neumática del húmero, ubicada proximomedialmente. El músculo scapulohumeralis caudalis posee forma de

abanico y se origina carnosamente en la superficie lateral de la escápula, en su zona media y se inserta tendinosamente, medialmente a la fosa neumática del húmero o también sobre la tuberosidad medial (Remes, 2008).

Discusión. El músculo scapulohumeralis caudalis se corresponde con el M. scapulohumeralis cocodriliano. Este músculo no se ha podido individualizar en los ejemplares analizados de *C. latirostris*.

Cintura Pectoral – Grupo ventral

M. supracoracoideus (Suc)

Sinónimos:

M. supracoracoideus brevis (Meers, 2003)

M. supracoracoideus longus (Jasinowski et al. 2006)

En cocodrilos, este complejo muscular forma, junto con el M. deltoideus clavicularis, el hombro carnosos, y está cubierto parcialmente por este último. Este músculo se origina en la superficie craneal del coracoides como así también en la porción craneomedial de la escápula; mientras que se inserta en la cresta deltopectoral del húmero.

En Neornithes, el M. supracoracoideus se origina en varias superficies, entre las que se destacan la quilla, el mesoesternón y el manubrio, profundo al M. pectoralis; así como en las porciones proximales de la clavícula, coracoides y membrana esternocoracoclavicular. Este músculo se inserta en la tuberosidad lateral del húmero, entre la cabeza articular y la cresta deltoidea a través de un fuerte tendón con forma de cinta que atraviesa el canal trióseo.

Discusión. En *A. mississippiensis* este músculo consta de dos (Reese, 1915; Wilhite, 2003) o tres (Meers, 2003) porciones. En los ejemplares de *C. latirostris* analizados, sin embargo, no se han podido individualizar dichas cabezas por separado. La porción que se origina en el coracoides corresponde al M. supracoracoideus inferior descrito por Reese (1915) y a la cabeza lateral del mismo músculo descrita por Wilhite (2003). Asimismo, corresponde al M. supracoracoideus brevis de Meers (2003) y, parcialmente, al M. supracoracoideus

longus descrito por Jasinowski et al. (2006). La porción escapular, por otro lado, recibe el nombre de *M. supracoracoideus superior* (sensu Reese, 1915), y se corresponde con la cabeza medial de Wilhite (2003). Meers (2003) distingue dos partes para esta cabeza, el *M. supracoracoideus longus et intermedius*.

M. coracobrachialis (CB)

Sinónimos:

M. coraco-brachialis (Brevis) (Reese, 1915)

M. coracobrachialis brevis ventralis (Meers, 2003)

M. coracobrachialis brevis (Nicholls & Russell, 1985; Jasinowski et al., 2006)

Este músculo, de fibras longitudinales, tiene forma de abanico, con base ancha en el origen y angostándose hacia la inserción. El *M. coracobrachialis* se ubica profundamente con relación al *M. pectoralis* y al *M. deltoideus clavicularis*, cranealmente a este último, y se encuentra cubierto parcialmente en su porción distal por el *M. coracoantibrachialis*. Este músculo se origina de manera carnosa principalmente en la superficie ventral del coracoides, y se inserta medialmente a la cresta deltopectoral del húmero.

En Neornithes existen dos cabezas para este músculo (*M. coracobrachialis cranialis* y *M. coracobrachialis caudalis*). Ambas cabezas se originan en la misma superficie, sobre la porción craneolateral del coracoides. La cabeza craneal pasa a través de la articulación coracohumeral y se inserta en la porción craneoproximal del húmero, sobre la base de la cresta deltoidea. La otra lo hace en la tuberosidad medial del húmero, por encima de la fosa neumática. Por posición, el *M. coracobrachialis cranialis* equivaldría al de cocodrilos.

Discusión. Meers (2003) reporta un *M. coracobrachialis brevis dorsalis* que se origina en la escápula. Sin embargo, otros autores no han citado dicha porción para cocodrilos (Reese, 1915; Nicholls & Russell, 1985; Jasinowski et al., 2006; Remes, 2008). Remes (2008) describe el *M. coracobrachialis caudalis* como perteneciente al grupo del *M. subscapularis*, en tanto supone una derivación de aquél.

Musculatura Braquial – Grupo Extensor

M. anconeus

M. anconeæus (Reese, 1915)

M. Triceps (Zaaf et al., 1999)

Mm. Triceps brachii (Meers, 2003; Jasinowski et al., 2006; Remes, 2008)

En cocodrilos este importante complejo muscular está compuesto por cinco cabezas, fácilmente individualizables, que conforman el complejo extensor más importante del brazo. El *M. anconeus* está integrado por tres porciones humerales, una porción escapular, y una porción escápuloacoracoidea.

La porción escapular (*M. anconeus scapularis*) se origina en una cicatriz ubicada caudodorsalmente a la cavidad glenoidea de la escápula, a través de un tendón. La cabeza escápuloacoracoidea (*M. anconeus scapuloacoracoideus*) se origina a partir de dos tendones, uno que proviene de la escápula y otro del coracoides. La porción escapular de este músculo se ubica en el borde caudal de este hueso, por detrás de la fosa glenoidea, sobre una cicatriz evidente. La porción coracoidea se ubica en el borde caudal del coracoides, al lado de la fosa glenoidea, también evidenciando una cicatriz.

Las cabezas humerales tienen un origen carnoso y, al igual que con las porciones pectorales, se individualizan bien y se encuentran una al lado de la otra. El *M. anconeus humeralis lateralis* se origina en la superficie lateral del húmero, mientras que el *M. anconeus humeralis medialis*, lo hace en la superficie proximomedial del mismo hueso. La cabeza que posee mayor desarrollo es la correspondiente al *M. anconeus major*, con un origen en las superficies craneal y ventral del húmero. Todas las cabezas de este complejo se insertan, vía tendón, en el olecranon de la ulna.

En las aves, este músculo comprende dos cabezas principales, una escapular (*M. triceps brachii pars scapularis* / *M. scapulotriceps*, Str) y otra humeral (*M. triceps brachii pars humeralis* / *M. humerotriceps*, Ht). La porción escapular, fusiforme y de fibras paralelas, se origina tendinosamente en la superficie dorsal y

lateral del cuello de la escápula, caudalmente con relación a la cavidad glenoidea. Se inserta, también tendinosamente, en la porción dorsoproximal de la ulna (apófisis coronoides sensu Vanden Berge, 1982), lateralmente al olécranon. La otra cabeza, la humeral, se origina a partir de la fosa neumática y la superficie dorsal de la cresta bicipital, así como carnosamente en la superficie caudal de la diáfisis humeral. Esta porción se inserta en el olécranon. En algunos casos se reporta la existencia de una división proximal para este músculo (Meyers, 1992; Jasinowski et al., 2006; Remes, 2008).

Discusión. Este músculo recibe diferentes nombres de acuerdo con los distintos autores. A las cabezas pectorales, Reese (1915) les asigna los nombres de *M. anconeus caput scapulare laterale externum* y *M. anconeus caput coraco-scapulare*; mientras que Meers (2003), las designa bajo los nombres de *M. triceps longus lateralis* y *caudalis*, respectivamente. En cuanto a las porciones humerales, Reese (1915) las designa como *M. anconeus caput humeri laterale*, *M. anconeus caput humerale posticum* y *M. anconeus humerale mediale*. Meers (2003), por otro lado, las denomina *M. triceps brevis cranialis*, *M. triceps brevis intermedius* y *M. triceps brevis caudalis*.

En el caso de las aves disectadas, no fue posible diferenciar las dos porciones para el *M. anconeus humeralis* reportadas por otros autores (Meyers, 1992; Jasinowski et al., 2006; Remes, 2008).

Musculatura Braquial – Grupo Flexor

M. coracoantibrachialis (CA)

Sinónimos:

M. coraco-antibrachialis (Reese, 1915)

M. biceps brachii (Nicholls & Russell, 1985; McKittrick, 1991; Mayers, 1992; Meers, 2003; Jasinowski et al., 2006; Remes, 2008)

Este músculo, de forma aguzada, es fácilmente distinguible en vista ventral, caudalmente al *M. deltoideus clavicularis*. El *M. coracoantibrachialis* se origina a partir de un fuerte tendón en el borde craneal de la porción craneal del coracoides para insertarse, internamente, en la porción proximal del radio y ulna.

En Neornithes, el M. coracoantebrachialis posee dos cabezas. Una cabeza, al igual que en cocodrilos, se origina en la cabeza coracoidal; la otra, en la cresta bicipital del húmero. Ambas cabezas están conectadas una a la otra por una aponeurosis que cubre la zona glenohumeral (ligamentum acrocoracohumeralis, Remes, 2008). Este músculo se inserta a través de un tendón bifurcado a cada lado de la porción proximal del radio y la ulna. Uno de los tendones se inserta proximocranealmente en la ulna y el otro proximocaudalmente en el radio.

Discusión. Meyers (1992) reporta para *Falco* un origen del M. pectoralis sobre el tendón de origen del M. coracoantebrachialis en su porción humeral. Dicho tendón no se observa en los materiales analizados de aves.

M. humeroradialis (HR)

Sinónimos:

M. humero-radialis (Reese, 1915)

En cocodrilos este músculo fusiforme se ubica externamente en el miembro anterior y se origina por debajo de la cresta deltopectoral. El M. humeroradialis se une carnosamente a la superficie lateral del húmero, circundado por las cabezas del M. anconeus, para terminar insertándose en la porción proximal del radio.

Discusión. En los ejemplares dietados de aves no fue posible identificar algún músculo equivalente al M. humeroradialis. Tampoco se hace mención de este músculo para aves en trabajos previos (McKittrick, 1991; Meyers, 1992; Vanden Berge, 1982; Vanden Berge & Zweers, 1993). Algunos autores proponen que el M. humeroradialis deriva del complejo deltoideus (Jasinoski et al., 2006), siendo el pars propatagialis su equivalente aviano (Fürbringer, 1902 en Remes, 2008).

M. brachialis (B)

Sinónimos:

M. humero-antebrachialis-inferior (Reese, 1915)

El M. brachialis se extiende a través de la superficie ventral del húmero y corre junto al M. humeroradialis. Este músculo se origina a lo largo de la superficie ventral del húmero, paralelo a la cresta deltoidea, mientras que se inserta en la porción proximocaudal del radio, junto al tendón del M. coracoantebrachialis.

En Neornithes, es un músculo pequeño que se encuentra en la superficie craneomedial de la articulación húmero-braquial. Se origina en la porción distal del húmero, cranealmente, sobre la fossa brachialis (Vanden Berge, 1982; Meyers, 1992; Vanden Berge & Zweers, 1993). Se inserta en la superficie craneoventral-proximal de la ulna (depresio M. brachialis sensu McKittrick, 1991; Meyers, 1992).

Discusión. A diferencia de lo que ocurre en cocodrilos, el M. brachialis en los especímenes de aves disectados no comparte inserción con el M. coracoantebrachialis, en tanto este último músculo posee inserción tendinosa, mientras que el M. brachialis posee inserción carnosa.

Cintura Pélvica

Figuras 3.5 y 3.6

Tabla 3.3

Crocodylia	Aves
Triceps Femoris	
M. iliotibialis 1 (IT1)	M. iliotibialis cranialis (IC)
Mm. iliotibiales 2, 3 (IT2, IT3)	M. iliotibialis lateralis (IL)

M. femorotibialis externus (FMTE)	M. femorotibialis lateralis (FMTL)
M. femorotibialis internus (FMTI)	M. femorotibialis intermedius (FMTIM) et M. femorotibialis medialis (FMTM)
M. ambiens (AMB)	M. ambiens (AMB)
M. iliofibularis (ILFB)	M. iliofibularis (ILFB)
Grupo Flexor Cruris	
M. puboischiotibialis (PIT)	Ausente
M. flexor tibialis internus 1 (FTI 1)	Ausente
M. flexor tibialis internus 2 (FTI 2)	Ausente
M. flexor tibialis internus 3 (FTI 3)	M. flexor cruris medialis (FCM)
M. flexor tibialis internus 4 (FTI 4)	Ausente
M. flexor tibialis externus (FTE)	M. flexor cruris lateralis pars pelvica (FCLP)
Mm. adductores femores	
M. adductor femoris 1 (ADD1)	M. puboischiofemoralis pars medialis (PIFM)
M. adductor femoris 2 (ADD2)	M. puboischiofemoralis pars lateralis (PIFL)
Mm. puboischiofemoralis externi	
M. puboischiofemoralis externus 1 (PIFE 1)	M. obturatorius lateralis (OL)
M. puboischiofemoralis externus 2 (PIFE 2)	M. obturatorius medialis (OM)
M. puboischiofemoralis externus 3 (PIFE 3)	Ausente

M. ischiochantericus (ISTR)	M. ischiofemoralis (ISF)
Grupo Dorsal Profundo	
M. iliofemoralis (IF)	M. iliofemoralis externus (IFE) et M. Iliotrochantericus caudalis (ITC)
M. puboischiofemoralis internus 1 (PIFI 1)	M. iliofemoralis internus (IFI)
M. puboischiofemoralis internus 2 (PIFI 2)	M. iliotrochantericus cranialis (ITCR) et M. Iliotrochantericus medius (ITM)
Mm. caudofemorales	
M. caudofemoralis brevis (CFB)	M. caudofemoralis pars pelvica (CFP)
M. caudofemoralis longus (CFL)	M. caudofemoralis pars lateralis (CFC)
Mm. Gastrocnemii	
M. gastrocnemius externus (GE)	Mm. gastrocnemii pars lateralis (GL) et intermedia (GIM)
M. gastrocnemius internus (GI)	M. gastrocnemius pars medialis (GM)

Tabla 3.3. Homología de los músculos de la cintura pélvica y miembro posterior en arcosaurios actuales. Modificado de Romer (1923a), Rowe (1986), Hutchinson (2001a, b) y Carrano & Hutchinson (2002).

Tabla 3.4

	Reese, 1915	Romer, 1923a	Carrano & Hutchinson, 2002	Wilhite, 2003	Esta contribución
Grupo Triceps Femoris	M. ilio-tibialis 1 et 2	M. ilio-tibialis 1, 2 et 3	M. iliotibialis 1, 2 et 3	M. iliotibialis anterior, medialis et posterior	M. iliotibialis 1, 2 et 3
	M. femoro-tibialis anterior et posterior	M. femoro-tibialis externus et internus	M. femorotibialis externus et internus	M. femorotibialis anterior et posterior	M. femorotibialis externus et internus
	M. ilio-fibularis	M. ilio-fibularis	M. iliofibularis	M. iliofibularis	M. iliofibularis
	M. ambiens	M. ambiens	M. ambiens	M. ambiens	M. ambiens
	M. ischiofemoralis?	M. adductor femoris 1 et 2	M. adductor femoris 1 et 2	M. adductor femoris	M. adductor femoris 1 et 2
	-	M. ischio-trochatericus	M. ischiotrochatericus	M. ischiofemoralis	M. ischiotrochatericus

	M. gastrocnemius caput femorale et caput tibiale	-	M. gastrocnemius externus et internus	-	M. gastrocnemius externus et internus
	M. caudi-femoralis 1 et 2	M. coccygeo-femoalis longus et brevis	M. caudofemoralis longus et brevis	M. caudofemoralis longus et brevis	M. caudofemoralis longus et brevis
Grupo Flexor Cruris	M. flexor tibialis internus 1	M. puboischiotibialis	M. puboischiotibialis	-	M. puboischiotibialis
	M. flexor tibialis internus 2	M. flexor tibialis internus 1	M. flexor tibialis internus 1	M. flexor tibialis medialis	M. flexor tibialis internus 1
	M. flexor tibialis internus 3	M. flexor tibialis internus 2	M. flexor tibialis internus 2	M. flexor tibialis posterior	M. flexor tibialis internus 2
	-	M. flexor tibialis internus 3	M. flexor tibialis internus 3	M. flexor tibialis anterior	M. flexor tibialis internus 3
	-	M. flexor tibialis internus 4	M. flexor tibialis internus 4	-	M. flexor tibialis internus 4
	M. flexor tibialis externus	M. flexor tibialis externus	M. flexor tibialis externus	M. flexor tibialis externus	M. flexor tibialis externus
	M. pubo-ischio-femoralis externus 1	M. puboischiofemoralis	M. puboischiofemoralis	M. pubofemoralis internus	M. puboischiofemoralis

		externus 1	externus 1		externus 1
	M. pubo-ischio-femoralis externus 2	M. puboischiofemoralis externus 2	M. puboischiofemoralis externus 2	M. pubofemoralis externus	M. puboischiofemoralis externus 2
	-	M. puboischiofemoralis externus 3	M. puboischiofemoralis externus 3	-	M. puboischiofemoralis externus 3
Grupo Dorsal Profundo	M. caudali-ilio-femoralis	M. iliofemoralis	M. iliofemoralis	M. iliofemoralis	M. iliofemoralis
	M. puboischiofemoralis internus 1 y 2	M. puboischiofemoralis internus 1	M. puboischiofemoralis internus 1	M. iliofemoralis internus	M. puboischiofemoralis internus 1
	M. puboischiofemoralis internus 3	M. puboischiofemoralis internus 2	M. puboischiofemoralis internus 2	-	M. puboischiofemoralis internus 2

Tabla 3.4. Sinonimia de músculos de la cintura pélvica y miembro posterior en Crocodylia, teniendo en cuenta el esquema de Reese (1915), Romer (1923a), Carrano & Hutchinson (2002), Wilhite (2003) y esta contribución.

Grupo Triceps Femoris

M. iliotibialis (IT)

Sinónimos:

M. extensor ilio-tibialis (Reese, 1915)

M. ilio-tibialis (Romer, 1923a)

M. sartorius (Hudson, 1937 en Vanden Berge & Zweers, 1993)

Es un músculo largo, fusiforme, de gran superficie y de fibras paralelas que forma la parte más notable del muslo. Se compone de tres cabezas individualizables, de orígenes e inserciones tendinosas, que cubren la porción craneolateral del fémur, a partir del borde dorsolateral de la lámina ilíaca, conformando la división en *M. iliotibialis anterior* o *cranialis*, *M. iliotibialis medialis* y *M. iliotibialis posterior* o *caudalis*. En cocodrilos, la pequeña cabeza craneal se origina en la superficie craneal del ilion, sobre el margen dorsal. La porción media, la mayor de las tres, lo hace de la superficie dorsolateral, cubriendo gran parte de los músculos extensores de la tibia. La tercera se origina por detrás de la anterior, dorsalmente al *M. iliofibularis*. Las tres cabezas convergen con el *M. ambiens* y el *M. femorotibialis*, formando el tendón extensor de la rodilla, que se inserta ampliamente en la cresta cnemial, abarcando toda la parte anterior y proximal de la tibia.

Si bien en Neornithes se mantiene el patrón tripartito para este músculo, el desarrollo relativo de las tres cabezas cambia. En *Gallus*, la cabeza anterior (*M. iliotibialis cranialis*) presenta un desarrollo relativo mayor que en cocodrilos y la cabeza media se presenta como la menor de las tres. Al igual que en cocodrilos, la porción caudal es la que presenta mayor desarrollo. Las últimas dos cabezas, equivalentes al *M. iliotibialis medialis* y *caudalis* de cocodrilos, reciben en aves el nombre común de *M. iliotibialis lateralis*. Este último, a su vez, puede contar con dos subdivisiones, aunque son esencialmente porciones continuas (*pars preacetabularis* y *pars postacetabularis*) (Vanden Berge & Zweers, 1993).

Tanto en cocodrilos como en aves, las tres cabezas separadas convergen con el M. ambiens y el M. femorotibialis, formando el tendón extensor de la rodilla que se inserta en la cresta cnemial, via patella en aves (Carrano & Hutchinson, 2002) o ligamento patelar (Romer, 1923a).

Discusión. Como fuera mencionado más arriba, en arcosaurios actuales, este músculo presenta un patrón tripartito para el origen de sus cabezas. Reese (1915), sin embargo, menciona para *A. mississippiensis* sólo dos cabezas para este complejo muscular; una craneal, muy desarrollada, y una caudal de menor desarrollo. La primera estaría abarcando las porciones craneales y medias de este músculo.

En ciertas aves, como los flamencos, puede llegar a encontrarse una tercera cabeza (M. iliotibialis medialis) (Vanden Berge & Zweers, 1993).

M. femorotibialis (FMT)

Sinónimos:

M. femoro-tibialis (Reese, 1915; Romer, 1923a)

Es un músculo que se encuentra inmediatamente por debajo del complejo Mm. Iliotibiales y se compone de dos cabezas que se originan carnosamente y cubren prácticamente toda la superficie de la diáfisis del fémur (M. femorotibialis externus / FMTE y M. femorotibialis internus / FMTI). Ambas cabezas se encuentran separadas lateralmente por el M. iliofemoralis. La porción interna, la mayor, se origina en la superficie craneal del fémur, profundamente al M. iliotibialis medialis, tomando la superficie que va desde la región media de la diáfisis hasta la porción más distal de la misma. La menor, o externa, se origina en la superficie caudal del fémur, inmediatamente detrás de la inserción del M. iliofemoralis. Ambas cabezas se insertan en la cresta cnemial de la tibia, junto al Mm. iliotibiales y al M. ambiens.

Si bien en cocodrilos el M. femorotibialis presenta dos cabezas, en Neornithes la cabeza externa corresponde al M. femorotibialis lateralis (FMTL)

y la interna se divide en *M. femorotibialis medialis* (FMTM) e *intermedius* (FMTI) (Hutchinson, 2001b; Carrano & Hutchinson, 2002).

M. ambiens (AMB)

Es un músculo que en cocodrilos presenta dos cabezas, aunque en los ejemplares estudiados de *C. latirostris* no se han podido individualizar por separado. La única masa reconocible en los ejemplares bajo estudio del *M. ambiens* se origina cranealmente, a partir de la zona donde se ubica el proceso púbico o ambiens del pubis. Se inserta, junto con el *M. iliotibialis* y el *M. femorotibialis*, en la cresta cnemial de la tibia.

En Neornithes, este músculo consiste en una sola cabeza, equivalente a la cabeza principal de cocodrilos, la cual se origina en la región de la espina púbica o apófisis pectínea. La localización de la inserción varía de acuerdo con los autores. Una posibilidad es que se inserte en la cresta cnemial junto a los músculos del grupo Triceps femoris (Romer, 1923a; Carrano & Hutchinson, 2002 fig. 3 E). La otra es que se una al tendón del *M. gastrocnemius* y se inserte en el pie con alguno de los flexores digitales (Vanden Berge, 1982).

Discusión. En cocodrilos el *M. ambiens* posee dos cabezas, mientras que el resto de los reptiles actuales y aves presenta una. La única cabeza de este músculo presente en reptiles actuales no cocodrilianos se origina en el tubérculo púbico (o proceso ambiens), ubicado cranealmente en el pubis, cerca de la unión pubo-ilíaca. Se inserta en la cresta cnemial, junto al *M. femorotibialis* y *M. iliotibialis*, uniéndose, además, a la cabeza externa del *M. gastrocnemius*, sobre la superficie externa del miembro. Esta estructura, en Arcosauriformes, está representada por una rugosidad proximal ubicada craneolateralmente (Hutchinson, 2001a). En cocodrilos, el origen concreto de las porciones no es del todo claro, por lo que las interpretaciones varían de acuerdo con los diferentes autores. Reese (1915) reconoce dos porciones cuyo origen es en la espina anterior del ilion, así como de la superficie medial del pubis, cerca del acetábulo. Romer (1923a) distingue una cabeza mayor y una menor. La primera se origina en la unión craneal del ilion y la rama preacetabular del isquion.

Cerca de la rodilla, se une a la cabeza externa del M. gastrocnemius. La cabeza más pequeña se origina en la base del pubis y se une al M. iliotibialis. Wilhite (2003) reconoce una cabeza craneal que se origina del margen dorsolateral del isquion y se inserta en el vientre del M. femorotibialis. La cabeza caudal se origina en la zona de unión del pubis con el isquion y se dirige hasta la unión femorotibial, donde se acopla al M. gastrocnemius.

M. iliofibularis (ILFB)

Sinónimos:

M. ilio-fibularis (Reese, 1915; Romer, 1913a)

M. biceps femoralis (Vanden Berge & Zweers, 1993)

Es un músculo fusiforme y delgado, de fibras paralelas. Se ubica topográficamente por detrás del Mm. iliotibiales y por delante del grupo Flexor Cruris. En cocodrilos se origina carnosamente en la superficie dorsolateral del ilion, por detrás de la cabeza mayor del M. iliotibialis y por detrás y por encima del M. iliofemoralis. Este músculo se inserta tendinosamente en la superficie craneolateral de la fíbula, sobre una cicatriz en relieve. Un tendón secundario se inserta en la zona de origen del M. gastrocnemius, justo al lado del tendón secundario del M. caudofemoralis longus al mismo músculo.

En Neornithes su tamaño es mayor y se origina en la cresta ilíaca postacetabular, extendiéndose craneocaudalmente y ubicado debajo del M. iliotibialis lateralis. Tanto en cocodrilos como en Neornithes el M. iliofibularis se inserta en una prominente cicatriz ubicada craneolateralmente sobre la superficie lateral de la fíbula (tuberculum M. iliofibularis, Vanden Berge & Zweers, 1993; Hutchinson, 2002, Fig. 4 C, D).

Discusión. Reese (1915) menciona dos porciones para este músculo. Una de ellas se corresponde con la descrita en el presente trabajo y en la bibliografía; la otra, sin embargo, parecería corresponder a alguno de los músculos del complejo Flexor Cruris. Por su posición, podría corresponderse con el M. flexor tibialis internus 1 o el M. flexor tibialis externus.

*Mm. adductores femores**M. adductor femoris (ADD)*

Sinónimos:

M. ischio-femoralis (Reese, 1915)

Es un músculo que se compone de dos cabezas, de forma triangular y fibras longitudinales. Ambas cabezas se originan en la superficie lateral del isquion y se insertan en la superficie caudal de la diáfisis femoral.

El *M. adductor femoris I* crocodriliano (*M. puboischiofemoralis pars medialis* de Aves) se origina carnosamente en la superficie craneolateral del isquion, sobre o cerca del proceso obturador, separado del ADD2 por el *M. puboischiofemoralis externus* 3. En Neornithes el patrón es similar, con la diferencia de que el origen no se limita al borde craneolateral sino que se extiende craneocaudalmente desde la región postacetabular hasta el origen del *M. flexor cruris medialis*. Este músculo se inserta, en ambos casos, a lo largo de la superficie caudal de la diáfisis del fémur, hasta la zona del comienzo de los cóndilos.

El *M. adductor femoris II* en cocodrilos (*M. puboischiofemoralis pars lateralis* de Aves) se origina en la superficie caudolateral del isquion y se inserta, al igual que el *M. adductor femoris I*, sobre la superficie caudal del fémur. En Aves, el origen se mantiene sobre una superficie topológicamente similar, con el mismo patrón que para el *M. adductor femoris I*, es decir, más alargado craneocaudalmente y dorsalmente a este último. El resultado es que ambas cabezas se disponen muy próximas y paralelas, en dirección craneocaudal (Carrano & Hutchinson, 2002, fig. 3 E). El patrón de inserción es similar al del *M. adductor femoris I*.

Discusión. Reese (1915) menciona una sola cabeza para este músculo a la que da el nombre de *M. ischio-femoralis*, la cual, por posición, se correspondería con el ADD1, ya que se origina en la porción craneal del isquion. Hutchinson (2001b) propone una inserción lateral para arcosaurios actuales,

entre la línea intermuscularis caudalis, y la cresta aductora (ubicada medialmente) (crista supracondylaris mediales de aves, sensu Ballman, 1969; Baumel & Witmer, 1993). Esta estructura, con aspecto de cicatriz, está presente en muchos reptiles y se ubica en la superficie caudal de la diáfisis femoral, distalmente con respecto al cuarto trocánter (Hutchinson op. cit.).

M. ischiotrochantericus (ISTR)

Es un pequeño músculo que en cocodrilos se origina en la superficie caudomedial del isquion, justo por detrás del origen del ADD2. Se inserta en la superficie proximocaudal del fémur, lateralmente a la inserción del *M. caudofemoralis longus*.

En Neornithes, su homólogo, el *M. ischiofemoralis (ISF)*, se origina en la superficie lateral del mismo hueso y la membrana ilio-isquiática. El *M. ischiotrochantericus* se inserta en la porción proximal del fémur, sobre su superficie caudolateral, distalmente al trocánter mayor (Hutchinson, 2001b).

Discusión. Tanto en los ejemplares de *C. latirostris* como en los de *A. mississippiensis* estudiados por Wilhite (2003), la inserción de este músculo se ubica sobre la superficie caudoproximal del fémur, no proximolateralmente (contra Carrano & Hutchinson, 2002).

Mm. Gastrocnemii (G)

M. gastrocnemius

En cocodrilos este complejo muscular de morfología fusiforme se compone de dos cabezas de difícil individualización: *M. gastrocnemius externus / GE* y *M. gastrocnemius internus / GI*. La cabeza más externa o lateral se origina en la superficie distal y caudal del fémur; la más interna, en la superficie proximomedial de la tibia. Ambas cabezas se insertan vía tendón en la superficie plantar del pie.

En *Neornithes* se presentan tres porciones o cabezas (*M. gastrocnemius lateralis* / GL; *M. gastrocnemius medialis* / GM y *M. gastrocnemius internus* / GI). La porción externa se origina tendinosamente en el cóndilo lateral femoral, mientras que la porción media lo hace, carnosamente, en la zona medial de la articulación femorotibial, bien sobre la porción media de la cresta cnemial y la superficie proximomedial del tibiotarso (Gangl et al., 2004), o bien próximo al cóndilo femoral medial (Vanden Berge, 1982). La cabeza interna se origina carnosamente en la superficie medial de la cresta cnemial, así como en la superficie proximomedial de la tibia. Todas las porciones se insertan en la superficie ventral del pie.

Discusión. Reese (1915) le asigna el nombre de *M. gastrocnemius caput femorale* a la porción externa; mientras que designa como *M. gastrocnemius caput tibiale* a la porción interna. Wilhite (2003) no menciona este grupo muscular para *A. mississippiensis*.

Mm. caudofemorales

M. caudofemoralis brevis (CFB)

Sinónimos:

M. caudi-femoralis II (Reese, 1915)

M. coccygeo-femoralis brevis (Romer, 1923a)

M. piriformis pars pélvica (Vanden Berge & Zweers, 1993)

El *M. caudofemoralis brevis* cocodriliano es el menor de los dos músculos que conforman el complejo de *Mm. caudofemorales*. Se ubica cranealmente al *M. caudofemoralis longus* e, incluso, se une a este último por la base. Este músculo tiene orígenes en el ilion y en las caudales anteriores. El origen en el ilion es en la porción más caudal, por delante del *M. ilioischiocaudalis*. En cuanto a las vértebras caudales, se origina en las caras laterales del cuerpo y en la base de los procesos transversos, en los cuales se observan accidentes para anclaje. El *M. caudofemoralis brevis* se inserta en el fémur, proximomedialmente, cerca del cuarto trocánter, proximalmente a la inserción del *M. caudofemoralis longus*.

En aves, su homólogo, el M. caudofemoralis pars pelvica (CFP), se origina en la superficie lateral del ilion postacetabular, por detrás del origen del M. ischiofemoralis y debajo del M. iliofibularis, a partir de una estructura denominada concavitas infracristalis illi (Gadow, 1891). Esto indicaría un cambio en el origen de este músculo durante la filogenia de las aves, de la superficie medial a lateral, siendo la brevis fossa, una estructura transicional (Hutchinson, 2001a). Tanto en cocodrilos como en aves, el M. caudofemoralis brevis se inserta proximomedialmente en el fémur, cerca del cuarto trocánter, proximalmente a la inserción del M. caudofemoralis longus.

Discusión. No existe consenso entre autores acerca del preciso origen de este músculo. En *A. mississippiensis*, Reese (1915), Romer (1923a), Carrano & Hutchinson (2002), y Wilhite (2003), ubican parte del origen en la última vértebra sacra, situación que no ocurre en *C. latirostris*.

M. caudofemoralis longus (CFL)

Sinónimos:

M. caudi-femoralis I (Reese, 1915)

M. coccygeo-femoralis longus (Romer, 1923a)

M. piriformis pars caudalis (Vanden Berge & Zweers, 1993)

M. caudofemoralis pars caudalis (Gangl et al., 2004)

Es el músculo más notable ligado al miembro posterior de *C. latirostris*. Abarca la mayor parte de la región anterior y media de la cola, teniendo su mayor volumen en la región proximal, y aguzándose hacia la distal. Se encuentra por debajo de la musculatura epiaxial y es cubierto por esta última y la hipoaxial. Al igual que en lepidosaurios (Gatesy, 1990), el M. caudofemoralis longus se origina en las caras laterales de los arcos hemales, en la base de los cuerpos vertebrales, y en la porción proximal de la base de los procesos transversos (Figura 3.7). En las primeras caudales no toma la porción más proximal de los mismos, sólo abarca el cuerpo y los arcos hemales. A partir de la quinta vértebra caudal, el origen no sólo incluye el arco hemal y el cuerpo, sino también la base

de los procesos. La extensión de este músculo en los ejemplares analizados es hasta la décimotercera caudal, inclusive.

El M. caudofemoralis longus se extiende craneoventralmente, aumentando de tamaño y estableciendo conexión con el M. caudofemoralis brevis, para insertarse, vía tendón, en el cuarto trocánter del fémur. Dicho tendón se divide y continúa hacia abajo, paralelamente al miembro posterior, y se ubica en el ángulo derecho de la articulación femorotibial, insertándose en la fíbula, o en la superficie lateral de la porción distal del fémur y proximal de la tibia. Allí se une al tendón del M. gastrocnemius, junto al tendón secundario del M. iliofibularis.

En las aves, el M. caudofemoralis pars caudalis se encuentra reducido, en tanto la cola está modificada en un pigostilo. Se origina de la superficie ventral y lateral de las primeras vértebras caudales, dependiendo del grupo (Vanden Berge, 1982; Gangl et al., 2004). Se inserta junto con el M. caudofemoralis pars pélvica en la superficie caudomedial del fémur (Vanden Berge, 1982).

Discusión. El origen del M. caudofemoralis longus en arcosaurios extintos y actuales es un tema aún hoy muy debatido (Reese, 1915; Romer, 1923a; Galton, 1969; Borsuk-Bialynicka, 1977; Carrano & Hutchinson, 2002; Wilhite, 2003; Meers, 2003; Otero & Vizcaíno, 2008; Otero et al., 2010). En cocodrilos, Reese (1915) propone para *A. mississippiensis* un origen muy similar al observado en este estudio para *C. latirostris*, ya que lo ubica en las bases de los procesos transversos y las caras laterales de los arcos hemales. Romer (1923a) y Galton (1969) lo ubican a los lados y en la superficie ventral de las vértebras caudales proximales. Según Carrano & Hutchinson (2002), el M. caudofemoralis longus se originaría de las caras laterales de las primeras quince vértebras caudales, extendiéndose, por lo menos, hasta la última vértebra que presenta procesos transversos. Sin embargo, Wilhite (2003), basándose en disecciones hechas en *Alligator mississippiensis*, propone un origen a partir de la superficie ventral de las caudales proximales y de los primeros trece arcos hemales.

El origen de las porciones caudal y pélvica en aves corresponderían a una masa embrionaria, al menos en *Gallus* y no a dos cabezas independientes como

ocurre con el CFL y CFB del resto de los reptiles (Vanden Berge & Zweers, 1993).

M. ilioischiocaudalis

Este músculo se ubica en la cola, inmediatamente por debajo de la piel. Se origina en la base de los procesos transversos, bordea externamente al M. caudofemoralis y se inserta en el borde terminal de los arcos hemales.

Grupo Flexor Cruris

El grupo Flexor Cruris se compone de porciones musculares elongadas y fusiformes, de fibras paralelas, que se ubican caudalmente en el miembro, desde la zona de la pelvis hasta la región de la articulación entre el fémur y la tibia.

Las homologías de este grupo (long flexors sensu Romer, 1923b) no están del todo resueltas (Romer, 1923a; Hutchinson, 2001a, 2002; Otero et al., 2010). En cocodrilos se presenta el esquema más completo para este grupo muscular (Reese, 1915; Romer, 1923b; Hutchinson, 2001a, 2002; Wilhite, 2003; Lecuona, 2007; Otero et al., 2010). Seis cabezas es el número máximo descrito para cocodrilos, configuradas en dos grupos distintivos (sensu Romer, 1923b): un grupo externo, compuesto por el M. puboischiotibialis (PIT) y dos cabezas del M. flexor tibialis internus (M. flexor tibialis internus 1 / FTI1 y M. flexor tibialis internus 2 / FTI2); un grupo interno, compuesto por otras dos cabezas del M. flexor tibialis internus (M. flexor tibialis internus 3 / FTI3 y M. flexor tibialis internus 4 / FTI4). Finalmente, el M. flexor tibialis externus (FTE). Los especímenes analizados de *C. latirostris* no presentan el M. flexor tibialis internus 4 (contra Lecuona, 2007).

En este trabajo se seguirán los esquemas actualizados de Hutchinson (2001a; 2002) y Carrano & Hutchinson (2002), ya que en ellos se toma en cuenta, no sólo el patrón existente en cocodrilos sino, además, en Neornithes.

La configuración máxima de este grupo, registrada en cocodrilos, es de seis músculos, mientras que en aves existen sólo dos.

M. puboischiotibialis (PIT)

Sinónimos:

M. flexor tibialis internus 1 (Reese, 1915)

Este pequeño músculo se origina sobre una cicatriz ubicada en la superficie craneolateral del isquion, sobre la terminación proximal del proceso obturador de este hueso. El *M. puboischiotibialis* se inserta en la superficie caudolateral de la tibia.

Discusión. Reese (1915) describe un músculo con estas características, aunque lo denomina *M. flexor tibialis internus 1*. En los trabajos de Borsuk-Bialynicka (1977) y Wilhite (2003) no se hace referencia a este músculo. Por otro lado, este músculo no se encuentra en Neornithes.

Mm. flexor tibialis interni (FTI)

En cocodrilos, cuatro de las seis cabezas del grupo Flexor Cruris corresponden al grupo de los *Mm. flexor tibialis interni (FTI)*. El FTI1 se origina en la superficie caudodorsal del isquion, sobre una débil cicatriz y se inserta en la superficie caudolateral proximal de la tibia, luego de contactar al FTI2 y al PIT. El FTI2 se origina en la cara caudolateral del ilion y se inserta con el FTI1 y el PIT sobre la cara caudolateral de la tibia. El FTI3 se origina en la tuberosidad isquial, mientras que su homólogo de aves, el *M. flexor cruris medialis* se origina en la superficie caudolateral del isquion, detrás del origen del *M. puboischiofemoralis pars medialis*. Tanto en cocodrilos como en aves el FTI3 se inserta en una pequeña cicatriz sobre la superficie medial de la parte proximal de la tibia, junto al *M. flexor cruris lateralis pars pélvica*, en el caso de las aves.

Los FTI1 y 2 no se encuentran presentes en Neornithes.

Discusión. El FTI4 no se observa en *C. latirostris*. Reese (1915) menciona tres porciones para este grupo muscular, las cuales se corresponden con el FTI1, el FTI2 y el PIT. No hace referencia al FTI3 ni el FTI4. Este último músculo se origina en la fascia ilioisquiádica y comparte un tendón común con el FTI3 (Carrano & Hutchinson, 2002). Wilhite (2003) menciona el M. flexor tibialis internus 1, 2 y 3 para cocodrilos, bajo los nombres de M. flexor tibialis internus medialis, posterior y anterior, respectivamente, y con el mismo origen. No hace mención al M. flexor tibialis internus 4. La inserción es diferente, en tanto las tres cabezas se reúnen en un tendón común y se insertan sobre la superficie caudoventral de la tibia.

M. flexor tibialis externus (FTE)

Se origina en la superficie lateral de ilion, caudalmente al origen del M. iliofemoralis y al M. iliofibularis, y por encima del origen del M. flexor tibialis internus 2. Detrás del M. iliotibialis lateralis en Neornithes. El FTE se inserta en la porción proximomedial de la tibia, compartiendo un tendón común con el M. flexor tibialis internus 3.

Discusión. Reese (1915) propone dos inserciones para este músculo; una que se corresponde con la descrita para *C. latirostris* y otra que se dirige hacia abajo hasta contactar con el tendón del complejo Mm. gastrocnemius. Wilhite (2003), por otro lado, propone la inserción enteramente junto al tendón del M. gastrocnemius.

Mm. Puboischiofemoralis externi

Sinónimos:

M. pubofemoralis (Wilhite, 2003)

Este grupo muscular consiste de tres cabezas (PIFE1, 2 y 3) en cocodrilos, y dos en Neornithes (M. obturatorius lateralis / OL y M. obturatorius medialis / OM). Estas cabezas se originan carnosamente en la región pélvica y se insertan tendinosamente en la superficie proximal del fémur. No existe correspondencia

aviana para la tercer cabeza de cocodrilos (Romer, 1923a, c; Hutchinson, 2001a; Carrano & Hutchinson, 2002).

M. puboischiofemoralis externus 1 (PIFE1)

En cocodrilos este músculo en forma de abanico tiene su origen a lo largo de la superficie craneomedial (dorsal) de la barra púbica y del cartílago prepúbico. El PIFE1 se inserta en la porción proximal del fémur, en el trocánter mayor, a través de un tendón común con el PIFE2 y PIFE3.

El homólogo de aves, el *M. obturatorius lateralis*, por lo general se encuentra reducido (Hutchinson, 2001b). Sin embargo, se conocen dos porciones para este músculo (*pars dorsalis* et *pars ventralis*) (Vanden Berge, 1993; Gangl et al., 2004). La porción dorsal ocupa la superficie medial del isquion, rodeando el foramen obturador; la porción ventral se origina dorsolateralmente en el pubis. En *Struthio*, ambas partes se encuentran fusionadas medialmente en casi toda su extensión (Gangl et al., 2004).

M. puboischiofemoralis externus 2 (PIFE2)

En *C. latirostris* el PIFE2 se origina sobre la superficie ventral o externa del pubis y el cartílago prepúbico. Este músculo comparte la inserción con el PIFE1 y PIFE3.

En el linaje de las aves estos últimos músculos se perdieron (PIFE3) o se encuentran fuertemente reducidos (PIFE1), de manera que el *M. obturatorius medialis* (=PIFE2) es en este grupo el principal músculo. Éste se origina en la superficie medial del isquion y abarca también pubis y membrana isquiopúbica (Romer, 1923a; Vanden Berge, 1982). El PIFE2 se inserta en el trocánter mayor del fémur, el cual porta una estría y/o tubérculo para el tendón del *M. obturatorius medialis*. En *Struthio* se inserta proximolateralmente, sobre el trochanter femoris (Gangl et al., 2004). Al producirse, durante la evolución de

las aves, la rotación del trocánter mayor y de la cabeza femoral, la inserción del PIFE pudo haber variado su posición desde una caudolateral (presente en cocodrilos) a una lateral (presente en Neornithes) (Hutchinson, 2001b).

M. puboischiofemoralis externus 3 (PIFE3)

Este músculo sólo se encuentra en cocodrilos. El PIFE3 se origina en la superficie lateral del isquion (obturator process sensu Hutchinson, 2001a; Carrano & Hutchinson, 2002) entre los ADD1 y 2 y comparte la inserción con los otros dos componentes.

Discusión PIFE1, 2 y 3. Reese (1915) menciona dos porciones de este grupo muscular para *A. mississippiensis*, que se corresponderían con el PIFE2 y PIFE3 observados en *C. latirostris*. Romer (1923a) ubica, también, parte del origen del PIFE1 a partir del borde adyacente de la última costilla abdominal. Wilhite (2003) llama a este grupo muscular *M. pubofemoralis*, y los divide en *M. pubofemoralis internus* y *externus*. El primero se correspondería con el PIFE1 de *C. latirostris*, mientras que el segundo, por su posición, con el PIFE2.

En los ejemplares disecados de aves, el *M. obturatorius lateralis* sólo fue identificado en *Nothura darwinii*.

Grupo Dorsal Profundo

Los músculos que constituyen el grupo dorsal profundo han sido producto de debate y sus homologías no están del todo resueltas (Rowe, 1986; Carrano & Hutchinson, 2002). Está bien establecido, sin embargo, su origen a partir de dos masas embriológicas en reptiles (Rowe, 1986). La controversia gira en torno a las homologías de los músculos derivados de aquellas. Por un lado, reptiles no arcosaurios y cocodrilos presentan una división simple para el *M. iliofemoralis*, mientras que Neornithes exhiben dos músculos derivados de aquellos primordios embriológicos (*M. iliofemoralis externus* / IFE y *M. iliotrochantericus caudalis* / ITC). Por otro lado, la segunda masa embriológica

se divide en tres porciones en reptiles no arcosaurios, el *M. puboischiofemoralis internus 1* / PIFI1, *M. puboischiofemoralis internus 2* / PIFI2, y *M. puboischiofemoralis internus 3* / PIFI3), y dos en cocodrilos (PIFI1 and PIFI2) (Rowe, 1986; Hutchinson, 2001a; Carrano & Hutchinson, 2002).

M. iliofemoralis (IF)

Sinónimos:

M. caudali-ilio-femoralis (Reese, 1915)

En cocodrilos es un músculo simple, sin subdivisiones, con forma de gota invertida y fibras longitudinales. El *M. iliofemoralis* se origina carnosamente en la superficie lateral del ilion, por debajo de la segunda cabeza del *M. iliotibialis*, por encima del grupo de los *Mm. flexor cruris* y por encima del acetábulo. Este músculo se inserta carnosamente en la superficie lateral del fémur, entre el *M. femorotibialis internus* y *externus*.

En Neornithes, la única masa embrionaria se divide en dos. Por un lado, el *M. iliofemoralis externus*, el cual se origina en la superficie lateral del ilion, ventral al *M. iliotibialis lateralis*, por delante del *M. iliofibularis*, por detrás del *M. iliotrochanterichus caudalis*, y dorsalmente al acetábulo. Este músculo se inserta sobre la pequeña cresta lateral, la cual correspondería a la reducida repisa trocantérica (Hutchinson & Gatesy, 2000; Hutchinson, 2001b; Hutchinson, 2002). El *M. iliotrochanterichus caudalis* se origina en la superficie lateral del ilion, en la porción preacetabular, por debajo del *M. iliotibialis cranialis* y se inserta sobre el margen craneolateral de la cresta trocanterica, topológicamente equivalente al trocánter menor (Vanden Berge, 1982; Hutchinson, 2001b; Hutchinson, 2002).

Discusión. Reese (1915) llama *caudali-ilio-femoralis* (*glutæus minimus*) al músculo con las características señaladas anteriormente, reservando el nombre *iliofemoralis* (*glutæus medius*) para un músculo fusionado en la zona craneal al anterior.

M. puboischiofemoralis internus 1 (PIFI1)

Sinónimos:

M. iliofemoralis internus (Wilhite, 2003)

Este músculo con forma triangular, ancho en su origen, comienza en la superficie medioventral del ilion. A partir de allí, bordea al ilion cranealmente, corre paralelo al *M. puboischiofemoralis internus 2*, y se inserta en la superficie medial de la porción proximal del fémur, craneomedialmente al cuarto trocánter, aunque sin abarcarlo.

En Neornithes, este músculo toma el nombre de *M. iliofemoralis internus* (IFI) y se origina de la fosa preacetabular (=cuppedicus) del ilion. El origen de este músculo es medial en cocodrilos y lateral en Neornithes. En este último grupo, este músculo se inserta en una pequeña protuberancia ubicada en la parte proximomedial del fémur, distalmente respecto del trocánter menor (Carrano & Hutchinson, 2002).

M. puboischiofemoralis internus 2 (PIFI2)

Sinónimos:

M. pubi-ischio-femoralis internus III (Reese, 1915)

Es un músculo amplio, de forma triangular y, al igual que el PIFI1, con base ancha y fibras longitudinales. En cocodrilos se origina a partir de la cara ventral proximal de los procesos transversos, y de las caras laterales de los cuerpos vertebrales de las últimas siete dorsales. Se inserta en dos puntos separados, sobre la porción proximal dorsal y proximal craneal del fémur.

En Neornithes, el ITCR y el ITM se originan en la superficie ventrolateral del ilion, por delante del acetábulo (preacetabular fossa, Hutchinson, 2001a; ver también, Vanden Berge, 1982). Su inserción toma parte en el trocánter accesorio y el trocánter menor, ubicado en la porción proximolateral del fémur (Hutchinson & Gatesy, 2000; Hutchinson, 2001b).

Discusión PIFI1 y PIFI2. Reese (1915) menciona tres porciones para el M. puboischiofemoralis internus. Dos cabezas que se originan a partir de la superficie craneal del pubis y se unen al PIFE; y una tercera, que se correspondería, por posición, al PIFI2 observado en *Caiman latirostris*. Wilhite (2003) menciona solamente al PIFE1, aunque le asigna el correspondiente nombre aviano (M. iliofemoralis internus), coincidiendo en el origen en el ilion, aunque también participa la primera costilla sacra. Mientras que la inserción la ubica en el borde proximolateral del fémur, envolviendo la superficie craneal del pedicelo púbico, sobre una superficie marcada con rugosidades lineares.

Existe consenso respecto a que el origen del PIFI2 en cocodrilos es a partir de las últimas seis vértebras dorsales. En *C. latirostris* se agrega una vértebra más al origen, completando un total de siete. El problema surge cuando se trata de especificar el punto preciso de origen en esas vértebras. Rowe (1986) lo ubica en la superficie ventral de los procesos transversos; Carrano & Hutchinson (2002), a partir de las caras laterales de los centros; mientras que Romer (1923a) lo sitúa a partir de ambas estructuras. Esta última interpretación coincide con lo visto en los especímenes de *C. latirostris* analizados.

Conclusiones

Se presentaron las descripciones anatómicas de la musculatura apendicular de algunos arcosaurios vivientes, sobre la base de disecciones hechas sobre material fresco de cocodrilos y aves, tomando como caso de estudio a los siguientes taxones: *Caiman latirostris* (Crocodylia, Alligatoridae), *Gallus gallus* (Aves, Galliformes), *Nothura darwinii* (Aves, Tinamiformes) y *Tyto alba* (Aves, Strigiformes).

Si bien el arreglo muscular del esqueleto apendicular de *C. latirostris* es, en líneas generales, conservativo, existe sin embargo, cierta variación interespecífica entre los especímenes analizados y otros Crocodylia. Las disecciones descriptas aquí muestran que la musculatura apendicular de *C. latirostris* muestra diferencias respecto de la observada en el bien conocido *A.*

mississippiensis. Los resultados presentados aquí y la comparación con otros estudios reflejan diferencias en las interpretaciones de los orígenes e inserciones, así como en la presencia de algunos músculos. En este sentido, destaca la ausencia del FTI4 (contra Lecuona, 2007), si bien, no se descarta aquí la posibilidad que esto último pueda deberse a variación individual (com. pers. J. Desojo). Sin lugar a dudas, la diferencia anatómica y funcional más significativa del esquema global de la musculatura apendicular estudiada tiene que ver con la disposición del origen del M. caudofemoralis longus. En este sentido, el anclaje accesorio de este músculo sobre las caras laterales de los arcos hemales en *Caiman latirostris* difiere del patrón descrito previamente para *Alligator mississippiensis* (Romer, 1923b; Galton, 1969; Carrano & Hutchinson, 2002). Este resultado es congruente con la interpretación brindada por Wilhite (2003).

En cuanto a las aves, si bien varios músculos tanto de la cintura pectoral como de la pélvica se encuentran ausentes o sufrieron modificaciones respecto de aquellos presentes en cocodrilos, la identificación de la gran mayoría de cada uno de ellos se debe, tal vez, al menor grado de controversia que existe entre los autores en cuanto a la nomenclatura, si bien el esquema de las homologías no es completo.

Si se comparan los esquemas musculares entre Crocodylia y Neornithes, varios músculos relacionados a la cintura escapular han experimentado una multiplicación en el número de sus cabezas respecto del esquema reptiliano (e. g., M. latissimus dorsi, M. pectoralis, M. subscapularis, M. scapulohumeralis, M. coracobrachialis, M. coracoantibrachialis, M. rhomboideus). Ello se debe, fundamentalmente, a la extrema modificación que han sufrido las aves en relación al vuelo (Meyers, 1992). Asimismo, el esquema anatómico que presentan las aves en la cintura pélvica y miembro posterior, donde los elementos pélvicos se encuentran fusionados en diferentes grados, la extrema reducción y transformación de la cola en pigostilo, y la adopción de una postura parasagital, determinan ausencias y multiplicaciones musculares, asociadas con el tipo de marcha. En este sentido, la locomoción bípeda, la postura erecta con los miembros netamente aducidos y movimientos de los miembros posteriores en el plano sagital, son factores determinantes en el esquema locomotor de las aves

(Gatesy, 1990; Hutchinson & Gatesy, 2000). La reducción de la cola y la consecuente modificación en un pigostilo, sumado a la reducción e, incluso, desaparición del cuarto trocánter femoral son factores definitivos que minimizan la acción retractora del atrofiado M. caudofemoralis longus, priorizando la flexión de los miembros (Gatesy, 1990). A diferencia de lo que ocurre en cocodrilos, la abducción del miembro posterior es menor, debido a la postura parasagital, por lo que es la aducción la que tiene que ser controlada, a través del ITC e ITM, derivados del IL y el PIFI2 cocodriliano (Hutchinson & Gatesy, 2000).

- Capítulo 4 -

OSTEOLOGÍA DEL ESQUELETO
APENDICULAR

Capítulo 4

OSTEOLOGÍA DEL ESQUELETO APENDICULAR

Introducción

El clado Saltosaurinae (sensu Powell, 1992) incluye a los saurópodos titanosaurios más derivados, del Cretácico Superior de Patagonia y el norte argentino. Está conformado por los siguientes taxones: *Neuquensaurus australis* (Lydekker, 1893), *Neuquensaurus robustus* (Huene, 1929), *Saltasaurus loricatus* Bonaparte & Powell, 1980, *Rocasaurus muniozi* Salgado & Azpilicueta, 2000, y *Bonatitan reigi* Martinelli & Forasiepi, 2004.

Estos titanosaurios se caracterizan por su reducido tamaño (longitud femoral ~ 0,75 m) así como por ciertas innovaciones evolutivas que se concentran en el esqueleto apendicular. Entre los caracteres más llamativos se destacan la comba lateral del fémur extremadamente desarrollada, el lóbulo preacetabular del ilion proyectado lateralmente, la tuberosidad lateral de la fíbula muy desarrollada y la presencia de un prominente olecranon en la ulna (Upchurch, 1995; Salgado et al., 1997; Wilson & Sereno, 1998; Salgado, 2000; Salgado & Azpilicueta, 2000; Apesteguía, 2004; Wilson, 2002; Powell, 2003). Es por ello que los saurópodos saltosaurinos son un clado ampliamente citado en discusiones sobre las etapas tardías de la evolución de los saurópodos.

Neuquensaurus (=‘*Titanosaurus*’) *australis* es el primer taxón descrito de este grupo y, junto a *Saltasaurus*, el más numeroso en cuanto a material se refiere. El aporte más importante a su anatomía apendicular se remonta al estudio de Huene (1929), recibiendo poca atención desde entonces (Bonaparte & Gasparini, 1978; Powell, 2003; Salgado et al., 2005; Otero, 2010a).

En el presente capítulo se describe en detalle la anatomía ósea del esqueleto apendicular de los saurópodos saltasaurinos, con especial énfasis en los materiales de *Neuquensaurus australis*. Este taxón reviste suma importancia ya que se compone de numerosos restos asignados a varios individuos, la mayor parte de los cuales fueron estudiados en detalle hace más de 80 años por Huene (1929).

Neuquensaurus: reseña histórica

Neuquensaurus (=‘*Titanosaurus*’) *australis* fue erigido y descrito por vez primera por Lydekker (1893) (Figura 4.1), sobre la base de una serie asociada de vértebras caudales y algunos elementos de los miembros, colectados en la provincia del Neuquén, mayormente pertenecientes a un mismo individuo (Lydekker, 1893: 4). Como notaran Wilson & Upchurch (2003: 139), Lydekker no especificó la cantidad de individuos a los cuales pertenecían dichos elementos, mientras que los restos apendiculares no estaban asociados con el material tipo (vértebras caudales). Huene (1929) (Figura 4.1) más tarde refirió a *Laplatasaurus araukanicus* Huene, 1929 algunos elementos previamente asignados por Lydekker a ‘*T. australis*’ y realizó una extensa descripción de aquel material, con la inclusión de numerosos elementos (mayormente pertenecientes a individuos adultos y subadultos) colectados a comienzos del Siglo 20, durante el transcurso de una campaña paleontológica llevada a cabo por el Museo de La Plata. Los materiales colectados fueron encontrados entremezclados, de manera tal que no se pudieron determinar individuos:

...la separación, lastimosamente, tuvo que hacerse por reconocimiento, y en estos casos no están excluidos los errores. (Huene, 1929: 23).

Huene clasificó los elementos apendiculares asignados al género *Titanosaurus* alojados en el Museo de La Plata, de acuerdo a su forma y proporciones. En base a ello, reconoció dos taxones: ‘*Titanosaurus*’ *australis* y ‘*Titanosaurus*’ *robustus* Huene, 1929. En palabras de Powell (2003: 43,

adaptado de la tesis doctoral escrita en 1896 y traducido del inglés), la clasificación hecha por Huene fue realizada...

...sin determinar o diferenciar el material vertebral de cada especie... Huene (1929) utilizó el nombre de '*Titanosaurus*' australis de una forma arbitraria para identificar la forma con elementos gráciles y creando para la especie remanente el nombre de '*T. robustus*, sin considerar el hecho que el material tipo de esta especie, '*T. australis*... consiste de una serie de vértebras caudales.

Si bien las descripciones realizadas por Huene son detalladas y útiles, no son extensivamente comparativas con otros saurópodos conocidos hasta ese entonces.

Durante los siguientes cincuenta años, estos taxa recibieron escasa atención, hasta que Bonaparte & Gasparini (1978) reexaminaron los materiales apendiculares referidos por Huene a '*T. robustus* (i. e., fémur izquierdo, ulna izquierda, ulna derecha y radio izquierdo). Estos autores designaron aquellos materiales como el lectotipo de la especie, especificando que podrían ser considerados como pertenecientes a un mismo individuo (Bonaparte & Gasparini, 1978: 397). Años más tarde, Powell (2003) estudió los materiales de '*T. australis* y '*T. robustus* y reconsideró la anatomía y validez de ambas especies, observando que la especie tipo de la India, *Titanosaurus indicus* Lydekker, 1877, se asemejaba más a *Laplatasaurus araukanicus* que a '*T. australis*. Consecuentemente, esta última la incluyó en un nuevo género, erigiendo *Neuquensaurus australis* como una nueva entidad taxonómica, con su diagnosis modificada, mientras que *N. robustus* fue considerada como *nomen dubium* (Powell, 2003; Wilson & Upchurch, 2003). Por otro lado, McIntosh (1990) tentativamente refirió '*T. australis* y '*T. robustus* al género *Saltasaurus*, exponiendo que las diferencias entre ambos géneros señaladas por Bonaparte & Powell (1980) no revestían importancia taxonómica (McIntosh, 1990: 395). Pese a ello, Powell (1992) y más tarde Wilson & Upchurch (2003) no reconocieron diferencias a nivel genérico entre ambas especies. Salgado et al. (2005) describieron un nuevo espécimen de *N. australis*, sumando nueva

información axial y apendicular y brindando una diagnosis revisada. Adicionalmente, Salgado et al. (2005) incluyeron en su descripción otros elementos que fueron encontrados asociados al nuevo espécimen y que provisionalmente son interpretados como pertenecientes al mismo género (Salgado et al., 2005: 625). Sumado a esto, otros materiales recientemente descubiertos y potencialmente pertenecientes a *Neuquensaurus* permanecen sin describir y son incluidos en el presente trabajo.

Recientemente, D’Emic & Wilson (en prensa) realizaron una revisión del material holotípico y otros elementos axiales de *Neuquensaurus australis* y *Saltasaurus loricatos*, incrementando el holotipo del primer taxón, a través de la inclusión de un fragmento de sacro preservado en articulación con una de las vértebras caudales originalmente descritas por Lydekker (1893). Dicha asociación, no percibida por este último autor, fue posible debido a la presencia de matrix coincidente tanto en la sexta vértebra sacra, como en el centro biconvexo perteneciente al holotipo. La adición del sacro al material holotípico de *N. australis* permitió la comparación directa de materiales tipo con *Saltasaurus*. En este sentido, este último género consiste, entre otros materiales, de un sacro compuesto de siete vértebras que D’Emic & Wilson (en prensa) interpretan como pertenecientes a *N. australis*.

Materiales

Paleontología Sistemática

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley, 1888

Sauropodomorpha Huene, 1932

Titanosauria Bonaparte & Coria, 1993

Saltosauridae Bonaparte & Powell, 1980

Saltosaurinae Powell, 1992 (=Saltosaurini Salgado & Bonaparte, 2007)

Género *Neuquensaurus* Powell, 1992

Especie tipo *Titanosaurus australis* Lydekker, 1893

Neuquensaurus australis (Lydekker, 1893) (Figura 2.1)

Holotipo.— MLP-Ly 1-7, sacro incompleto compuesto de seis centros vertebrales coosificados y un centro biconvexo no fusionado, y seis vértebras caudales (D'Emic & Wilson, en prensa)

Material referido.— (Tabla 4.1): Elementos correspondientes a varios individuos. Los huesos apendiculares son: escapulocoracoides derecho (MLP-CS 1096), coracoides izquierdo fusionado a fragmento de escápula (MLP-CS 1298), escápula derecha parcialmente completa (MLP-CS 1129; 1292), escápula izquierda parcialmente completa (MLP-CS 1301, MCS-7), coracoides derecho (MLP-Ly 14), placa esternal derecha parcialmente completa (MLP-CS 1260), placa esternal izquierda parcialmente completa (MLP-CS 1104), húmero derecho (MLP-CS 1049, 1050, 1051, 1099, MCS-8), húmero izquierdo (MLP-CS 1100, 1479), ulna derecha parcialmente completa (MLP-CS 1305), ulna izquierda (MLP-CS 1058, 1306), porción proximal de ulna izquierda (MLP-CS 2004), radio derecho (MLP-CS 1169, 1172), radio derecho parcialmente completo (MLP-CS 1167), radio izquierdo (MLP-CS 1175, 1176), radio izquierdo parcialmente completo (MLP-CS 1174), sacro con ambos iliones (MCS-5/16), pedicelo púbico derecho con lóbulo preacetabular (MLP-CS 1056, 1057, 1258, MLP-Ly 17), pedicelo púbico izquierdo (MLP-CS 1259), isquión izquierdo parcialmente completo (MCS-/24, MPCA-CS 001), pubis derecho parcialmente completo (MLP-CS 1102, 1294), fragmento de pubis derecho (MLP-CS 1304), porción proximal de pubis izquierdo (MLP-CS 1263), fémur derecho (MLP-CS 1101, 1107, 1122, 1124, MCS-9, 5/28), fémur izquierdo (MLP-CS 1118, MCS-5/27), tibia derecha (MCS-6, 5/25), porción distal de tibia derecha (MLP-CS 1093), tibia izquierda (MLP-CS 1103; MLP-CS 1123), fíbula derecha (MLP-CS 1098, MLP-Ly 127, MCS-5/26).

Neuquensaurus robustus (Huene, 1929) (Figura 2.1)

Lectotipo.— ulna izquierda (MLP-CS 1094), ulna derecha (MLP-CS 1095), radio izquierdo (MLP-CS 1171), fémur izquierdo (MLP-CS 1480) (Bonaparte & Gasparini, 1978).

Material referido.— (Tabla 4.1). Placa esternal parcialmente completa (MLP-CS 1295), porción proximal de húmero derecho (MLP-CS 1019), ulna izquierda parcialmente completa (MLP-CS 1052), pedicelo púbico izquierdo con porciones pre y postacetabulares del ilion (MLP-Av 2069), fragmento de pubis derecho (MLP-Av 2066), fémur izquierdo (MLP-CS 1480), porción proximal de tibia derecha (MLP-CS 1303), tibia izquierda (MLP-CS 1264), fíbula derecha (MLP-CS 1265), porción proximal de fíbula izquierda (MLP-Av 2060),

Comentarios.— Los elementos arriba mencionados corresponden al material estudiado y originalmente referido por Lydekker (1893), Huene (1929), Bonaparte & Gasparini (1978) y Powell (2003), así como hallazgos recientes (Salgado et al., 2005) y material no publicado aún. *Neuquensaurus australis* y *Saltasaurus loricatus* fueron englobados originalmente por Powell (1992) en el clado Saltosaurinae. Salgado & Azpilicueta (2000) incluyeron a *Rocasaurus muniozi* en este grupo. Sereno (1998), por su parte, cambió la definición de este clado: *All saltosaurids closer to Saltasaurus than to Ophisthocoelicaudia*. Con esta definición, y teniendo en cuenta la filogenia de Salgado et al. (1997), el clado Saltosaurinae incluiría también a taxones como *Aeolosaurus rionegrinus* (Salgado & Coria, 1993), y *Alamosaurus sanjuanensis* (Gilmore, 1946). Frente a esto, Salgado & Bonaparte (2007) proponen Saltosaurini (=Saltosaurinae sensu Salgado et al., 1997; Saltosaurinae sensu Powell, 2003): *The less inclusive clade containing Saltasaurus loricatus and Neuquensaurus australis*. Con esta definición se le asigna un nombre a este clado de titanosaurios derivados, bien distintivos, que poseen caracteres que los diferencian del resto de los saurópodos, y que además comparten una región geográfica en un mismo contexto temporal. Esta última definición brindada por Salgado & Bonaparte (2007) excluye de Saltosaurini a *Bonatitan reigi*.

La lista completa de materiales correspondientes a *Neuquensaurus australis* y *Neuquensaurus robustus* se presentan en la Tabla 4.1, de acuerdo a

la asignación presentada en la presente Tesis. En algunos casos, los restos originales se presumen perdidos, por lo que las interpretaciones fueron basadas en las ilustraciones brindadas por Huene (1929). En otros casos, tanto como el material original como sus dibujos no se encontraron disponibles.

Diagnosis modificada.— Caracteres apendiculares. (1) Presencia de tuberosidad isquial bien desarrollada; (2) presencia de cresta femorotibial sobre la superficie craneal del fémur; (3) remanente de la repisa trocantérica sobre la superficie caudoproximal del fémur; (4) trocánter menor contactando al trocánter mayor, conformando la comba lateral del fémur; (5) fibula con diáfisis curva y tuberosidad lateral bien desarrollada (Powell, 2003).

Procedencia geográfica y estratigráfica.— El material holotípico y los elementos apendiculares de *N. australis* y *N. robustus* estudiados por Lydekker (1893) y Huene (1929) provienen de la provincia del Neuquén. Lamentablemente, Lydekker no dispuso de la ubicación geográfica concreta del hallazgo, como así tampoco datos sobre la posición estratigráfica. Los materiales estudiados por Huene (1929) provienen de General Roca y Cinco Saltos ('Gobernación de Río Negro', actualmente provincia homónima), a partir de estratos pertenecientes a los *Dinosaurier schichten* (*Estratos con dinosaurios*, Keidel, 1917). Dichas capas corresponden a la Formación Anacleto (Senonense inferior, Huene, 1929: 11). El espécimen de *N. australis* y los elementos asociados citados por Salgado et al. (2005) provienen de la localidad de Cinco Saltos, provincia de Río Negro (sección superior de la Formación Anacleto, Campaniano temprano) (Salgado et al., 2005). El material recientemente reasignado por D'Emic & Wilson (en prensa) a *N. australis* (PVL 4017-18) proviene de El Brete, Departamento de Candelaria, sur de la provincia de Salta, Argentina. Formación Lecho, Subgrupo Balbuena, Grupo Salta (Senoniano, Campaniano? Maastrichtiano) (Powell, 1986, 2003); Formación Lecho, Subgrupo Balbuena, Grupo Salta (Senoniano, Campaniano? Maastrichtiano) (Powell, 1986, 2003).

Género *Saltasaurus* Bonaparte & Powell, 1980 (Figura 2.3)

Especie tipo *Saltasaurus loricatus* Bonaparte & Powell, 1980

Holotipo.— PVL 4017-92. Sacro completo fusionado a ambos iliones.

Hipodigma.— Materiales correspondientes a al menos cinco individuos adultos y subadultos. Las piezas correspondientes al esqueleto apendicular son: escápula derecha (PVL 4017-106 / 107), escápula izquierda (PVL 4017-104 / 105), placa esternal izquierda (PVL 4017-108 / 109 / 111), placa esternal derecha (PVL 4017-110), placa esternal (PVL 4017-107), coracoides izquierdo (PVL 4017-100 / 101), coracoides derecho (PVL 4017-103), húmero izquierdo (PVL 4017-65 / 67 / 69 / 71), húmero derecho (PVL 4017-63 / 66 / 70), ulna izquierda (PVL 4017-72 / 74), ulna derecha (PVL 4017-73), ulna (PVL 4017-75), radio derecho (PVL 4017-76), radio izquierdo (PVL 4017-77 / 78), pubis (PVL 4017-103), pubis derecho (PVL 4017-95), isquión derecho (PVL 4017-99), sacro con ambos iliones (PVL 4017-92 / 93), ilion izquierdo (PVL 4017-94) chevron (PVL 4017-55 / 56 / 166), caudal anterior (PVL 4017-19 / 21), caudal media (PVL 4017-22), fémur derecho (PVL 4017-82/83), fémur izquierdo (PVL 4017-79/80), tibia derecha (PVL 4017-84 / 87), tibia izquierda (PVL 4017-46 / 88), fíbula izquierda (PVL 4017-91), fíbula izquierda (PVL 4017-89), fíbula izquierda (PVL 4017-85).

Procedencia geográfica y estratigráfica.— El Brete, Departamento de Candelaria, sur de la provincia de Salta, Argentina. Formación Lecho, Subgrupo Balbuena, Grupo Salta (Senoniano, Campaniano? Maastrichtiano) (Powell, 1986, 2003).

Género *Rocasaurus muniozi* Salgado & Azpilicueta, 2000 (Figura 2.4)

Especie tipo *Rocasaurus muniozi* Salgado & Azpilicueta, 2000

Holotipo.— MPCA-Pv 46. Individuo juvenil. Los huesos apendiculares corresponden a un ilion izquierdo, fragmento de ilion derecho, dos isquiones, pubis izquierdo, fémur izquierdo.

Procedencia geográfica y estratigráfica.— Salitral Moreno, unos 25 Km. al sur de la ciudad de General Roca, provincia de Río Negro, Argentina. Formación Allen, Miembro Inferior, Grupo Malargüe (Maastrichtiano temprano o Campaniano –Maastrichtiano) (Salgado & Azpilicueta, 2000).

Tabla 4.1

Taxon	Material	Nº colección	Comentarios	Mención de autores
<i>Neuquensaurus australis</i>	escapulocoracoides izquierdo	MLP-CS 1096	presente	Huene (1929) Powell (2003)
	escapulocoracoides izquierdo	MLP-CS 1298	presente	Huene (1929)
	escápula derecha	MLP-CS 1129	presente	Huene (1929) Powell (2003)
	escápula izquierda	MLP-CS 1301	presente	Huene (1929)
	escápula	sin número	ausente?	Lydekker (1893) ***
	escápula	MLP-Ly 107	ausente?	Lydekker (1893) *** Powell (2003)
	coracoides derecho	MLP-Ly 14	presente	Lydekker (1893)* Huene (1929) Powell (2003)
	coracoides	MLP-Ly 95	ausente?	Lydekker (1893) *** Huene (1929) Powell (2003)
	coracoides derecho	MLP-Ly 105	ausente?	Lydekker (1893) *** Huene (1929) Powell (2003)
	placa esternal	MLP-CS 1260	presente	Huene (1929) Powell

derecha				(2003)
placa derecha	esternal	MLP-CS 1295	presente	Huene (1929) Powell (2003)
placa izquierda	esternal	MLP-CS 1104	presente	Huene (1929) Powell (2003)
húmero derecho		MLP-CS 1051	presente	Huene (1929) Powell (2003)
húmero derecho		MLP-CS 1049	presente	Huene (1929)
húmero derecho		MLP-CS 1099	presente	Huene (1929) Powell (2003)
húmero derecho		MLP-CS 1019	presente	Huene (1929) Powell (2003)
húmero derecho		MCS-8	presente	Salgado et al. (2005)
húmero derecho		MLP-CS 1091	ausente?	Powell (2003)
húmero derecho		MLP-Ly 124	ausente?	Lydekker (1893) ^{***} Powell (2003)
húmero derecho		sin número	ausente?	Lydekker (1893) ^{**}
húmero izquierdo		MLP-Ly 25	presente	Lydekker (1893) [*] Huene (1929)
húmero izquierdo		MLP-CS 1050	presente	Huene (1929) Powell (2003)
húmero izquierdo		MLP-CS 1100	presente	Huene (1929) Powell (2003)
húmero izquierdo		MLP-CS 1479	presente	Huene (1929) Powell (2003)
húmero izquierdo		MLP-Ly 89	ausente?	Lydekker (1893) ^{***}

				Powell (2003)
ulna derecha	MLP-CS 1305	presente		Huene (1929) Powell (2003)
ulna izquierda	MLP-CS 1058	presente		Huene (1929) Powell (2003)
ulna izquierda	MLP-CS 1306	presente		Huene (1929) Powell (2003)
radio derecho	MLP-CS 1176	presente		Huene (1929) Powell (2003)
radio	MLP-CS 1173	ausente?		Huene (1929) Powell (2003)
carpiano	MLP-CS 1234	ausente?		Huene (1929) Powell (2003)
sacro con ambos iliones	MCS-5/16	presente		Salgado et al. (2005)
ilion derecho	MLP-Ly 17	presente		Lydekker (1893)*
ilion izquierdo	MLP-Av 2069	presente		Huene (1929) Powell (2003)
ilion	MLP-CS 2008	presente		Huene (1929) Powell (2003)
ilion	MLP-CS 1229	ausente?		Huene (1929), Powell (2003)
ilion fragmentario	not numbered	ausente?		Lydekker (1893)**
isquion izquierdo	MCS-5/24	presente		Salgado et al. (2005)
isquion derecho	MPCA-CS 001	presente		esta contribución
isquion izquierdo	MLP-CS 1261	presente		Huene (1929)

pubis derecho	MLP-CS 1102	presente	Huene (1929) Powell (2003)
pubis derecho	MLP-CS 1304	presente	Huene (1929) Powell (2003)
pubis derecho	MLP-CS 1294	presente	Huene (1929) Powell (2003)
pubis derecho	MLP-Ly 109	ausente?	Lydekker (1893) ^{***} Powell (2003)
fémur derecho	MLP-CS 1107	presente	Huene (1929) Powell (2003)
fémur derecho	MLP-CS 1122	presente	Huene (1929)
fémur derecho	MLP-CS 1101	presente	Huene (1929) Powell (2003)
fémur derecho	MLP-CS 1124	presente	Huene (1929)
fémur derecho	MCS-5/28	presente	Salgado et al. (2005)
fémur derecho	not numbered	ausente?	Lydekker (1893) ^{**}
fémur izquierdo	MLP-CS 1121	presente	Huene (1929) Powell (2003)
fémur izquierdo	MLP-CS 2005	presente	Huene (1929) Powell (2003)
fémur izquierdo	MCS-5/27	presente	Salgado et al. (2005)
fémur izquierdo	MLP-CS 1118	presente	Huene (1929) Powell (2003)
fémur	MLP-CS 1120	ausente?	Powell (2003)
fémur	not numbered	ausente?	Lydekker (1893) ^{***}

	fémur	not numbered	ausente?	Lydekker (1893) ***
	tibia derecha	MLP-CS 1093	presente	Huene (1929) Powell (2003)
	tibia derecha	MCS-5/25	presente	Salgado et al. (2005)
	tibia izquierda	MLP-CS 1103	presente	Huene (1929) Powell (2003)
	tibia izquierda	MLP-CS 1123	presente	Huene (1929) Powell (2003)
	fíbula izquierda	MLP-CS 1098	presente	Huene (1929) Powell (2003)
	fíbula izquierda	MLP-Ly 127	presente	Lydekker (1893)*** Powell (2003)
	fíbula derecha	MCS-5/26	presente	Salgado et al. (2005)
<i>Neuquensaurus robustus</i>	escápula?	MLP-Av 2064	presente	Huene (1929), Powell (2003)
	ulna derecha	MLP-CS 1095	presente	Huene (1929) Powell (2003)
	ulna derecha	MLP-CS 1053	presente	Huene (1929) Powell (2003)
	ulna izquierda	MLP-CS 1094	presente	Huene (1929) Powell (2003)
	ulna izquierda	MLP-CS 2004	presente	Huene (1929) Powell (2003)
	ulna	MLP-CS 1091	ausente?	Huene (1929) Powell (2003)
	ulna	MLP-CS 1055	ausente?	Huene (1929)

radio derecho	MLP-CS 1169	presente	Huene (1929) Powell (2003)
radio derecho	MLP-CS 1172	presente	Huene (1929) Powell (2003)
radio izquierdo	MLP-CS 1175	presente	Huene (1929) Powell (2003)
radio izquierdo	MLP-CS 1171	presente	Huene (1929) Powell (2003)
ilion izquierdo	MLP-Av 2083	ausente?	Huene (1929) Powell (2003)
ilion derecho	MLP-Av 2068	ausente?	Huene (1929) Powell (2003)
pubis derecho	MLP-Av 2066	presente	Huene (1929) Powell (2003)
fémur izquierdo	MLP-CS 1480	presente	Huene (1929) Powell (2003)
fémur derecho	MCS-9	presente	Salgado et al. (2005)
fémur derecho	MLP-CS 1125	ausente?	Huene (1929) Powell (2003)
tibia derecha	MLP-CS 1303	presente	Huene (1929) Powell (2003)
tibia derecha	MCS-6	presente	Salgado et al. (2005)
tibia izquierda	MLP-CS 1264	presente	Huene (1929) Powell (2003)
fíbula derecha	MLP-CS 1265	presente	Huene (1929)

	fíbula derecha	MLP-Av 2060	presente	Huene (1929)
	fíbula derecha	MLP-Av 2059	ausente?	Huene (1929)
Cf. <i>Neuquensaurus</i>	escápula izquierda	MCS-7	presente	Salgado et al. (2005)
	escápula derecha	MLP-CS 1292	presente	Huene (1929)
	escápula izquierda	MLP-CS 1296	presente	Huene (1929)
	ulna izquierda	MLP-CS 1052	presente	Huene (1929) Powell (2003)
	ilion derecho	MLP-CS 1056	presente	Huene (1929) Powell (2003)
	ilion derecho	MLP-CS 1057	presente	Huene (1929) Powell (2003)
	ilion derecho	MLP-CS 1258	presente	Huene (1929)
	ilion izquierdo	MLP-CS 1259	presente	Huene (1929)
	pubis izquierdo	MLP-CS 1263	presente	Huene (1929) Powell (2003)
Titanosauria indet.	radio derecho	MLP-CS 1167	presente	Huene (1929) Powell (2003)
	radio izquierdo	MLP-CS 1174	presente	Huene (1929) Powell (2003)

Tabla 4.1. Lista de todo el material asignado a *Neuquensaurus australis*, *Neuquensaurus robustus*, y elementos de afinidad dudosa. (*) Material ilustrado por Lydekker (1893); (**) material ilustrado por Lydekker y posteriormente referido a *Laplatasaurus araukanicus* por Huene (1929); (***) material no ilustrado por Lydekker (1893).

Descripción

La siguiente descripción se focaliza en el esqueleto apendicular de los saurópodos Saltosaurinae, con especial énfasis en los múltiples elementos asociados que Huene (1929) refirió a '*Titanosaurus*' *australis*. Los elementos previamente referidos a '*T.*' *robustus* serán descritos en cada sección correspondiente al elemento respectivo solamente en el caso que se determine como perteneciente a *N. australis*. Si aquellos elementos difieren morfológicamente de *N. australis*, serán descritos al final de la sección correspondiente, con un comentario al respecto. Cualquier elemento cuya referencia a *N. australis* sea dudosa, será tratado en una sección descriptiva separada y referido como cf. *Neuquensaurus* o Titanosauria indet.

Las relaciones filogenéticas de Titanosauria son un foco de discusión, en parte, debido a la naturaleza fragmentaria de la mayoría de los géneros. Para evitar confusiones nomenclaturales, se seguirán las siguientes definiciones para Titanosauria:

Titanosauria Bonaparte & Coria, 1993.— *Andesaurus delgadoi* Clavo & Bonaparte, 1991, *Saltasaurus loricatus* Bonaparte & Powell, 1980, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes.

Saltosauridae Bonaparte & Powell, 1980.— *Opisthocoelicaudia skarzynskii* Borsuk-Bialynicka, 1977, *Saltasaurus loricatus* Bonaparte & Powell, 1980, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes.

Saltosaurinae Powell, 1992 (=Saltosaurini Salgado & Bonaparte, 2005; ≠ Saltosaurinae Sereno, 1998).— El clado menos inclusivo que contiene a *Neuquensaurus* y *Saltasaurus*.

Los términos precedentes corresponden a definiciones basadas en el nodo (*node-based*).

Cintura escapular

Los elementos correspondientes a la cintura escapular serán descritos sobre la base de material correspondiente a *Neuquensaurus australis* y *Saltasaurus loricatus*, puesto que son los taxones en los cuales estos elementos se encuentran preservados.

Escápula (Figura 4.2 A-F).— Es un hueso laminar y el más conspicuo de la cintura escapular. En MLP-CS 1096, correspondiente a *N. australis*, la escápula y coracoides se encuentran coosificados, como en *Ophisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977). De los materiales correspondientes a *Saltasaurus*, ninguno fue recuperado asociado al coracoides. La escápula está compuesta por dos porciones bien definidas, una región proximal, expandida, y una porción distal, elongada. Posee una forma sigmoidal en vista dorsal y está curvada medialmente. El margen ventral de la lámina escapular es recto, mientras que el margen dorsal es sigmoidal, con la porción proximal más angosta que la porción distal, la cual es expandida. El margen dorsal de la porción proximal de la escápula es rugoso, lugar de origen de la porción craneal del M. levator scapulae. El acromion se encuentra medialmente curvado y lateralmente cóncavo. El contacto entre este último y la lámina escapular tiene forma de ‘U’. La lámina escapular posee una cresta longitudinal sobre su superficie lateral (Huene, 1929; Salgado et al., 2005). La porción proximal de la escápula está en contacto con el coracoides, determinando la articulación glenoidea, con una forma subtriangular. La región glenoidea es gruesa y robusta, comparada con el resto del hueso y la espina glenoidea se orienta craneoventralmente. Existe una depresión en la superficie lateral de la escápula, que corresponde a la fosa supracoracoidea y es el sitio de origen del M. deltoideus clavicularis (M. scapulohumeralis anterior sensu Borsuk-Bialynicka, 1977: Fig. 9B).

Existen, además, fragmentos de las escápulas derecha (MLP-CS 1129) e izquierda (MLP-CS 1301) que corresponden a *N. australis*. El primero de ellos fue referido por Huene (1929: 36) como perteneciente al mismo individuo que MLP-CS 1096, lo cual es altamente probable. Ambos materiales poseen las

mismas proporciones y forma general, así como la misma marca muscular en la región caudal al acromion. Por otro lado, el elemento MLP-CS 1301 presenta la misma forma general y la lámina escapular medialmente curvada que en MLP-CS 1096, por lo que es considerado aquí como perteneciente a *N. australis*.

El aspecto general de la escápula de *N. australis* y *S. loricatus* es similar al de otros titanosaurios, como *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977), *Lirainosaurus* (Sanz et al., 1999), y *Alamosaurus* (Gilmore, 1922).

El ejemplar MCS-7 fue colectado asociado a restos asignados a *N. australis* (Salgado et al., 2005). Como señala Salgado et al. (2005: 630) este material es más pequeño que el resto de los huesos asociados a la especie y no posee las características distintivas (e. g., cresta dorsal sigmoidal). Se le asigna tentativamente a Titanosauria indet., o bien podría corresponder a un juvenil.

Coracoides (Figura 4.2 C, G-K)— El coracoides es una lámina de tamaño equivalente a la porción proximal de la escápula, con la cual articula su margen caudal, en la zona glenoidea. Como se mencionó más arriba, en MLP CS-1096, correspondiente a *N. australis*, la escápula izquierda se encuentra fusionada al coracoides, aunque la sutura no es evidente. Existe, además, un coracoides izquierdo coosificado a un fragmento de escápula (MLP-CS 1298, Figura 4.2 C), correspondiente a *N. australis*, previamente descrito como un fragmento de ilion (Huene, 1929; Powell, 2003) y es reconsiderado aquí.

El margen ventral de coracoides contacta el borde caudal en un ángulo de 90 grados, dándole al elemento una forma subcuadrangular (Wilson, 2002; Powell, 2003). La zona glenoidea (caudoventral) es notablemente gruesa, particularmente el borde infraglenoideo, reduciendo su espesor hacia la porción dorsocraneal. La superficie medial es plana, mientras que la lateral presenta, en ambos taxones, una zona cóncava, sitio de origen del *M. supracoracoideus*. Cerca del contacto con la escápula se encuentra el foramen coracoideo, ubicado en una depresión. En *Saltasaurus*, dicho foramen perfora el hueso completamente; en *Neuquensaurus*, no es evidente.

El aspecto cuadrangular del coracoides se presenta en otros titanosaurios (e. g., *Lirainosaurus*, Sanz et al., 1999), aunque difiere de otros (e. g., *Opisthocoelicaudia*, Borsuk-Bialynicka, 1977; *Rapetosaurus*, Curry Rogers &

Forster, 2001; Curry Rogers, 2009; and *Isisaurus*, Jain & Bandyopadhyay, 1997), en los cuales la forma general es oval.

Placa esternal (Figura 4.2 L-P)— Son elementos pares, laminares y semilunares que se dispondrían anatómicamente entre los coracoides, cerca o contactando con ellos por su margen craneolateral. En general, la placa esternal adopta la forma de una lámina delgada, excepto en su borde craneal, donde se engrosa notablemente. Dicho espesor se continúa, más o menos uniformemente, a lo largo de todo el margen lateral, volviéndose delgada hacia el extremo caudal. No existen diferencias en cuanto a convexidad entre las superficies craneal y caudal. Craneoventralmente existe una cresta longitudinal en sentido craneocaudal, sitio de origen del M. pectoralis (Huene, 1929; Borsuk-Bialynicka, 1977). La superficie dorsal de la placa esternal es plana.

Placas esternales semilunares se hallan presentes en otros titanosaurios, como *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009); *Alamosaurus* (Lucas & Hunt, 1989), *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977). La característica más conspicua de las placas esternales de los saltosaurinos es su gran tamaño y la presencia de la cresta craneoventral, la cual tiene mayor desarrollo en *N. australis*.

Existe, además, una placa esternal derecha (MLP-CS 1295) referida por Huene (1929) y Powell (2003) como una placa izquierda de *N. robustus*. Este elemento es considerado en este trabajo como perteneciente a *N. australis*, debido al gran desarrollo de la cresta craneoventral, similar a MLP-CS 1260 y MLP-CS 1104 (contra Huene, 1929: 36).

Miembro anterior

Húmero (Figura 4.3)— En saltosaurinos, el húmero es un hueso largo y notablemente robusto. Los extremos están muy expandidos, sobre todo el proximal, alcanzando en algunos ejemplares, hasta el 60 % de la longitud total del hueso. Es de destacar que la expansión proximal del húmero afecta principalmente al lado medial, conformando la zona de articulación con el escapulocoracoides. El borde dorsal es más recto, al igual que el lateral, formando entre ambos un ángulo de 90°. En vista proximal se observa una

mayor robustez en la zona central, adelgazándose hacia los extremos lateral y medial. Las estructuras más notorias de la porción proximal son la expansión medial, ya mencionada, y la cresta deltopectoral, elongada proximodistalmente. Esta última se ubica a lo largo del borde proximolateral y se orienta cranealmente. Sobre su superficie se observan pequeños surcos y rugosidades para la inserción de la musculatura (ver más adelante). Estas dos estructuras encierran cranealmente una amplia concavidad, más profunda hacia el margen lateral. El área de la diáfisis por debajo de la cresta deltopectoral es aproximadamente elíptica, siendo la longitud craneocaudal de la diáfisis un 50-60% la longitud lateromedial de la misma (Tabla 4.2; 4.3). La porción distal del húmero es menos expandida que la proximal y, en vista distal, se observa una simetría entre los cóndilos. En la superficie caudodistal, entre ambos cóndilos, se encuentra la fosa olecraneana, muy evidente en PVL 4017-66 (Figura 4.3 L, M), espécimen correspondiente a *Saltasaurus*. En este último género, lateralmente al ectepicóndilo, existen dos crestas elongadas longitudinalmente, que no se observan en los materiales del Museo de La Plata (Powell, 2003; Salgado et al., 2005). En *Opisthocoelicaudia*, se registran dos crestas con las mismas características (Borsuk-Bialynicka, 1977).

Las peculiaridades más notables del húmero de los saltasaurinos es su robustez, como en otros titanosaurios (índice de robustez, $RI = 0,305-0,431$, Tabla 4.2; 4.3), aunque más grácil que en *Opisthocoelicaudia* ($RI=0,37$, Wilson & Upchurch, 2003). Otra particularidad es el gran desarrollo lateromedial de la porción proximal, así como el ángulo recto entre los bordes lateral y dorsal de la porción proximal, también característico de otros titanosaurios como *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977), *Alamosaurus* (Lucas & Hunt, 1989) y *Magyarosaurus* (McIntosh, 1990: Fig. 16.10).

Un fragmento proximal de húmero derecho (MLP-CS 1019) fue referido por Huene (1929) a '*T. robustus*', debido a que no se observa en dicho material el ángulo recto entre los bordes lateral y dorsal. Sin embargo, aquella porción del hueso no está bien preservada y muestra evidencias de abrasión y el periostio dañado, lo que enmascara dicho ángulo. Por lo demás, el hueso mantiene la misma forma y proporciones, así como una gran cresta

deltopectoral, como la observada en *N. australis*. Por ello, no existen razones para considerar este material como diferente de *N. australis*.

Existe, además, un húmero izquierdo (MLP-Ly 25) que Lydekker (1893: pl. IV, Fig. 2) asignó a *Microcoelus patagonicus*. Huene (1929) describió aquel hueso junto a '*T. australis* debido a su gran parecido. Además, Powell (2003: 45) calificó a *M. patagonicus* como *nomen dubium* debido a la ausencia de caracteres diagnósticos. La morfología, tamaño y proporciones similares, la cresta deltopectoral bien desarrollada y distalmente expandida, así como la presencia del ángulo recto entre los bordes lateral y dorsal conducen a la conclusión que el material (MLP-Ly 25) corresponde a *N. australis*.

Tabla 4.2

Húmero	MLP- CS 1049	MLP- CS 1050	MLP- CS 1051	MLP-CS 1099	MLP- CS 1100	MLP- CS 1479	MLP- CS 1019
Longitud	50,5	48	50	55,5	52	53	No preservado
Ancho máximo proximal	22,2	21,7	20,7	23	22,1	21,4	24,8
Ancho máximo distal	17,3	18	16,7	19	19,2	17,5	No preservado
Ancho lateromedial de la diáfisis	9,3	9,2	9,2	9,6	9,4	9,7	10,3
Diámetro craneocaudal de la diáfisis	6,4	6,4	6,9	6,6	6,7	6,8	7,8
RI	0,322	0,339	0,306	0,309	0,325	0,305	-
ECC	1,453	1,437	1,333	1,454	1,402	1,426	1,32

Tabla 4.2. Medidas del húmero de *Neuquensaurus*, en cm. RI, índice de robustez, calculado de la siguiente manera: RI= (promedio entre los anchos máximos proximal, medio y distal del elemento / longitud total del elemento) (tomado de Wilson & Upchurch, 2003). ECC, índice de

excentricidad, calculado de la siguiente manera: $ECC = (\text{longitud lateromedial mínima de la diáfisis femoral} / \text{longitud craneocaudal de la diáfisis femoral})$ (tomado de Carrano, 2001).

Tabla 4.3

Húmero	PVL	PVL	PVL	PVL	PVL
	4017-63	4017-66	4017-67	4017-69	4017-70
Longitud	53	59	58	49,5	35
Ancho máximo proximal	31,6	28,7	28,5	25,6	19,7
Ancho máximo distal	24	22,3	22	18,1	13,5
Ancho lateromedial de la diáfisis	13	11,5	11,8	9,5	10,5
Diámetro craneocaudal de la diáfisis	7,5	8,5	6,5	7	5,5
RI	0,431	0,353	0,358	0,358	0,416
ECC	1,73	1,35	1,81	1,35	1,9

Tabla 4.3. Medidas del húmero de *Saltasaurus loricatus* (PVL), en cm. RI, índice de robustez, calculado de la siguiente manera: $RI = (\text{promedio entre los anchos máximos proximal, medio y distal del elemento} / \text{longitud total del elemento})$ (tomado de Wilson & Upchurch, 2003). ECC, índice de excentricidad, calculado de la siguiente manera: $ECC = (\text{longitud lateromedial mínima de la diáfisis femoral} / \text{longitud craneocaudal de la diáfisis femoral})$ (tomado de Carrano, 2001).

Radio (Figura 4.4)— Es un hueso aproximadamente recto, con los extremos expandidos. El área proximal es cercanamente ovalada en sentido lateromedial, y el borde dorsal es recto. El extremo proximal posee una expansión orientada medialmente. La cara anti-ulnar (craneal) es recta, mientras que la cara ulnar (caudal) es convexa. Como destacan Borsuk-Bialynicka (1977) y Powell (2003), en esta última cara existe un surco flanqueado por dos crestas sinuosas, dispuestas oblicuamente desde la superficie craneomedial hasta la caudolateral de la diáfisis. Esta estructura recibe el nombre de cresta interósea (Curry Rogers, 2009). La superficie distal de la diáfisis es elíptica y el extremo no es recto, sino que termina en ángulo, respecto del de la diáfisis, desde la zona medioventral hasta la laterodorsal.

La presencia de la cresta interósea también es característica de *Aeolosaurus* (Salgado & Coria, 1993: fig. 6), *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977) y *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009).

Huene (1929) refirió a '*T. australis* varios radios (MLP-CS 1176, MLP-CS 1172, MLP-CS 1169, y MLP-CS 1175), los cuales difieren de MLP-CS 1167 y MLP-CS 1174. Los primeros son más robustos (Tabla 4.4), poseen los extremos proximales y distales más expandidos, y la cresta interósea más desarrollada. En este sentido, estos materiales se asemejan al lectotipo de *N. robustus* (MLP-CS 1171). Los materiales MLP-CS 1172, MLP-CS 1175, y MLP-CS 1169 son considerados aquí como pertenecientes a *N. robustus*. Por otro lado, el elemento MLP-CS 1176 es notablemente más largo que el lectotipo de *N. robustus* y posee los extremos proximales y distales menos expandidos; por lo que sus asignación a *N. australis* es correcta.

Tabla 4.4

Radio	MLP-CS 1169	MLP-CS 1175	MLP-CS 1176	MLP-CS 1171	PVL 4017- 76
Longitud	29,6	29	33,7	28	39,1
Ancho máximo proximal	11,4	10,4	10	10,5	12,8
Ancho máximo distal	9,3	9,7	9,7	9,2	11,4
Ancho lateromedial mínimo	4,5	4,8	5,11	4,5	6
RI	0,283	0,286	0,245	0,288	0,257

Tabla 4.4. Medidas del radio de *Neuquensaurus* (MLP-CS) y *Saltasaurus* (PVL), en cm. RI, índice de robustez, calculado de la siguiente manera: RI= (promedio entre los anchos máximos proximal, medio y distal del elemento / longitud total del elemento) (tomado de Wilson & Upchurch, 2003).

Ulna (Figura 4.5)— Es un hueso recto y robusto que, junto al radio, conforman el estilopodio. La porción proximal de la ulna es trirradiada, formada por una barra craneolateral (proceso anterolateral, Bonnan, 2003), una barra craneomedial (proceso anteromedial, Bonnan, 2003), y el olecranon, elemento más conspicuo, orientado caudolateralmente, y muy desarrollado en titanosaurios (Wilson, 2002). Esta estructura está notablemente desarrollada en *S. loricatus* (Figura 4.5 T-Y) y en el lectotipo de *N. robustus* (Figura 4.5 H-R) excediendo el nivel de la articulación. La superficie del olecranon es rugosa, sitio de inserción del M. anconeus. La cara radial (craneal) es cóncava, así como la cara medial. La sección por debajo de la porción proximal es triangular. El extremo distal es menos robusto, aunque se encuentra débilmente expandido, y su sección, si bien sigue siendo triangular, posee los ángulos menos acentuados. La cresta longitudinal sobre la superficie radial correspondería al origen del M. pronator quadratus (Huene, 1929; Meers, 2003).

Existen dos ulnas izquierdas (MLP-CS 1053 y MLP-CS 2004) referidas por Huene (1929: 39) y Powell (2003: 39) a *N. australis*. Sin embargo, estos elementos presentan la apariencia robusta de aquellos correspondientes a *N. robustus* (MLP-CS 1094 y MLP-CS 1095, Figura 4.5 H-S), los cuales forman parte del lectotipo designado por Bonaparte & Gasparini (1978). En este sentido, el olecranon de los ejemplares MLP-CS 1053 (Huene, 1929: pl. XI, Fig. 2), MLP-CS 2004, MLP-CS 1094, y MLP-CS 1095 está muy desarrollado, proyectándose por encima de la articulación proximal (contra Curry Rogers, 2005: 85). Por ello, los elementos MLP-CS 1053 y MLP-CS 2004 son asignados aquí a *N. robustus*.

La presencia del olecranon desarrollado, aunque no proyectado sobre la articulación proximal, es una característica de Titanosauria, como se observa en *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009: Fig. 37) y *Magyarosaurus* (McIntosh, 1990: Fig. 16.11 L). Procesos olecraneos que se proyectan sobre la articulación proximal, como los se encuentran presentes en *N. robustus* y *S. loricatus*, están presentes también en *Janenschia* (Upchurch, 1995: Fig. 14 B), *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977: Fig. 8 A) y *Malawisaurus* (Gomani, 2005: 22).

Tabla 4.5

Ulna	MLP- CS 1058	MLP- CS 1305	MLP- CS 1306	MLP-CS 2004	MLP- CS 1052	MLP- CS 1094	MLP- CS 1095	PVL 4017- 74
Longitud	34	30	35	No preservado	27	32	32	42,3
Ancho máximo proximal	15,2	8,8	11,7	14,3	13,5	14,4	14	20,5
Ancho máximo distal	7,9	7,8	6,7	8,1	7,4	7,6	7,6	10,8
Ancho mínimo lateromedial	6,5	5,3	5,8	No preservado	6,6	5,7	5,7	10,2
RI	0,290	0,243	0,230	-	0,339	0,288	0,284	0,327

Tabla 4.5. Medidas de la ulna de *Neuquensaurus* (MLP-CS) y *Saltasaurus* (PVL), en cm. RI, índice de robustez, calculado de la siguiente manera: $RI = (\text{promedio entre los anchos máximos proximal, medio y distal del elemento} / \text{longitud total del elemento})$ (tomado de Wilson & Upchurch, 2003).

Cintura Pélvica

Ilion (Figura 4.6)— Se cuenta con dos sacros articulados a los iliones (PVL 4017-92 y 4017-93) y con un ilion izquierdo (4017-94) de *Saltasaurus loricatus*. En cuanto a *Neuquensaurus australis*, se dispone de un sacro articulado a los iliones (MCS-5/16), así como de varios fragmentos incompletos depositados en el Museo de La Plata. El material más completo corresponde a *Rocasaurus muniozi*, del cual se dispone de un ilion izquierdo completo. El ilion de los saltasaurinos es un hueso laminar que presenta expansiones en sus porciones pre- y postacetabulares y presenta una lámina cóncava lateralmente, como en otros titanosaurios (Borsuk-Bialynicka, 1977; Salgado et al., 1997; Jain & Bandyopadhyay, 1997; Upchurch, 1998; Salgado et al., 2005). Los lóbulos

preacetabulares de Titanosauridae presentan una orientación lateral (Salgado et al., 1997; Salgado et al., 2005). Esta particularidad puede apreciarse claramente en el holotipo de *S. loricatus* y en el ejemplar MCS-5/16 de *N. australis*, y, en menor medida, en el holotipo de *R. muniozi* (MPCA-Pv 46), en los cuales dichas expansiones tienen una orientación craneolateral, desarrollándose de modo oblicuo o hacia afuera (Salgado et al., 2005). Como observaron Salgado et al. (2005), la lámina ilíaca de *Neuquensaurus* (MCS-5/16) presenta una orientación particular, con la superficie externa del lóbulo preacetabular apuntando dorsalmente, y la superficie interna hacia abajo, de manera que toda la lámina adopta una configuración ‘retorcida’. Esta condición es también observable en los ejemplares de *S. loricatus*. El lóbulo preacetabular de *Rocasaurus* también es globoso, aunque con la lámina más alta menos dirigida lateralmente (Salgado & Azpilicueta, 2000) (Figura 4.6 G-L). Los lóbulos postacetabulares de los especímenes del Museo de la Plata se encuentran pobremente preservados. En *Saltasaurus* y *Rocasaurus* los lóbulos postacetabulares son más alargados y menos globosos que los preacetabulares. El pedicelo púbico se encuentra transversalmente expandido y, en todos los materiales analizados, posee una superficie subtriangular en vista ventral, con uno de los vértices apuntando medialmente. En *Rocasaurus*, sin embargo, esto último no es posible de visualizar bien, puesto que la porción distal del pedicelo púbico se encuentra erosionada. El pedicelo isquiático tiene pobre desarrollo, como en otros saurópodos (Wilson, 2002).

El fragmento de ilion izquierdo (MLP-Av 2069) descrito por Huene (1929) como perteneciente a *T. robustus*, es reasignado aquí a *N. australis* debido a las proporciones generales, el desarrollo lateromedial del pedicelo púbico y el mismo ángulo entre el lóbulo preacetabular y el pedicelo púbico.

La presencia del pedicelo púbico craneoventralmente orientado está presente también en *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977: Fig. 12). La proyección lateral de los lóbulos preacetabulares del ilion es una condición presente, además, en el saurópodo no-titanosaurio *Camarasaurus* (Osborn & Mook, 1921: Figs. 49, 87).

Isquion (Figura 4.7)— Es un hueso laminar y corto. Al igual que los demás titanosaurios, el isquion de los saltosaurinos presenta una lámina relativamente amplia (Salgado et al., 1997, Fig. 5). Esto último puede estar correlacionado con un aumento en la superficie de origen e inserción de la musculatura aductora (Otero & Vizcaíno, 2008). El margen externo es cóncavo, con una mayor concavidad en *Rocasaurus* (Figura 4.7 H-K). El pedicelo ilíaco es robusto, como en otros titanosaurios, posee forma de gota y se encuentra separado de la lámina principal del isquion (Curry Rogers, 2005: carácter 332). El pedicelo púbico es extenso. En *Saltasaurus* y *Rocasaurus*, los contactos con el ilion y el pubis se encuentran notoriamente engrosados, y existe una barra ósea que los conecta. Dicha barra no se observa en *Neuquensaurus*. Sobre la superficie lateral del margen caudal del isquion del espécimen MPCA-CS 001, asignado a *Neuquensaurus* y de los especímenes de *Rocasaurus*, se observa una protuberancia situada a la altura del contacto con el pubis. Dicho relieve es alargado y porta estriaciones en su superficie (Figura 4.7 B, H). En *Saltasaurus* dicha protuberancia es menos notoria (Figura 4.7 L). Una estructura similar es reportada por Huene (Huene 1929: 41) en el material MLP-CS 1261, asignado a *N. australis*; y también se encuentra en el titanosaurio MAU-PV-N-425/31 de la Formación Anacleto. Esta estructura es la tuberosidad isquial, un proceso elongado de superficie rugosa, sitio de inserción del *M. flexor tibialis internus* 3 (Borsuk-Bialynicka, 1977; Hutchinson 2001a, 2002). El margen posterior del isquion de *Neuquensaurus* y *Saltasaurus* es similar, aunque difieren del de *Rocasaurus*, siendo el de este último taxón, más cóncavo.

La asignación de MPCA-CS 001 a *N. australis* se basa principalmente en la presencia de la tuberosidad isquial. Dicha estructura es reportada en otros titanosaurios como *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977) y *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009). La forma semilunar y la lámina distalmente expandida del isquion de los saltosaurinos se observa también en otros titanosaurios (e. g., *Aeolosaurus*, *Isisaurus*, *Alamosaurus*).

Pubis (Figura 4.8)— Al igual que el isquion, el pubis de los saltosaurinos es un hueso laminar, con los extremos correspondientes a las sínfisis engrosados. Lo más llamativo de este hueso es la presencia de una cresta ósea

que corre longitudinalmente sobre la superficie ventral, próximo al extremo externo del hueso (Figura 4. 8 A, B, D, E, H, I) (Powell, 2003, Fig. 43 1b). En *Rocasaurus*, sin embargo, esta cresta presenta un pobre desarrollo. La superficie dorsal es plana. La presencia de la cresta longitudinal determina dos aéreas, sitios de inserción de la musculatura aductora (Borsuk-Bialynicka, 1977; Otero & Vizcaíno, 2008). El foramen obturador está preservado en el material MLP-CS 1102, correspondiente a *N. australis*, y ubicado cerca del contacto puboisquiádico, mientras que se conserva completo es *Rocasaurus* y *Saltasaurus*. El margen caudomedial de la lámina púbica se vuelve más delgado cerca de la zona medial.

La cresta sobre la superficie ventral del pubis está presente en otros titanosaurios como *Isisaurus* (Jain & Bandyopadhyay, 1997: Fig. 24 B), *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977: Fig. 12) y *Aeolosaurus* (Salgado & Coria, 1993: Fig. 8), aunque no tan desarrollada como en saltosaurinos.

Miembro posterior

Fémur (Figura 4. 9)— Es un hueso expandido lateromedialmente, como en otros titanosaurios (ECC > 1,35 Tabla 4.6). La cabeza femoral es prominente, robusta y posicionada dorsomedialmente respecto del trocánter mayor. En los materiales MCS-5/27 y MCS-5/28, referidos a *N. australis* (Salgado et al., 2005) y en MLP-CS 1480 (lectotipo de *N. robustus*) la diáfisis femoral es más recta en su margen medial que en el lateral, lo que se traduce en un comienzo más abrupto de la cabeza femoral. El trocánter mayor se ubica lateralmente a la cabeza femoral, aunque a un nivel más inferior. Distalmente a éste, sobre la superficie caudolateral de la porción proximal del fémur existe una cresta sigmoidal, la cual es interpretada aquí como el remanente de la repisa trocantérica, sitio de inserción del M. ischiotrochantericus (Otero & Vizcaíno, 2008). Esta estructura se mantuvo a lo largo de la evolución de los arcosaurios, estando presente en saurisquios y ornitisquios (Novas, 1996; Hutchinson, 2001b, ver Discusión). La comba lateral, bien desarrollada en todos los ejemplares, se ubica lateralmente sobre la diáfisis, distalmente al trocánter

mayor, como en otros titanosauriformes (Salgado et al. 1997; Wilson & Sereno, 1998). La forma curva de la comba lateral determina el desvío medial de la porción proximal del fémur (Salgado et al., 1997; Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002; Curry Rogers, 2005; ver Discusión). El cuarto trocánter, restringido a la superficie caudomedial de la diáfisis, es rugoso y corresponde al sitio de inserción de la musculatura caudofemoral (Borsuk-Bialynicka, 1977; Otero & Vizcaíno, 2008).

Existe una línea intermuscularis cranialis (Figura 4.9 B, L) sobre la superficie craneal de la diáfisis, como en otros arcosauriformes (Hutchinson, 2001b; Nesbitt et al., 2009). Es una estructura relacionada con la distribución de los músculos extensores del miembro posterior (e. g., *M. femorotibialis*; Otero & Vizcaíno, 2008). La línea intermuscularis cranialis (arista longitudinal sensu Huene, 1929: 42; long rugosity sensu Powell 2003) es una cresta elongada proximodistalmente sobre la línea media de la superficie craneal de la diáfisis. Comienza a nivel de la comba lateral, extendiéndose distalmente hasta la zona intercondilar. Los cóndilos distales son prominentes, siendo el cóndilo fibular el más desarrollado. Como mencionaran Wilson & Carrano (1999), la superficie condilar forma un ángulo dorsomedial respecto del eje mayor del fémur. Ello determina una inclinación dorsomedial de la diáfisis femoral típica de titanosaurios. La robustez de los elementos se expone en la Tabla 4.6.

El elemento MLP-CS 1480, que forma parte del lectotipo de *N. robustus* especificado por Bonaparte & Gasparini (1978), no presenta diferencias taxonómicas significativas respecto de aquellos referidos por Huene (1929) y Salgado et al. (2005), por lo que estos últimos son considerados aquí como pertenecientes *N. robustus*.

Tabla 4.6

Fémur	MLP-CS 1101	MLP-CS 1121	MLP-CS 1118	MCS- 9	MLP-CS 1480
Longitud	71	73	74	81	73
Ancho máximo proximal	22,4	22,4	21,7	25	24
Ancho máximo distal	24	21,2	23,1	27,6	23,3
Ancho mínimo lateromedial	12,2	11	12	16,7	12,7
Diámetro craneocaudal de la diáfisis	7,8	8,1	7,9	8,8	8
RI	0,275	0,249	0,255	0,285	0,273
ECC	1,564	1,358	1,518	1,897	1,587

Tabla 4.6. Medidas del fémur en *Neuquensaurus*, en cm. RI, índice de robustez, calculado de la siguiente manera: $RI = (\text{promedio entre los anchos máximos proximal, medio y distal del elemento} / \text{longitud total del elemento})$ (tomado de Wilson & Upchurch, 2003). ECC, índice de excentricidad, calculado de la siguiente manera: $ECC = (\text{longitud mediolateral mínima de la diáfisis femoral} / \text{longitud craneocaudal de la diáfisis femoral})$ (tomado de Carrano, 2001).

Tabla 4.7

Fémur	PVL 4017-79	PVL 4017-80	PVL 4017-83	MPCA-Pv 46
Longitud	84,3	84	75	82
Ancho máximo proximal	25,8	-	26,1	27,5
Ancho máximo distal	27,6	-	22,7	25,7
Ancho mínimo lateromedial	16	15,5	13,2	12
Diámetro craneocaudal de la diáfisis	9,5	12	8	9
RI	0,274	-	0,289	0,265

ECC	1,684	1,291	1,65	1,333
-----	-------	-------	------	-------

Tabla 4.7. Medidas del fémur de *Saltasaurus loricatus* (PVL) y *Rocasaurus muniozi* (MPCA-Pv), en cm. RI, índice de robustez, calculado de la siguiente manera: RI= (promedio entre los anchos máximos proximal, medio y distal del elemento / longitud total del elemento) (tomado de Wilson & Upchurch, 2003). ECC, índice de excentricidad, calculado de la siguiente manera: ECC= (longitud lateromedial mínima de la diáfisis femoral / longitud craneocaudal de la diáfisis femoral) (tomado de Carrano, 2001).

Tibia (Figura 4.10, 4.11)— Es un hueso relativamente corto y robusto, con las terminaciones notablemente desarrolladas. El largo de la tibia es aproximadamente el 60% de la longitud del fémur. La diáfisis es elongada craneocaudalmente y comprimida lateromedialmente. El extremo proximal es ovalado y la cresta cnemial, robusta, se orienta lateralmente y cranealmente. El extremo distal tiene forma de corazón. La cara interna de la cresta cnemial es cóncava, para articulación con la fibula. En la superficie dorsal de la cresta cnemial, lateralmente a la zona de articulación con el fémur, se presenta un área rugosa, para inserción de tendones correspondientes a musculatura extensora (Otero & Vizcaíno, 2008). La zona por detrás de la cresta cnemial posee una concavidad elongada dorsoventralmente (Salgado et al., 2005). La tibia de *Saltasaurus* presenta una robustez menor que la del taxón de Neuquén (Tabla 4.8).

No hay diferencias significativas entre el material MLP-CS 1264 (referida a *N. robustus*) y la tibia de *N. australis* (MCS-5/25) (Figura 4.10 A-J).

La tibia de *Neuquensaurus* y *Saltasaurus* difiere de otros Titanosauria (*Malawisaurus*, Goman, 2005; *Rapetosaurus*, Curry Rogers, 2009) en la robustez general y el gran desarrollo de la cresta cnemial.

Tabla 4.8

Tibia	MLP- CS 1103	MCS- 5/25	MCS- 6	MLP- CS 1264	PVL 4017- 84	PVL 4017- 87	PVL 4017- 88
Longitud	46	44,5	45	41	48,3	34,6	56,6
Ancho máximo proximal	22,8	17	23	18	22	16	24
Ancho máximo distal	10,2	16,5	17	12,3	14	7,5	12,9
Ancho mínimo lateromedial	8,6	6,666	9,324	8,2	8	5,8	9,2
RI	0,301	0,300	0,365	0,313	0,303	0,282	0,271

Tabla 4.8. Medidas de la tibia de *Neuquensaurus*, en cm. RI, índice de robustez, calculado de la siguiente manera: $RI = (\text{promedio entre los anchos máximos proximal, medio y distal del elemento} / \text{longitud total del elemento})$ (tomado de Wilson & Upchurch, 2003).

Fíbula (Figura 4.11, 4.12)— Comparada con la tibia, la fíbula es un hueso grácil, comprimido transversalmente y con una leve silueta sigmoidal. La porción proximal es elongada craneocaudalmente y su superficie es rugosa. El extremo distal es aproximadamente ovalado. La estructura más notable se encuentra en la cara lateral, en la porción proximal de la diáfisis y corresponde a la tuberosidad lateral, característica de Eusauropoda (Wilson & Sereno, 1998), y notablemente desarrollada en *Neuquensaurus* (Powell, 2003). Esta estructura, aproximadamente ovalada, comienza a esbozarse como una carena que tiene su origen en la porción proximocraneal de la fíbula y se continúa, caudalmente, en la porción distal. El trocánter lateral es el punto de inserción del M. iliofibularis (contra Borsuk-Bialynicka, 1977).

Tabla 4.9

Fíbula	MLP-CS 1098	MLP-Ly 127	MCS-5/26	MLP-CS 1265	PVL 4017-85
Longitud	43	37	44,5	40	46,4
Ancho máximo proximal	10,3	11	12	14,8	15,1
Ancho máximo distal	6,9	8,5	9,5	7,9	11,9
Ancho mínimo lateromedial	5,1	5	6	5,2	6,4
RI	0,172	0,220	0,205	0,232	0,239

Tabla 4.9. Medidas de la fíbula de *Neuquensaurus* (MLP) y *Saltasaurus loricatus* (PVL), en cm. RI, índice de robustez, calculado de la siguiente manera: RI= (promedio entre los anchos máximos proximal, medio y distal del elemento / longitud total del elemento) (tomado de Wilson & Upchurch, 2003).

cf. *Neuquensaurus*

Huene (1929) menciona dos fragmentos adicionales de escápulas (MLP-CS 1296 y MLP-CS 1292) referidos a '*T. australis*'. Sin embargo, estos elementos difieren morfológicamente de MLP-CS 1096 y MLP-CS 1129. Uno de esos materiales (MLP-CS 1292) es una lamina escapular pequeña, más grácil que MLP-CS 1301; el otro elemento (MLP-CS 1296) es una lámina escapular a la cual le falta la porción distal. Debido al gran tamaño y a la condición fragmentaria, es difícil referir el ejemplar MLP-CS 1296 a *N. australis*. Por otro lado, el espécimen MCS-7 fue encontrado asociado a otros restos asignables a *N. australis* (Salgado et al., 2005). Como Salgado et al. (2005: 630) concluyeron, el fragmento de escápula es más pequeño que los huesos asociados y no posee los atributos de la especie (e. g., borde dorsal sigmoidal). Además, el MCS-7 posee una lamina escapular recta, mientras que MLP-CS 1096 presenta la lámina medialmente curvada. Como concluyeran Salgado et al. (2005), no hay evidencia, más allá de la asociación topográfica de huesos, que indique un vínculo morfológico entre MCS-7 y *Neuquensaurus*.

Los fragmentos de radio izquierdo (MLP-CS 1167) y derecho (MLP-CS 1174) asignados por Huene (1929) y Powell (2003) a *N. australis* difieren notablemente de aquellos referidos a *N. australis* o al lectotipo de *N. robustus*. Los primeros son elementos gráciles, no presentan una cresta interósea bien desarrollada, y los extremos distales están pobremente expandidos. Estos elementos han sido erróneamente asignados por aquellos autores y, de hecho, pertenecen a un género distinto de *Neuquensaurus*. Son considerados aquí como Titanosauria indet.

Huene (1929) asignó con dudas porciones distales de metacarpianos II (MLP-CS 1186), III (MLP-CS 2003), y IV (MLP-CS 1187) a '*T. australis*'; sin embargo, estos elementos presentan proporciones mucho mayores que los restantes metacarpianos asignados al género, por lo que su asignación es tentativa (Powell, 2003).

Existen tres fragmentos de iliones (MLP-CS 1056, MLP-CS 1057, y MLP-CS 1258) que Huene (1929) refiere a '*T. australis*'. Estos elementos sólo preservan el pedicelo púbico y parte del lóbulo preacetabular, por lo que su asignación es imprecisa. En este sentido, no presentan similitudes con el material original descrito por Lydekker (1893), como así tampoco aquellos descritos por Salgado et al. (2005). Las diferencias más significativas son el desarrollo lateromedial del pedicelo púbico, el cual está más expandido en MLP-Ly 17 y en MCS-5/16. Además, el ángulo entre el pedicelo púbico y el lóbulo preacetabular es de 80° en MLP-Ly 17 y MCS-5/16 y cercano a 60° en MLP-CS 1056, MLP-CS 1057, y MLP-CS 1258. Consecuentemente, estos últimos elementos son considerados aquí como cf. *Neuquensaurus*.

Huene (1929) y Powell (2003) reportan la existencia de un fragmento de pubis izquierdo (MLP-CS 1263) perteneciente a *N. australis*; sin embargo, este elemento está muy dañado y no presenta rasgos en común con *N. australis*.

Discusión

Caracteres relevantes

Los atributos más significativos de la anatomía de los saltosaurinos se encuentran en el esqueleto apendicular (Huene, 1929; Powell, 2003; Wilson & Carrano, 1999; Wilson, 2002; Otero, 2009, 2010a). En este sentido, la morfología del esqueleto apendicular de este grupo de titanosaurios difiere del típico patrón para saurópodos. Los cambios anatómicos más notables del esqueleto apendicular de los saurópodos Saltosaurinae, así como los caracteres apendiculares filogenéticamente más relevantes e informativos se discuten a continuación. Se tomaron como referencia la hipótesis filogenética de Hutchinson (2001a, b) para Archosauromorpha. Las relaciones filogenéticas de Sauropoda en general se basaron en los trabajos de Wilson & Sereno (1998) y Wilson (2002), mientras que las de Titanosauriformes se basaron en los trabajos de Salgado et al. (1997) y González Riga et al. (2009).

Olecranon.— La ulna de los grupos hermanos de los saurópodos posee, primitivamente, un olecranon bien desarrollado (Young, 1941; Cooper, 1981), correspondiendo al estado primitivo del carácter (Wilson & Sereno, 1998: carácter 4). Esta estructura se encuentra presente, aunque reducida, en saurópodos basales como *Vulcanodon* (Cooper, 1984; Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002). La reducción de este proceso en los Eusauropoda permitió el alineamiento del miembro anterior a nivel de la articulación húmero-ulnar, dando como resultado un patrón columnar, reduciendo las cargas implícitas que experimentan los animales graviportales (Wilson & Sereno, 1998; Wilson & Carrano, 1999; Wilson 2005). Existen estados intermedios en cuanto al desarrollo del olecranon en algunos saurópodos, como *Apatosaurus* (posterior process sensu Wilhite, 2003), estando particularmente desarrollado en Titanosauria (Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002; Powell, 2003; Otero, 2010a). La presencia de un olecranon muy desarrollado, proyectándose por encima de la articulación proximal, es un carácter reverso para saltosaurinos y

otros titanosaurios, tomando a terópodos y sauropodomorfos basales como grupo externo (Wilson & Sereno, 1998). Otros análisis (González Riga et al., 2009: carácter 79) consideran a este carácter como derivado para titanosaurios, tomando como grupo externo a *Camarasaurus*. *Janenschia*, un saurópodo camarasaurio (sensu Bonaparte et al., 2000) también posee un olecranon que se proyecta por encima de la superficie articular de la ulna (Upchurch, 1995: Fig. 14 B), indicando que este carácter no es exclusivo de titanosaurios, sino que lo sería del clado Macronaria (Figura 4.13).

Lámina iliaca.— La expansión hacia los laterales de los lóbulos preacetabulares de la lámina iliaca es el atributo más significativo de la pelvis de los saltosaurinos (Salgado et al., 1997; Salgado et al., 2005; Otero, 2010a). Al igual que en los grupos hermanos de saurópodos (i. e., prosaurópodos, terópodos) y en los ornitisquios, los saltosaurinos presentan un ancho entre lóbulos preacetabulares que es aproximadamente igual a la longitud total de la lámina iliaca (Wilson & Sereno, 1998: carácter 82). Sin embargo, en este grupo de titanosaurios, dicha configuración se logra no por una separación entre láminas ilíacas, sino por la divergencia lateral de los lóbulos preacetabulares. Este carácter derivado (Wilson, 2002: carácter 187) fue relacionado al anclaje del complejo muscular iliopsoas, al igual que en los terópodos therizinosáuridos y los xenartros actuales (Apesteguía, 2004). En consecuencia, la divergencia lateral de los lóbulos produce un alineamiento entre las líneas de acción de los músculos protractores y la línea de dirección de la marcha (Wilson, 2005), incrementando la componente anteroposterior de la línea de acción de los músculos protractores (Esta contribución).

Tuberosidad isquial. (Figura 4.14)— La tuberosidad isquial es un carácter ancestral presente en reptiles basales (Hutchinson, 2001a: carácter 19). En sauropodomorfos se presenta como una cicatriz redondeada sobre la superficie proximolateral del isquion y, en cocodrilos, corresponde al sitio de inserción del M. flexor tibialis internus 3 (Hutchinson, 2001a, 2002; Otero et al., 2010; esta contribución). En Neornithes, la tuberosidad isquial cambia su origen al proceso proximodorsal del isquion, representando otro estado de

carácter, manteniendo el correlato muscular (Hutchinson, 2001a, 2002). La presencia de la tuberosidad isquial en saurópodos basales como *Patagosaurus* (Hutchinson, 2001a), así como en taxones derivados como los saltosaurinos y otros titanosaurios (e. g., *Opisthocoelicaudia*, Borsuk-Bialynicka, 1977: Fig. 12; *Rapetosaurus*, Curry Rogers, 2009: Fig. 41 A; *Bonitasaura*, P. Gallina, com. pers.), representa un carácter primitivo que se mantuvo a través de la evolución de los arcosaurios con reapariciones ocasionales dentro de Sauropoda.

Repisa trocantérica. (Figura 4.15)— Es una cresta sigmoidea ubicada sobre la superficie lateral de la porción proximal del fémur. La repisa trocantérica se encuentra presente en Dinosauromorpha basales (e. g., *Lagerpeton*, Hutchinson, 2001b: carácter 6; *Dromomeron*, Nesbitt et al., 2009) y se mantuvo a través de la evolución de los dinosaurios con diferentes estados de carácter (Novas, 1992, 1996; Hutchinson, 2001b). Al igual que en *Dromomeron* (Nesbitt et al., 2009: Fig. 2 B), la repisa trocantérica en saltosaurinos se sitúa sobre la superficie caudolateral de la porción proximal del fémur. En Dinosauria no está claro cuál correlato muscular corresponde a la repisa trocantérica (Hutchinson, 2001b). En Neornithes (Hutchinson & Gatesy, 2000; Hutchinson, 2001b, 2002) la porción proximal de la repisa corresponde a la inserción del M. iliofemoralis externus (IFE, porción craneal del primitivo M. iliofemoralis de reptiles basales). Otras interpretaciones (Novas, 1996) enfatizan su relación con el Mm. iliotrochanterici y M. ischiotrochantericus (=M. ischiofemoralis de aves) en Dinosauria. En sauropodomorfos basales, la repisa trocantérica se presenta como una pequeña cicatriz (Hutchinson, 2001b); sin embargo, algunos taxones (e. g., *Coloradisaurus brevis* Bonaparte, 1978, PVL 5904, y especímenes de 'El Tranquilo', probablemente *Mussaurus patagonicus* Bonaparte & Vince, 1979) presentan este rasgo como una estructura sigmoidal. No existe mención de alguna estructura similar a la repisa trocantérica dentro de Sauropoda, excepto en *Saltasaurus* (elongated rugosity, Powell, 2003) y en el espécimen MCS-9 de *Neuquensaurus australis* (Otero & Vizcaíno, 2008; Otero, 2009, 2010a). Adicionalmente a este material, el remanente de la repisa trocantérica está presente en MLP-CS 1118 y MLP-CS 1480, este último referido a '*T. robustus* Huene (1929). Siguiendo a Novas (1996), el remanente de la

repisa trocantérica en saurópodos corresponde al sitio de inserción del *M. ischiotrochantericus* (Otero & Vizcaíno, 2008).

Fémur desviado medialmente y la identidad de la comba lateral.— Huene (1929: 42) fue el primero en notar la desviación medial de la diáfisis femoral en titanosaurios, en su descripción de *T. australis*. Esta condición, junto a la presencia de la comba lateral, es una sinapomorfía de Titanosauriformes (Salgado et al., 1997: carácter 19; Upchurch, 1998; Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002; González Riga et al., 2009: carácter 94). Los saltosaurinos exhiben una condición extrema de dicho desvío debido a la asimetría de los cóndilos distales, lo que produce una inclinación medial de la diáfisis femoral (Wilson & Carrano, 1999; Otero, 2009, 2010a). El gran desarrollo de la comba lateral incrementa el desvío del margen proximolateral del fémur. Sin embargo, la homología de la comba lateral permanece oscura. Si bien la comba lateral fue citada por primera vez por Huene (1929: 41), fue McIntosh (1990: 370) quien le dio nombre (*sharp deflection*). McIntosh (1990) interpretó esta estructura como un vestigio del trocánter menor (ver al respecto, Bonnan, 2004; Carrano, 2005). El trocánter menor en sauropodomorfos ha sido caracterizado como una espina pequeña (Hutchinson, 2001b: carácter 7). Por el contrario, de acuerdo a Wilson (2002: carácter 197), el trocánter menor es un carácter primitivo para Sauropoda, sólo presente en *Vulcanodon*, mientras que en Titanosauriformes se presenta bien desarrollada y contacta al trocánter mayor. La fusión del trocánter mayor y menor es una condición presente en neornitinos juveniles (Hutchinson, 2001b); por lo tanto, la condición presente en Titanosauriformes, en la cual ambos trocánteres contactan uno al otro representa una convergencia con la condición presente en aves modernas.

Línea intermuscularis cranialis. (Figura 4.16)— Esta estructura representa una condición ancestral para arcosaurios (Hutchinson, 2001b: carácter 13). Se encuentra ausente en saurópodos no saltosaurinos y, aunque bien desarrollada en Saltosaurinae, la línea intermuscularis cranialis, de hecho, no es una línea en sí, sino una cresta. Dicha estructura se encuentra ubicada topográficamente en la misma región que en el resto de los arcosaurios

(Hutchinson, 2001b), y correspondería al límite entre ambas cabezas del Mm. femorotibiales (Otero & Vizcaíno, 2008). Se propone aquí denominar a esta estructura ‘cresta femorotibial’, considerándola como un estado de carácter distinto al de la línea intermuscularis cranialis. Este rasgo, por lo tanto, se considera aquí como un carácter derivado para Archosauria y probablemente corresponda a una sinapomorfía de Saltosaurinae.

Cóndilos distales del fémur.— Primitivamente, los saurópodos basales poseen un fémur con la diáfisis recta. La condición inclinada del fémur de los titanosaurios fue notada por Wilson & Carrano (1999). Wilson (2002: carácter 201) propuso este rasgo como una sinapomorfía de Saltosauridae, en la cual el plano que contiene a los cóndilos distales no es perpendicular al eje mayor del fémur, sino que se encuentra inclinado dorsomedialmente respecto a la diáfisis. Los saurópodos saltosaurinos, además, presentan una asimetría en los cóndilos distales, debido al incremento en el tamaño del cóndilo fibular. Esto da como resultado la condición marcadamente inclinada de la diáfisis femoral (Salgado et al., 2005; Otero & Vizcaíno, 2008: Fig. 5.6; Otero, 2009). Esto se traduce en que cuando los cóndilos articulan en posición de vida, es decir, con el plano que los contiene, horizontalmente, el eje mayor del fémur se inclina dorsomedialmente en lugar de permanecer vertical (Figura 4.17).

Excentricidad femoral. (Figura 4.18)— Sauropodomorfos basales y terópodos presentan una sección transversal oval del fémur con una proporción entre las longitudes lateromedial y craneocaudal cercana a 1 (0,93 en el prosaurópodo *Coloradisaurus brevis*, PVL 5904 y 1,09 en el terópodo *Condorraptor currumili*, MPEF-PV 1690). Casi todos los saurópodos conocidos presentan cierto grado de excentricidad en la diáfisis del fémur, excepto el diplodocoideo *Amphicoelias*, que posee una sección transversal aproximadamente circular (Osborn & Mook, 1921: Fig. 125). Los valores más altos de excentricidad se presentan en Saltosaurinae (*N. robustus*= 1,58; *Saltasaurus*= 1,65, Tabla 4.10), aunque *Brachiosaurus altithorax* Riggs, 1903 y *Giraffatitan brancai* (Janensch, 1914) reportan también valores altos (ECC ~ 2.0, Taylor, 2009). Aunque Titanosauria se caracteriza por una excentricidad

extrema (Wilson & Carrano, 1999), varios saurópodos no titanosaurios también exhiben esta marcada disparidad entre los diámetros craneocaudal y lateromedial (e. g., *Amargasaurus*, Tabla 4.10). De esta manera, el cambio de una sección subcircular, presente en sauropodomorfos basales, a una sección elíptica, típica de la mayoría de los saurópodos, parece haber ocurrido gradualmente a través de un continuo.

La excentricidad en el fémur de los saurópodos es un carácter usualmente relacionado al gran tamaño corporal (Wilson & Sereno, 1998; Wilson & Carrano, 1999; Otero & Vizcaíno 2008). Los huesos de los miembros de animales graviportales como los saurópodos tienen que soportar fuerzas de cupla o lateromediales generadas por su propio peso corporal (Wilson & Carrano, 1999; Carrano, 2001). En el caso particular de los saltosaurinos y otros titanosaurios derivados existe un factor extra de estrés en los huesos, debido a la postura ancha de los miembros durante la locomoción (Wilson & Carrano, 1999; Otero & Vizcaíno, 2008). Esto explica la relación entre la geometría femoral de estos dinosaurios y las fuerzas lateromediales a las cuales estuvieron sujetos.

Tabla 4.10

Taxon	Nº colección	ECC
<i>Neuquensaurus australis</i>	MLP-CS 1118	1,518
<i>Neuquensaurus robustus</i>	MLP-CS 1480	1,587
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL 4017-83	1,65
<i>Rocasaurus muniozi</i>	MPCA-Pv 46	1,333
<i>Bonatitan reigi</i>	MACN-RN 82	1,4
<i>Amargasaurus cazau</i>	MACN-N 15	1,5
<i>Coloradisaurus brevis</i>	PVL-5904	0,93
<i>Riojasaurus incertus</i>	MPEF-PV 1690	1,09

Tabla 4.10. Valores de excentricidad (ECC) para algunos Sauropodomorpha.

Tuberosidad lateral fibular.— la tuberosidad fibular ha sido foco de discusión, en tanto su homología no ha sido resuelta. Esta estructura se encuentra presente en Eusauropoda (Wilson & Sereno, 1998: carácter 49; Wilson, 2002: carácter 208) como una protuberancia elíptica sobre la superficie lateral de la porción proximal de la fíbula, siendo extremadamente desarrollada en *Neuquensaurus* (Wilson, 2002; Salgado et al., 2005; Otero, 2010a) (Figura 4.19). Huene (1929) interpreta esta estructura como el sitio de inserción del M. peroneus, mientras que Borsuk-Bialynicka (1977) y Wilson & Sereno (1998) la proponen como el sitio de inserción del M. flexor digitorum longus. Sin embargo, la tuberosidad lateral de la fíbula parecería corresponder al correlato osteológico del M. iliofibularis, un músculo flexor que se encuentra presente en una región topográficamente similar sobre la fíbula de cocodrilos y aves actuales (Otero et al., 2010).

Cresta cnemial.—La cresta cnemial se encuentra presente y está bien desarrollada en saurópodos. En eusaurópodos se proyecta lateralmente como una fina lámina (Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002). En saltosaurinos se presenta como una estructura robusta, craneolateralmente orientada. *Vulcanodon* (Cooper, 1984; Wilson, 2002) y los grupos hermanos de saurópodos (Cooper, 1981; Galton, 1990; Wilson, 2002) exhiben una cresta cnemial que se proyecta cranealmente. Por lo tanto, el estado presente en saltosaurinos representa un estado de carácter intermedio para la cresta cnemial. Aunque el correlato funcional de esta estructura no está del todo claro (Wilson & Sereno, 1998), la proyección craneolateral y la robustez de la cresta cnemial de los saltosaurinos podría haber estado relacionada con el desplazamiento anterior de la inserción de los músculos extensores femorotibiales, ambiens e iliotibiales (Otero & Vizcaíno, 2008).

N. australis vs. *N. robustus*: comparaciones

Varios de los múltiples especímenes descritos por Lydekker (1893) y Huene (1929) parecerían corresponder a un mismo individuo, mientras que otros corresponderían al mismo género o, incluso, especie. Además, varios elementos descritos por aquellos autores bajo el nombre de '*T. robustus*' probablemente pertenezcan a la especie tipo, '*T. australis*', y viceversa. Por otro lado, la situación de otros elementos no puede ser determinada con facilidad: algunos pertenecen claramente a la especie tipo, otros a especies diferentes o, incluso, géneros.

Existen elementos originalmente descritos y referidos a '*T. robustus*', los cuales considero como pertenecientes a *N. australis*. En este sentido, la placa esternal derecha MLP-CS 1295 fue erróneamente descrita por Huene (1929) como izquierda y perteneciente a '*T. robustus*' debido a que la cresta craneoventral es levemente más corta que en *N. australis* y su borde lateral, más cóncavo (Huene 1929: 36). Sin embargo, aquel elemento presenta el periosteo dañado y la lámina no está completa. Por otro lado, su forma general y proporciones relativas son similares a las placas esternales referidas a *N. australis* (MLP-CS 1260 y MLP-CS 1104). Por lo tanto, las diferencias entre MLP-CS 1295, MLP-CS 1260 y MLP-CS 1104 no son consideradas aquí como de importancia taxonómica. Una situación similar ocurre con el húmero derecho MLP-CS 1019. Así:

su terminación proximal...presenta una orientación oblicua respecto el eje proximal y lateral (Huene 1929: 49)

Sin embargo, la morfología de MLP-CS 1019 se encuentra alterada en su porción proximolateral. Fuera de ello, las proporciones y la morfología de la cresta deltopectoral son idénticas a las de *N. australis*. El fragmento del ilion izquierdo (MLP-Av 2069) se asemeja al fragmento original del ilion derecho (MLP-Ly 17) de '*T. australis*' descrito por Lydekker (1893), más allá que el primero fue referido por Huene (1929) como perteneciente a '*T. robustus*'.

Algunos materiales originalmente referidos a '*T. australis*' por Huene (1929) guardan semejanza al lectotipo de '*T. robustus*' especificado por

Bonaparte & Gasparini (1978). El fragmento de ulna derecha MLP-CS 2004 fue originalmente referido por Huene (1929) a '*T. australis*, aunque difiere considerablemente de otras ulnas asignadas a la misma especie. De hecho, MLP-CS 2004 presenta el olécranon proyectado por encima de la articulación proximal y el elemento es robusto como el correspondiente al lectotipo de *N. robustus*. Una situación similar se presenta con el radio. Los elementos MLP-CS 1169, MLP-CS 1172, y MLP-CS 1175 referidos por Huene (1929) a '*T. australis* no muestran diferencias taxonómicas con el lectotipo de '*T. robustus* MLP-CS 1171 y poseen, además, las mismas proporciones. El fémur asignado por Salgado et al. (2005) a *N. australis* (MCS-9) difiere en proporciones con los materiales MCS-5/27 y MCS-5/28 descritos por el mismo autor. En este sentido, el elemento MCS-9 se asemeja en tamaño y proporciones al lectotipo de *N. robustus* (MLP-CS 1480) y ambos poseen similar índice de robustez (Tabla 4.6), por lo que se considera aquí como asignable a *N. robustus*.

La condición de la tibia y fibula merecen una consideración especial debido a que existen dos morfotipos, aunque no así material tipo para compararlos. Entre los elementos correspondientes al espécimen descrito por Salgado et al. (2005) y sus elementos asociados, existen dos morfotipos reales: uno grácil y uno robusto. Los elementos gráciles fueron encontrados asociados de manera tal que pueden ser considerados como pertenecientes a un mismo individuo (Salgado et al. 2005). Estos elementos incluyen la tibia (MCS-5/25) y fibula (MCS-5/26) derechas. La mencionada tibia difiere de MCS-6 (tibia derecha) más allá que todos estos elementos fueron colectados en la misma área. La tibia MCS-6 es más robusta que MCS-5/25, aunque mantiene la misma longitud. De hecho, MCS-6 es similar a MLP-CS 1264, el cual es referido también a *N. robustus*. Por lo tanto, propongo aquí asignar a el ejemplar MCS-6 a *N. robustus*. La fibula derecha descrita por Salgado et al. 2005 (MCS-5/26) es más grácil que MLP-CS 1264, referida por Huene (1929) a '*T. robustus* y posee la tuberosidad lateral menos desarrollada. Su asignación a *N. australis* parece ser correcta.

Finalmente, varios materiales referidos por Huene (1929) a '*T. australis* y '*T. robustus* parecen corresponder a especies o, incluso, géneros diferentes debido a sus diferencias o su condición fragmentaria. Éste es el caso de las

escápulas MLP-CS 1296, MLP-CS 1292, y MCS-7; los fragmentos de radios izquierdo (MLP-CS 1167) y derecho (MLP-CS 1174); tres fragmentos de ilion (MLP-CS 1056, MLP-CS 1057, y MLP-CS 1258); y un fragmento de pubis izquierdo (MLP-CS 1263). Estos elementos son tentativamente considerados como Titanosauria indet.

Conclusiones

Se presentó la anatomía detallada del esqueleto apendicular de los saurópodos Saltosaurinae. Del estudio se concluye que estos saurópodos exhiben estados derivados de caracteres dentro de Sauropoda, como los lóbulos preacetabulares del ilion orientados lateralmente, la diáfisis femoral inclinada medialmente, una excentricidad extrema de la diáfisis femoral, y la presencia de la tuberosidad lateral de la fíbula muy desarrollada. La presencia del prominente olecranon, la repisa trocantérica, el trocánter menor, y la tuberosidad isquial representan reversiones de estados de caracteres primitivos; mientras que la línea intermuscularis cranialis presente en el fémur es un carácter novedoso dentro de Sauropoda y es propuesto aquí como una sinapomorfía de Saltosaurinae (Figura 4.20).

Varios de los múltiples elementos apendiculares correspondientes a *Neuquensaurus australis*, entre ellos, una placa esternal, un húmero, ulna, radio, fémur y tibia, fueron reasignados, teniendo en cuenta su similitud con el lectotipo de *N. robustus*.

- Capítulo 5 -

MIOLOGÍA DEL ESQUELETO APENDICULAR

Capítulo 5

MIOLOGÍA DEL ESQUELETO APENDICULAR

Introducción

El clado Saltosaurinae (sensu Powell, 1992) incluye a los titanosaurios más derivados. Este grupo de pequeños saurópodos se caracteriza por ciertas innovaciones evolutivas que se concentran en el esqueleto apendicular. Entre los caracteres más llamativos se destacan la comba lateral del fémur extremadamente desarrollada, el lóbulo preacetabular del ilion aproximadamente horizontal y proyectado lateralmente, la tuberosidad lateral de la fíbula muy desarrollada y el extremo desarrollo del olecranon en la ulna, entre otros (Upchurch, 1995; Salgado et al., 1997; Wilson & Sereno, 1998; Salgado, 2000; Salgado & Azpilicueta, 2000; Apesteguía, 2002; Wilson, 2002; Powell, 2003; Otero, 2010a). Estos atributos sugieren arreglos musculares y hábitos locomotores diferentes a los inferidos en otros titanosaurios (Wilson & Carrano, 1999; Otero & Vizcaíno, 2008).

La inferencia de tejidos blandos en fósiles no es tarea sencilla, especialmente en dinosaurios no avianos, los cuales han modificado en gran medida su aparato locomotor (Salgado et al., 1997; Wilson & Sereno, 1998; Upchurch, 2004) con relación a los dinosaurios avianos (Gatesy, 1990; Hutchinson, 2001a, b; Carrano & Hutchinson, 2002; Hutchinson et al., 2005). Por ello, reconstruir tejidos blandos, como la musculatura, en formas extintas, requiere de la integración de datos paleontológicos y neontológicos, así como una metodología explícita (Bryant & Seymour, 1990; Bryant & Russell, 1992; Witmer, 1995).

El clado Archosauria abarca grupos con representantes vivientes, como los cocodrilos y las aves, y extintos, como los pterosaurios y los dinosaurios no

avianos (Benton, 2004). Estos últimos y las aves comparten ciertos atributos en el esqueleto apendicular, como la postura parasagital y la cabeza femoral orientada medialmente (Chiappe, 1995; Benton, 2004), aunque presentan claras diferencias en el sistema musculoesquelético en relación a sus diferentes repertorios locomotores (Carrano, 1998, 2000). Estas diferencias sugieren cambios en la orientación, postura, y función de los miembros, en relación a los hábitos locomotores y el uso del sustrato (Carrano, 1998, 2000; Gatesy, 2002).

La evaluación de las capacidades locomotoras a partir de caracteres apendiculares requiere de datos sobre la forma del hueso e inferencias acerca de su relación con los tejidos blandos asociados. En el caso de animales extintos, este último punto debe lograrse por comparación con formas actuales (Lauder, 1995; Hutchinson & Gatesy, 2000; Carrano, 2001; Hutchinson, 2004).

Estudios previos sobre musculatura apendicular en dinosaurios incluyen las descripciones clásicas de Romer (1923a, b) sobre dinosaurios y aves. Galton (1969) y Coombs (1979) han reconstruido la musculatura del miembro posterior de algunos dinosaurios ornitisquios (i. e., *Hypsilophodon* y ankylosaurios, respectivamente). Otros autores se focalizaron en dinosaurios avianos (Gatesy, 1990, 1995; Hutchinson, 2001a, b; Carrano & Hutchinson, 2002; Hutchinson et al., 2005; Jasinowski et al., 2006). Escasas contribuciones describen la musculatura apendicular en sauropodomorfos (Borsuk-Bialynicka, 1977; Wilhite, 2003; Langer, 2003; Remes, 2008; Fechner, 2009; Otero & Vizcaíno, 2008) y es limitada la información sobre este tema en saurópodos sudamericanos (Otero & Vizcaíno, op. cit.).

Conociendo la relación entre las partes duras y los tejidos blandos asociados, es posible realizar predicciones acerca de la función y del rol biológico de los caracteres implicados en la locomoción (Hutchinson & Gatesy, 2000; Hutchinson, 2004). La relación entre la morfología del esqueleto apendicular, la musculatura asociada, y los hábitos locomotores, está bien documentada en cocodrilos y lagartos actuales (Blob, 2000; Blob & Biewener, 2001), aves (Gatesy, 1995; Hutchinson & Gatesy, 2000), y mamíferos actuales (Biewener, 1983; Alexander & Pond, 1992).

En este capítulo se reconstruye la musculatura apendicular de los taxones englobados en el clado Saltosaurinae. Para ello, se asume que los músculos que

poseen los mismos correlatos osteológicos en arcosaurios actuales (cocodrilos y aves) pueden ser inferidos en los taxones fósiles de interés, y así, ser ubicados con confianza en un modelo musculoesquelético (ver Materiales y Métodos). Los músculos correspondientes a los complejos del antebrazo y los correspondientes a la parte baja de la pierna no serán reconstruidos, ya que involucran a huesos de los autopodios, los cuales no forman parte del presente estudio. La función de cada músculo fue inferida utilizando el principio de correlación *forma-función* (Radinsky, 1987; ver “Materiales y Métodos”), a través de comparaciones con relativos actuales (cocodrilos y aves), así como con análogos vivientes (mamíferos).

Materiales y Metodología

Materiales

Neuquensaurus australis (Lydekker, 1893)

Holotipo: MLP-Ly 1-7, sacro incompleto compuesto de seis centros vertebrales coosificados y un centro biconvexo no fusionado, y seis vértebras caudales (D’Emic & Wilson, en prensa)

Neuquensaurus robustus (Huene, 1929)

Lectotipo: ulna izquierda (MLP-CS 1094), ulna derecha (MLP-CS 1095), radio izquierdo (MLP-CS 1171), fémur izquierdo (MLP-CS 1480) (Bonaparte & Gasparini, 1978).

Saltasaurus loricatus Bonaparte & Powell, 1980

Especie tipo : *Saltasaurus loricatus* Bonaparte & Powell, 1980

Holotipo: PVL 4017-92. Sacro completo fusionado a ambos iliones.

Rocasaurus muniozi Salgado & Azpilicueta, 2000

Especie tipo : *Rocasaurus muniozi* Salgado & Azpilicueta, 2000

Holotipo: MPCA-Pv 46. Individuo juvenil. Los huesos apendiculares corresponden a un ilion izquierdo, fragmento de ilion derecho, dos isquiotes, pubis izquierdo, fémur izquierdo.

Metodología

Algunos comentarios sobre el sistema musculoesquelético en tetrápodos

El sistema musculoesquelético de los vertebrados es una compleja asociación de huesos, tejido conectivo y músculos. El hueso actúa como marco estructural para tendones, ligamentos y músculos; mientras que estos últimos hacen posible que los primeros se muevan, de manera que ambos sistemas necesitan de la presencia del otro para cumplir su función.

Los tejidos musculares se clasifican en lisos, cardíacos y esqueléticos. Este último tipo es voluntario y estriado, y es el que se tratará en esta contribución. Cada paquete muscular está compuesto por fibras, a su vez organizadas en haces, que se reúnen y conforman un paquete. Tanto las fibras, los haces y el paquete en su conjunto están asociados a tejido conectivo, el cual, al consolidarse en los extremos de los músculos, forman los tendones. Estos últimos se unen al periostio a través de accidentes localizados en él, como apófisis o rugosidades (Benjamin et al., 2006). Las uniones del músculo al hueso en las que no intervienen tendones se denominan carnosas o directas y, en general, no dejan marcas importantes en el hueso (Hildebrand, 1988).

Todo músculo tiene un origen y una inserción. En términos generales, el origen es una superficie llana o deprimida, y corresponde a la unión que permanece más fija durante el accionar; por ejemplo, el músculo iliofemoralis de cocodrilos se origina en una superficie levemente cóncava de la lámina ilíaca (Romer, 1923a; Rowe, 1986; Wilhite, 2003). Los sitios de inserción, por el contrario, suelen ser áreas positivas (apófisis, tubérculos); así, el músculo caudofemoralis longus, principal retractor del fémur en reptiles, se inserta sobre un área positiva del fémur denominada cuarto trocánter (Romer 1923a;

Otero et al., 2010). En el caso particular de las extremidades, los orígenes corresponden a la unión proximal y la inserción a la distal. Los patrones bajo los cuales los músculos se originan e insertan varían notablemente. Un músculo puede originarse a partir de una amplia fascia e insertarse por un tendón simple, como lo hace el M. iliotibialis en cocodrilos; o casi toda la superficie del hueso puede servir como zona de unión muscular, como es el caso del M. femorotibialis en el mismo taxón (Romer, 1923a). Las vainas gruesas de tejido conectivo que dan origen o inserción a músculos se denominan aponeurosis (Hildebrand, 1988).

En las extremidades, los músculos pueden insertarse en diferentes ubicaciones, dependiendo de la función que cumpla. Si la inserción se ubica en la zona cercana a la articulación proximal del hueso, al contraerse producirá un movimiento rápido. Por el contrario, si la inserción se ubica en la zona cercana a la articulación distal del hueso, el brazo de palanca será mayor, y la contracción producirá un movimiento que prioriza la fuerza a expensas de la velocidad. Los movimientos son producidos por músculos aislados o, más comúnmente, combinan sus esfuerzos con otros, generando movimientos de extensión, flexión, abducción, aducción, rotación y circunducción. Un mismo músculo no puede producir movimientos antagónicos por sí sólo, por ello existen músculos agonistas y antagonistas, que se oponen al movimiento de los primeros. Por ejemplo, en mamíferos, el M. biceps brachii es un músculo flexor de la articulación del codo, mientras que el M. anconeus o triceps brachii es el antagonista, generando la extensión de la misma articulación (Sisson, 1982). Merecen atención también los huesos sesamoideos, estructuras que derivan de los tendones y que, eventualmente, osifican (Haines, 1969). Se encuentran estrechamente ligados a determinados tendones, y actúan sobre surcos situados en prominencias de los huesos y su acción es la de cambiar la dirección de tiro de los tendones.

La existencia, posición, desarrollo y función de los músculos varía en los diferentes taxones, dependiendo del tipo de actividad a la cual grupo en cuestión se encuentre adaptado. Una adaptación muscular tiene su correlato óseo y en la musculatura.

El estudio de partes blandas en fósiles

El paleontólogo se caracteriza por trabajar con las partes duras del animal. Sin embargo, aquellos interesados en la paleobiología, pretenden realizar una paleontología más ‘neontológica’, por contradictorio que esto parezca. Es decir, el desafío de los paleobiólogos, especialmente aquellos que hacen morfología funcional, es llevar a la vida a los animales extintos, preguntándose cómo funcionaba una determinada estructura, o cómo era el comportamiento y el modo de vida de los organismos extintos. Para ello se debe poseer conocimiento sobre partes usualmente no preservadas, como los tejidos blandos. Si bien resulta imposible contar con la misma cantidad de información que la que nos proveen los organismos actuales, ¿por qué conformarse sólo con aquella que nos proveen las partes duras? Más aún si consideramos que para arribar a correctas interpretaciones evolutivas y/o funcionales no basta sólo con la información que nos proveen los huesos por sí solos. Tres son las razones que establece Witmer (1995; 1997) para ahondar en el conocimiento de la anatomía blanda: (1) los tejidos blandos son, en buena parte, los responsables de la existencia, posición, mantenimiento y forma de los huesos. De manera que los huesos, en buena medida, responden a controles gobernados por los tejidos blandos; (2) los juicios acerca de la forma y acciones de los tejidos blandos son la base de las inferencias paleobiológicas; (3), en relación a la sistemática, los tejidos blandos pueden proveer hipótesis contrastables sobre independencia o no independencia de caracteres filogenéticos.

Cabe preguntarse de qué manera se relacionan los distintos tipos de información que se pueden obtener a partir de los datos osteológicos. Para ello, Witmer (op. cit.) establece una pirámide invertida de inferencia, compuesta por niveles que representan, en mayor o menor grado, una jerarquía ecológica. Las inferencias hechas a partir de los niveles inferiores de la pirámide forman parte de la justificación para las inferencias a mayor escala. El hecho que la pirámide se encuentre invertida señala el mayor grado de especulación en las interpretaciones a medida que ascendemos de jerarquía (Figura 5.1).

Para la reconstrucción de la musculatura se utilizó el método del Soporte Filogenético Viviente (EPB, Extant Phylogenetic Bracket; Witmer, 1995), el cual

se basa en los principios básicos de la Cladística y en comparaciones anatómicas (Bryant & Russell, 1992; Witmer, 1995, 1997; Carrano & Hutchinson, 2002). Esta metodología se utiliza con el fin de reconstruir tejidos blandos en organismos extintos. Para ello se comparan taxones actuales que representen a los grupos externos del taxón extinto bajo estudio. Para el análisis particular de este proyecto, se tomarán como grupos externos de comparación a cocodrilos y aves, siendo los grupos usualmente utilizados en dinosaurios. Se incluyeron también, comparaciones con reptiles basales (lepidosaurios) para contar con un panorama más amplio de los cambios evolutivos de cada músculo analizado. (Figura 5.2).

El método EPB procura: 1) determinar las asociaciones causales entre tejidos blandos y sus correspondientes correlatos osteológicos en los parientes actuales del taxón extinto, basadas en la relación de homología; 2) formular hipótesis en las cuales las similitudes entre taxones actuales en esas asociaciones se deben a una jerarquía desde un ancestro común, y 3) contrastar estas hipótesis, considerando los taxones extintos para el correlato osteológico.

Una vez determinada la relación causal entre un determinado tejido blando y su correlato osteológico en los taxones actuales, es posible formular hipótesis sobre las características de ese tejido en el ancestro común del grupo bajo estudio. En palabras de Witmer (1995: 25, traducido del inglés):

...las similitudes en los tejidos blandos y sus correlatos osteológicos en los taxones actuales pueden ser hipotetizados de estar presentes, al menos, en el ancestro común y todos los descendientes (incluido el taxón fósil de interés).

En otras palabras, la correspondencia entre los tejidos duros y blandos debe caracterizar al grupo monofilético comprendido. Sin embargo, existen situaciones en las cuales un carácter pasa la prueba de correspondencia 1:1 aunque no caracterice a un grupo monofilético, debido a que no se encuentra en todos los descendientes. En tal caso se estaría frente a una homoplasia, no una homología (Witmer, op. cit.) (Figura 5.3).

Debido a que la especulación no puede ser completamente eliminada del análisis paleobiológico, Witmer incorporó el uso de “Niveles de Inferencia”, los cuales proveen una medida del nivel de especulación inherente de las reconstrucciones de tejido blando. De esta forma, pueden jerarquizarse en categorías las diferentes reconstrucciones de tejido blando, de acuerdo a su grado de fundamentación teórica. Nivel (I): asignación decisiva-positiva en el nodo del grupo externo, cuando ambos grupos actuales del EPB poseen el carácter (y su correspondiente correlato óseo) inferido en el taxón fósil; nivel (II): asignación equívoca en el nodo del grupo externo, cuando sólo uno de los grupos actuales del EPB posee el atributo; nivel (III): asignación decisiva-negativa en el nodo del grupo externo, cuando ningún componente actual del EPB posee el supuesto tejido blando. Sin embargo, en casos en los que se presentan los niveles II o III, la inferencia del supuesto tejido blando en el fósil puede ser justificada si existe suficiente evidencia morfológica (Figura 5.4).

Para los casos en los cuales los atributos observados en los taxones actuales no posean correlatos osteológicos, se les atribuyen niveles de inferencia paralelos, denominados con el superíndice (’), es decir, I’, II’ y III’.

El marco anatómico fue provisto a través de disecciones en material fresco, así como de la observación directa de datos osteológicos de cocodrilos y aves actuales. (ver Capítulo 3), Para las comparaciones e hipótesis de homologías se utilizaron trabajos previos de anatomía blanda en cocodrilos y aves (Reese, 1915; Romer, 1923b; Vanden Berge, 1982; Rowe, 1986; McKittrick, 1991; Meyers, 1992; Vanden Berge & Zweers, 1993; Hutchinson, 2001a, b; Carrano & Hutchinson, 2003; Wilhite, 2003; Meers, 2003; Gangl et al., 2004; Jasinowski et al., 2006; Otero et al., 2010). Se hicieron comparaciones con trabajos previos de reconstrucción miológica en otros sauropodomorfos como *Saturnalia* (Langer, 2003) *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977; Schwarz et al., 2007b), *Camarasaurus* y *Diplodocus* (Wilhite, 2003; Schwarz et al., 2007b), *Neuquensaurus* (Otero & Vizcaíno, 2008), terópodos (e. g., Galton, 1969; Nicholls & Russell, 1985; Carrano & Hutchinson, 2002; Jasinowski et al., 2006), y ankylosaurios (Coombs, 1978, 1979). Para determinar la función de ciertos grupos musculares controvertidos se hicieron analogías con mamíferos actuales como *Equus*, del cual se han realizado detallados estudios anatómicos y

funcionales por parte de veterinarios (Sisson, 1982). Pese a la distancia filogenética entre dinosaurios y mamíferos, estos últimos han demostrado ser un modelo útil para comprender funciones referidas a la locomoción en dinosaurios no avianos (Carrano, 1998; 1999).

Resultados

Cintura pectoral

(Figuras 5.5, 5.6, 5.7)

Tabla 5.1

	Borsuk-Bialynicka, 1977	Wilhite, 2003	Schwarz et al. 2007b	Esta contribución
Musculatura Extrínseca – Grupo Dorsal	-	-	-	M. trapezius
	M. latisimus dorsi	M. latisimus dorsi	-	M. latisimus dorsi
	M. levator scapulae	M. levator scapulae	M. levator scapulae	M. levator scapulae
	-	-	-	M. rhomboideus
	-	-	M. serratus profundus	M. serratus anterior
	M. serratus superficialis	-	M. serratus superficialis	M. serratus posterior

Musculatura Extrínseca – Grupo Ventral	M. pectoralis	M. pectoralis	-	M. pectoralis
	Mm. costocoracoideus	-	Mm. costocoracoideus	Mm. costocoracoideus
Cintura Pectoral – Grupo Dorsal	M. deltoideus scapularis	M. dorsalis scapulae	-	M. deltoideus scapularis
	-	M. teres major	M. teres major	M. teres major
	M. subcoracoscapularis	M. deltoideus scapularis	-	M. deltoideus clavicularis
	M. subcoracoescapularis	-		M. subscapularis
	M. scapulohumeralis anterior	-	-	M. scapulohumeralis
Cintura Pectoral – Grupo ventral	M. supracoracoideus	M. supracoracoideus	-	M. supracoracoideus
	M. coracobrachialis brevis et longus	M. coracobrachialis	-	M. coracobrachialis
Musculatura Braquial – Grupo Extensor	M. triceps	M. anconeus scapularis	-	M. anconeus scapularis
	-	-	-	M. anconeus scapulocoracoideus
	M. triceps	M. anconeus humeralis	-	M. anconeus humeralis lateralis

		lateralis		
	M. triceps	M. anconeus humeralis medialis	-	M. anconeus humeralis medialis
Musculatura Braquial – Grupo Flexor	M. biceps	-	-	M. coracoantibrachialis
	M. brachialis inferior	M. humeroradialis	-	M. humeroradialis
	-	-	-	M. brachialis

Tabla 5.1. Sinonimia de músculos de la cintura pectoral y miembro anterior en Sauropoda, teniendo en cuenta los trabajos de Borsuk-Bialynicka (1977), Wilhite (2003), Schwarz (1997b), y la presente contribución.

MÚSCULO	ORIGEN	NIVEL DE INFERENCIA	INSERCIÓN	NIVEL DE INFERENCIA	FUNCIÓN
T	fascia toracodorsal que cubre la musculatura dorsal de la región cervical	II'	superficie dorsal al acromion	II	tira de la escápula dorsocranealmente
LD	?	-	superficie caudolateral del húmero	I	retrae el húmero caudodorsalmente, incorporando una componente de aducción
LS	?	-	borde craneoproximal de la escápula	II'	tira del hombro hacia adelante
P	superficie craneal de las placas esternales, M. pectoralis cranialis?	I	superficie medial de la cresta deltopectoral del húmero	I	aduce y dirige el miembro hacia adelante
CP (porción cervical)	?		coracoides	II'	tira caudalmente del coracoides
CS (porción esternal)	primera costilla esternal	II	coracoides	II'	tira caudalmente del coracoides
DS (porción escapular)	tuberosidad sobre la superficie lateral de la escápula	II	superficie lateroproximal del húmero, por debajo y caudalmente a la cresta deltoidea	II	flexiona la escápula y abduce el brazo

TM (porción escapular)	superficie lateral de la escápula, en estrecha relación con el M. dorsalis scapulae	II	junto al M. latissimus dorsi, en la superficie caudolateral de la porción proximal del húmero, caudalmente a la cresta deltopectoral	II	flexiona la articulación del hombro y aduce el miembro, con una componente craneocaudal, retrayendo el hombro
DIS	superficie deprimida ubicada en la porción proximal e la escápula, inmediatamente por encima de la fosa glenoidea y ventralmente a la espina acromial	I	lateralmente a la cresta deltopectoral del húmero	I	flexiona la escápula y abduce el miembro.
S	superficie medial de la escápula, caudalmente a la inserción del M. costocoracoideus	I	porción proximal del húmero, caudalmente a la cabeza humeral	I	aduce el miembro y tira del húmero hacia arriba
SH	porción proximolateral de la escápula, junto al M. deltoideus scapularis	I	porción próximomedial del húmero?	II	aduce el miembro?
Suc	depresión en forma de surco ubicado en la superficie craneolateral del coracoide, por delante del foramen coracoideo	II'	superficie proximolateral del húmero, proximalmente a la cresta deltoidea y lateralmente a la cabeza humeral	I	protrae el miembro con una componente medial (abducción)

CB	porción craneoventral del coracoide y escápula, ventralmente al M. coracoantibrachialis	I	porción proximocraneal del húmero, en una profunda depresión ubicada medialmente a la cresta deltoidea	I	tira del húmero hacia adelante
AS	superficie proximolateral de la escápula	II	olécranon de la ulna	I	extiende el antebrazo
AC	superficie craneolateral del coracoide	I	olécranon de la ulna	I	extiende el antebrazo
AHL	superficie caudolateral del húmero	II	olécranon de la ulna	I	extiende el antebrazo
AHM	superficie caudomedial del húmero	II	olécranon de la ulna	I	extiende el antebrazo
AM	?		?		?
CA	porción craneal del coracoides	I	superficie proximal del radio, sobre una pequeña cicatriz rugosa	I	flexiona el antebrazo

ubicada craneolateralmente					
H	superficie craneal del húmero	II	porción proximocraneal del radio	II	flexiona el antebrazo
B	superficie craneal y distal del húmero	I	porción craneoventral de la ulna	I	flexiona el antebrazo
R	?		borde dorsomedial de la escápula	I'	dirigen la escápula dorsal y cranealmente
SP	últimas vértebras cervicales, primeras costillas torácicas?	I	superficie medial de la escápula	I'	tira de la escápula caudomedialmente, juntándola al cuerpo, contribuye al equilibrio caudocraneal del miembro y a la elevación del cuello cuando el miembro está fijo
SS	última costilla cervical	I	borde caudoventral de la escápula	I	tira de la escápula caudomedialmente, juntándola al cuerpo, contribuye al equilibrio caudocraneal del miembro y puede tener influencia en la inspiración

Tabla 5.2. Sitios de origen, inserción y función de la musculatura pectoral de los saurópodos saltosaurinae. Basado principalmente en las inferencias obtenidas sobre el estudio de arcosaurios actuales desarrollado en el Capítulo 3 de esta contribución.

Musculatura Extrínseca – Grupo Dorsal

M. trapezius (T)

Es un músculo laminar, en forma de abanico, que se ubica superficialmente sobre la extensión craneodorsal del tronco. Puede presentarse de forma simple, como ocurre en anfibios, levemente diferenciada como en *Sphenodon*, o bien constituida por dos porciones netas, como en escamados y cocodrilos. Una porción corresponde al M. sternocleidomastoideus y la otra al M. trapezius propiamente dicho (Remes, 2008). En cocodrilos, este último se origina en la fascia toracodorsal que cubre la musculatura dorsal de la región cervical. Se inserta en la superficie dorsal al acromion, ya sea en varias porciones, directamente o mediante tendón, extendiéndose a lo largo de la superficie de la lámina escapular hasta, en algunos casos (*Crocodylus acutus*) contactar con el cartílago supraescapular (Meers, 2003).

La presencia de este músculo en Neornithes no es constante, en tanto algunos autores mencionan su existencia (Vanden Berge & Zweers, 1993; Remes, 2008), mientras que otros coinciden en que no se encuentra presente en este grupo (Vanden Berge, 1982; Jasinowski et al., 2006).

Teniendo en cuenta la presencia ancestral dentro de Reptilia para este músculo, en saurópodos es plausible inferirlo, con la incertidumbre acerca del doble origen. Al igual que en lepidosaurios y cocodrilos, en saurópodos se habría originado en el occipucio para insertarse en la zona craneodorsal de la lámina escapular.

Discusión. En saurópodos, no se hace mención del M. trapezius en los trabajos de Borsuk-Bialynicka (1977) ni de Wilhite (2003). Teniendo en cuenta la ausencia de correlato óseo para este músculo en cocodrilos y su ausencia en Neornithes, la reconstrucción del M. Trapezius en saltosaurinos requiere un alto nivel de especulación, cuyo origen corresponde a un Nivel de Inferencia II’.

Acción. En cocodrilos, la función principal de este músculo es la de tirar de la escápula dorsalmente y levemente hacia adelante. En *Equus*, el M. trapezius (en su porción cervical), actúa de una manera similar a como lo hace en cocodrilos, tirando la escápula dorsocranealmente (Sisson, 1982).

M. lattivimus dorsi (LD)

Se trata de un músculo laminar en forma de abanico, que cubre en su porción proximal parte de las vértebras cervicales posteriores y dorsales anteriores. Distalmente se angosta para insertarse en el húmero. *Sphenodon* presenta la configuración más desarrollada para este músculo, abarcando las espinas neurales de las últimas cervicales y las primeras nueve dorsales. Situación similar presentan los lepidosaurios, aunque abarcando menos vértebras dorsales; mientras que en cocodrilos se origina de la fascia que proviene de las espinas neurales de las últimas vértebras cervicales (Wilhite, 2003) y las primeras cuatro dorsales (Meers, 2003; Remes, 2008). Este músculo se inserta, junto con el M. teres mayor, en una rugosidad ubicada en la superficie proximolateral del húmero, por detrás de la cresta deltopectoral.

En Neornithes, este músculo se encuentra dividido en dos cabezas, una craneal y una caudal. El M. lattivimus dorsi cranialis se origina, al igual que en cocodrilos, en las espinas neurales de las últimas vértebras cervicales y las primeras dorsales y se inserta directamente en la superficie caudal del húmero. La cabeza caudal se origina en las restantes vértebras torácicas e, incluso, parte del sinsacro para insertarse de diferentes formas dependiendo del grupo, sea carnosamente y adyacente a la cabeza craneal o mediante una aponeurosis, junto a la cabeza escapular del M. triceps.

El M. lattivimus dorsi en saurópodos habría correspondido al presente en cocodrilos y la porción craneal de aves, originándose a partir de las espinas neurales de las últimas cervicales y primeras dorsales. Este músculo se habría insertado en una rugosidad en relieve ubicada en la superficie caudolateral del húmero, área topológicamente similar a la observada en cocodrilos. Esta cicatriz es muy evidente en el material MLP-CS 1099, correspondiente a *Neuquensaurus australis*.

Discusión. El M. lattivimus dorsi cranialis de Neornithes, por ubicación, podría corresponder al descrito para cocodrilos y saurópodos, en tanto comparten origen e inserción, si bien esta última es carnosa o directa en las aves. En este caso, le correspondería a los saurópodos un Nivel de Inferencia I, tomando como patrón de comparación la porción craneal de aves. Coombs (1978) reporta dos cicatrices

en varios ejemplares de *Euoplocephalus*, sugiriendo una inserción independiente respecto del M. teres mayor. En los ejemplares de saurópodos analizados, no se registran cicatrices independientes, por lo que no es posible dilucidar si este músculo compartía o no inserción con otro (Borsuk-Bialynicka, 1977).

Acción. En cocodrilos, este músculo actúa aduciendo la pata y dirigiéndola dorsalmente. En aves, si bien la acción de este músculo está enfocada hacia el vuelo, parte de ella es tirar dorsalmente el húmero. El M. latissimus dorsi mamaliano tiene orígenes e inserciones equivalentes a las descritas para arcosaurios actuales; su función es la de dirigir el húmero dorsocaudalmente y flexionar el hombro. En saurópodos retrae el húmero caudodorsalmente (Wilhite, 2003), aunque también incorporaría una componente de aducción.

M. levator scapulae (LS)

Este músculo se presenta dividido en dos porciones en lepidosaurios, una ventral y una dorsal; mientras que en cocodrilos esta condición sólo se presenta en algunas formas (Cong et al., 1998; Remes, 2008). Sea cual fuere la condición, este músculo triangular mantiene un origen simple. Se origina en la superficie caudolateral de la primera costilla cervical y se inserta en el borde craneoproximal de la escápula y la porción craneodorsal del M. deltoideus scapularis.

En saurópodos, el M. levator scapulae se insertaría, al igual que en cocodrilos, en el borde craneodorsal de la escápula, a través de una conexión directa, en tanto ésta es la condición en cocodrilos y no se observan marcas de inserción en la escápula (Figura 5.5).

Discusión. Este músculo no se encuentra en Neornithes y la inserción sobre la porción craneodorsal del M. deltoideus scapularis no es visible en saurópodos. El Nivel de Inferencia que le corresponde, entonces, a la porción que se inserta en la escápula es II'. Es probable que en saurópodos, este músculo haya estado reducido o, incluso, ausente. Sin embargo, es citado como presente en otros dinosaurios como *Euoplocephalus* y *Opisthocoelicaudia* señalando, además, estrías en la zona de inserción (Borsuk-Bialynicka, 1977; Coombs, 1978).

Acción. El M. levator scapulae tira del hombro hacia adelante.

M. rhomboideus (R)

Este músculo sólo se conoce en arcosaurios actuales y consiste en dos cabezas. En cocodrilos ambas porciones se originan en la fascia que cubre el *M. longissimus dorsi* y se insertan en la superficie medial del cartílago supraescapular. Una pequeña porción de las fibras de la cabeza craneal se inserta en el borde dorsomedial de la porción osificada de la escápula. En *Neornithes* existe un *M. rhomboideus* superficial y uno profundo. Ambos músculos se originan de las espinas neurales de algunas vértebras cervicales y torácicas, parte del sinsacro y pelvis. Se insertan en el borde dorsomedial de la escápula, aunque la porción profunda puede hacerlo cranealmente.

Discusión. El *M. rhomboideus* está pobremente desarrollado en reptiles (Coombs, 1978). De hecho, en cocodrilos se encuentra reducido y su origen e inserción es sobre tejido no óseo. No se lo menciona en el trabajo de Borsuk-Bialynicka (1977) y sí en *Euoplocephalus*, aunque con reservas (Coombs, 1978). La única mención de este músculo en saurópodos corresponde al trabajo de Schwarz et al. (2007b), en el cual se inserta en la supraescápula, estructura que usualmente no se preserva en saurópodos. La presencia de este músculo en saurópodos sería especulativa (Nivel de Inferencia I').

Acción. En cocodrilos, el *M. rhomboideus* tira de la escápula hacia el cuerpo y la eleva durante la fase de elevación del miembro durante la marcha (Wilhite, 2003). En *Equus*, el grupo de los *Mm. rhomboideus*, de orígenes e inserciones equivalentes, dirige la escápula dorsal y cranealmente, así como contribuye a elevar el cuello cuando el miembro está fijo (Sisson, 1982). En saurópodos, se esperaría acciones más restringidas, en tanto éste es un músculo reducido en reptiles.

M. serratus superficialis (SS)

En lepidosaurios el *M. serratus superficialis* se origina de la zona cervical posterior, ya sea de la última (*Sphenodon*) o últimas costillas cervicales, así como las primeras costillas esternales, mientras que se inserta en la superficie caudodorsal (*Sphenodon*) o caudoventral de la escápula y parte de la escápula cartilaginosa (Remes, 2008). En cocodrilos consta de dos porciones, una craneal y una caudal, más gruesa. Ambas porciones se originan en las últimas vértebras cervicales y se insertan en la superficie craneomedial de la lámina escapular. En Neornithes, es un músculo con varios fascículos carnosos, cuyo origen abarca más estructuras que en cocodrilos, en tanto toma parte de las últimas vértebras cervicales, con sus apófisis y costillas correspondientes, aunque también puede originarse de las costillas torácicas. El *M. serratus superficialis* se inserta en la superficie medial de la escápula, profunda a la inserción del *M. rhomboideus profundus*.

En saurópodos, este músculo se habría insertado, al igual que en arcosaurios actuales, en la superficie medial de la escápula (Schwarz et al., 2007b), aunque no es posible precisar el lugar exacto ya que la inserción es directa (ver Discusión).

Discusión. La superficie medial de la escápula de los saltosaurinos no presenta marcas correspondientes a la inserción del *M. serratus superficialis*. Esto último es de esperar, ya que tanto en cocodrilos como en Neornithes el mismo se inserta de manera carnosa. Pese a ello, no reconstruir este músculo implicaría un Nivel de Inferencia III'.

Acción. Se describirá conjuntamente con el *M. serratus profundus*.

M. serratus profundus (SP)

En todos los reptiles se origina de las costillas cervicales y se inserta en la supraescápula, con diferentes grados de extensión, dependiendo del grupo. En

anfibios se origina en las costillas cervicales medias o posteriores. En *Sphenodon* se origina en la superficie ventral de las últimas seis costillas cervicales, mientras que en otros lepidosaurios el número de costillas cervicales varía entre dos y seis. En todos los casos se inserta en la superficie medial del cartílago supraescapular. En cocodrilos el *M. serratus profundus* se ubica profundo al *M. latisimus dorsi*; sus porciones se originan en la novena costilla cervical y de la primera y segunda costilla torácica. Este músculo se inserta tendinosamente en la superficie caudal del cartílago supraescapular, así como de la lámina escapular.

En Neornithes se origina en la última costilla cervical, extendiéndose sobre las apófisis uncinadas de varias costillas torácicas. Los diferentes fascículos se insertan aponeuróticamente en el borde ventral de la escápula, así como carnosamente sobre el extremo caudal de la escápula.

En saurópodos se insertaría en la lámina escapular, sobre el borde caudoventral, aunque no se observan marcas. La inserción sobre el cartílago supraescapular es más especulativa.

Discusión. En la reconstrucción de la musculatura de *Opisthocoelicaudia* se hace referencia a este músculo, particularmente a su área de inserción, una serie de tuberosidades situadas en el margen ventral de la lámina escapular (Borsuk-Bialynicka, 1977; ver también Coombs, 1978). Schwarz et al. (2007b) ubican la inserción de este músculo caudomedialmente sobre la superficie de la supraescápula.

Acción. En cocodrilos los músculos del grupo de los *Mm. serratus* tiran de la escápula caudomedialmente, acercándola al cuerpo. En mamíferos, el *M. serratus ventralis* cumpliría una función similar a la presente en saurópodos. Este músculo, con sus dos porciones (torácica y cervical), forma un soporte elástico que suspende el tronco entre las dos escápulas. También contribuye al equilibrio craneocaudal del miembro. Ambas porciones tienen, a su vez, acciones propias. La porción cervical contribuye a la elevación del cuello cuando el miembro está fijo, mientras que la torácica puede tener influencia en la inspiración.

Musculatura Extrínseca – Grupo Ventral

M. pectoralis (P)

Es un músculo de gran superficie, en forma de abanico, cuya morfología es constante dentro de reptiles. Tanto en lepidosaurios como en cocodrilos se origina en la línea media sobre el esternón, aunque puede abarcar también la interclavícula y el xifiesternón en algunos lepidosaurios (Zaaf et al., 1999). En cocodrilos consta de dos porciones, una craneal (PC) y una caudal (PCA). Ambas cabezas se insertan vía tendón en la superficie medial de la cresta deltopectoral del húmero.

En Aves, este músculo está muy modificado debido a la adaptación al vuelo; de hecho, es el componente principal del movimiento de las alas (Vanden Berge, 1982). Consta de tres porciones: torácica, propatagial y abdominal. De ellas, la porción torácica parecería ser la única homologable a alguna de las divisiones que este músculo presenta en cocodrilos (caudal).

En saurópodos no es posible discriminar porciones discretas para este músculo, ya que los elementos a partir de los cuales se habría originado el *M. pectoralis caudalis* no se preservaron o nunca existieron. La única masa muscular de este paquete correspondería, entonces, al *M. pectoralis cranialis*. Este músculo se origina en la superficie craneal de las placas esternales y se inserta en la superficie medial de la cresta deltopectoral del húmero. Las placas esternales de *Neuquensaurus* y *Saltasaurus* poseen una cresta anteroventral a partir de la cual se habría originado la porción craneal del *M. pectoralis* (Figura 5.5 C, 5.6 C).

Discusión. Las placas esternales son los únicos elementos preservados de la región esternal de los saurópodos, si bien se considera la posibilidad de la existencia de elementos cartilaginosos, e incluso óseos, asociados (Marsh, 1883; Upchurch et al., 2004). De hecho, los bordes de las placas son irregulares y rugosos, sugiriendo la presencia de cartílago (Borsuk-Bialynicka, 1977; Upchurch et al., 2004). Las áreas de origen e inserción descritas arriba coinciden con la reconstrucción de *Euoplocephalus* hecha por Coombs (1978).

Acción. En cocodrilos, el *M. pectoralis* abduce el miembro y tira del húmero hacia abajo (Wilhite, 2003). En saurópodos se esperaría una acción diferente ya que poseen miembros parasagittales. En este sentido, la acción de este músculo sería similar a la de los mamíferos (e. g., *Equus*). El *M. pectoralis* descendente de los equinos se origina e inserta en regiones equivalentes a las de cocodrilos. Su acción es abducir y dirigir el miembro hacia adelante (Sisson, 1982). Ésta habría sido la acción de este músculo en saurópodos.

M. costocoracoideus (C)

Es un músculo que tiene relación con el *M. sternocoracoideus*, aunque su homología no ha sido probada (Remes, 2008). En lepidosaurios se origina en la primera costilla esternal y se inserta en la superficie medial de la escápula y en la superficie dorsolateral del esternón, a través del ligamentum sternoscapulare. En cocodrilos es un pequeño músculo que está compuesto por dos porciones. La más superficial se origina en la región cervical, mientras que la porción profunda lo hace en el borde craneal de la primera costilla esternal. Ambas porciones se insertan directamente en el borde caudal del coracoides. Este músculo no se encuentra presente en Neornithes.

En saurópodos, no es posible determinar si el *Mm. costocoracoideus* se encontraba dividido o no en dos porciones. Teniendo en cuenta el patrón cocodriliano, es probable que haya existido una porción que abarque la región cervical y esternal, y una que tome parte de las placas esternales (Schwarz et al., 2007b). La inserción habría sido en el coracoides, como en cocodrilos. No es posible identificar el sitio preciso de inserción, en tanto toda la superficie lateral del coracoides posee estrías posiblemente para inserción de musculatura.

Discusión. Si bien se menciona y especifica el sitio de inserción de este músculo en los trabajos de Borsuk-Bialynicka (1977) y Coombs (1978), en cocodrilos corresponde a una inserción carnosa (ver más arriba), por lo que sería esperable que dicho músculo no dejara marcas sobre el hueso. La presencia de este músculo en saurópodos es dudosa (Nivel de Inferencia II').

Acción. Este músculo tira caudalmente del coracoides.

Cintura Pectoral – Grupo Dorsal

M. deltoideus scapularis (DS)

Es un músculo relativamente conservador dentro de tetrápodos, en tanto se origina en la escápula y/o supraescápula y se inserta en la superficie lateroproximal del húmero. En anfibios abarca el cartílago supraescapular; mientras que en lepidosaurios puede tomar parte de la escápula, concretamente del acromion, y la porción caudal de las clavículas (Zaaf et al., 1999; Remes, 2008). En cocodrilos se origina en la mitad craneal de la supraescápula y de la porción dorsocraneal de la lámina escapular y se inserta, vía tendón, en la superficie lateroproximal del húmero.

En saurópodos, este músculo se habría originado en la superficie lateral de la escápula, más precisamente, sobre una tuberosidad rugosa ubicada en el primer tercio de la lámina escapular. Este relieve, notorio en el material PVL 4017-105 correspondiente a *Saltasaurus loricatus*, presenta estrías orientadas longitudinalmente. Se inserta, al igual que en cocodrilos, en la superficie proximolateral del húmero, caudalmente a la cresta deltopectoral y lateralmente a la cabeza humeral (Figura 5.6).

Discusión. El *M. deltoideus scapularis* no se encuentra en Neornithes. Podría llegar a corresponderse con el *M. deltoideus* mayor; sin embargo, los orígenes e inserciones de este músculo en las aves no se corresponden directamente con el patrón cocodriliano. Al origen correspondiente a la porción supraescapular, de haber existido esta estructura, como proponen Schwarz et al. (2007b), le correspondería un Nivel de Inferencia II. El origen sobre la porción escapular coincide con la descrita para *Opisthocoelicaudia* y *Euoplocephalus* (Borsuk-Bialynicka, 1977; Coombs, 1978). El patrón presente en estos taxones, así como en los saltosaurinos (especialmente *Saltasaurus*) es similar, es decir, una prominencia en la superficie lateral de la escápula que coincide con una flexión de la superficie externa de esta última. En cuanto a la inserción, no es posible determinar exactamente el sitio de inserción del *M. deltoideus scapularis*, ya que toda la porción correspondiente a la cresta deltoidea es irregular, donde se habrían

insertado varios músculos más junto al M. deltoideus scapularis (ver más adelante).

Acción. En cocodrilos, el M. deltoideus scapularis actúa rotando dorsalmente el húmero. El M. deltoideus mamaliano, si bien presenta orígenes e inserciones equivalentes, tiene acciones diferentes, en tanto se trata de organismos con marcha parasagital. Su acción es la de flexionar la escápula y abducir el brazo. Estas serían las acciones esperadas para saurópodos.

M. teres major (TM)

Es un músculo que se encuentra ausente en anfibios, pobremente distribuido en Reptilia, con escasa distribución en lepidosaurios y ausente en Neornithes. En cocodrilos, este músculo se origina de manera directa en la superficie caudodorsal de la supraescápula (Meers, 2003), así como de la porción caudal de la región dorsal de la escápula, por detrás del M. deltoideus scapularis (Remes, 2008). El M. teres major se inserta, junto con el M. latissimus dorsi, en la superficie proximodorsal del húmero, dorsalmente a la cresta deltopectoral, sobre una notable cresta elongada en sentido longitudinal.

En saurópodos se origina en la superficie lateral de la escápula, en estrecha relación con el M. deltoideus scapularis y se inserta, al igual que el M. latissimus dorsi, en la superficie caudolateral de la porción proximal del húmero, caudalmente a la cresta deltopectoral, sobre una cresta que presenta rugosidades, muy evidente en el material MLP-CS 1099, correspondiente a *Neuquensaurus australis* (Figura 5.5 A, E, F).

Discusión. El M. teres major no se encuentra presente en aves. Wilhite (2003) ubica el origen de este músculo en la superficie ventrolateral de la escápula, si bien en cocodrilos este origen es carnoso. Es muy probable que, al igual que en cocodrilos, este músculo haya compartido inserción con el M. latissimus dorsi, en tanto el patrón en zona de inserción es muy similar con el de los cocodrilos. En saltosaurinos, sin embargo, la cicatriz es en forma de domo, mientras que en cocodrilos es alargada longitudinalmente.

Acción. En cocodrilos el M. teres major aduce el miembro y lo lleva dorsalmente. En *Equus* este músculo también comparte inserción con el M. latissimus dorsi y actúa flexionando la articulación del hombro y aduciendo el miembro posterior. Éstas serían las acciones esperadas en saurópodos, aunque también es de esperar, debido a la ubicación caudolateral de la inserción, cierto componente craneocaudal que retraiga el hombro (ver también, Wilhite, 2003).

M. deltoideus clavicularis (DC)

En anfibios y lepidosaurios se origina en las clavículas y, ocasionalmente, en las interclavículas también. En cocodrilos este músculo se origina de manera directa de la superficie craneolateral de la escápula, ventralmente a la espina acromial y se inserta en todos los casos, también directamente, en la superficie lateral de la cresta deltopectoral (Zaaf et al., 1999; Remes, 2008).

En Neornithes, el músculo equivalente al M. deltoideus clavicularis es el M. deltoideus propatagialis, cuyo origen en neognatas es de manera directa a partir del epicleido y, a veces, del proceso acromial, craneal al origen del M. deltoideus major. Este músculo se inserta a través de un tendón en la musculatura del antebrazo (Jasinoski et al., 2006).

En saurópodos este músculo se origina a partir de una superficie deprimida ubicada en la porción proximal de la escápula, inmediatamente por encima de la fosa glenoidea y ventralmente a la espina acromial. Esta superficie es muy evidente en el material MLP-CS 1096, correspondiente a *N. australis*. Se inserta lateralmente a la cresta deltopectoral del húmero, como en cocodrilos, en una superficie rugosa y prominente (Figura 5.5 A, E, F).

Discusión. Borsuk-Bialynicka (1977) ubica la inserción de este músculo (M. scapulohumeralis; ver también, Coombs, 1978) en una cicatriz definida, ubicada en la superficie distal de la cresta deltopectoral. Por el contrario, Wilhite (2003) le asigna el nombre de M. deltoideus scapularis y propone a toda la superficie de la cresta como sitio de inserción. En saurópodos no es posible establecer el sitio preciso en la superficie de la cresta deltopectoral donde se habría insertado éste u otros músculos (e. g., M. pectoralis). En estos organismos, la cresta es elongada

longitudinalmente, portando rugosidades a lo largo de su superficie; y es sobre ella que se disponen estos músculos, aunque establecer el sitio exacto, por lo menos para fósiles, es muy especulativo.

Acción. En cocodrilos el M. deltoideus clavicularis abduce el miembro, mientras que en Neornithes flexiona el hombro y eleva el húmero. Este músculo se correspondería con el M. deltoideus de *Equus*, con orígenes e inserciones equivalentes. En saltosaurinos este músculo habría flexionado la escápula y abducido el miembro.

M. subscapularis (S)

La mayoría de los diápsidos exhibe dos porciones para este músculo, una coracoidea y una escapular; mientras que cocodrilos y anfibios caudados presentan una (Remes, 2008). En lepidosaurios (*Sphenodon*), la porción coracoidea se origina en la superficie interna del coracoides, mientras que la porción escapular toma parte de la superficie medial de la escápula, aunque en otras formas puede abarcar hasta parte del cartílago supraescapular. La inserción de este músculo es en la tuberosidad medial del húmero. En cocodrilos se origina en la superficie medial de la escápula y se inserta en la superficie caudal a la cabeza humeral. Neornithes presentan dos cabezas para este músculo. Ambas se originan en la escápula, ventromedialmente y lateroventralmente. Ambas cabezas se insertan juntas en la tuberosidad medial del húmero.

En saurópodos se origina en la superficie medial de la escápula, caudalmente a la inserción del M. costocoracoideus y por debajo del acromion y se inserta, al igual que en cocodrilos, en la porción proximal del húmero, medialmente a la cabeza humeral.

Discusión. La porción reconstruida aquí coincide con la de los cocodrilos, ya que en aves este músculo posee otro sitio de inserción (medialmente). El músculo que Borsuk-Bialynicka (1977: Figs. 6 A y 7 A, D) ilustra como M. subcapularis, le asigna el nombre de M. subcoracoescapularis (ver también Remes, 2008). Éste es el nombre que, en Neornithes, lleva un grupo muscular que engloba al M. subscapularis sensu stricto y al M. subcoracoideus. Coombs (1978) también

nombra a este músculo *M. subcoracoscapularis*, con orígenes e inserciones similares a los expuestos para cocodrilos.

Acción. En cocodrilos, este músculo aduce el miembro y tira del húmero hacia arriba. En *Equus*, el *M. subscapularis*, con origen e inserción equivalente, aduce el miembro. En saurópodos, al igual que en mamíferos, este músculo habría tenido una importante componente aductora.

M. scapulohumeralis (SH)

También llamado *M. teres minor*, el *M. scapulohumeralis* consiste en dos porciones, una craneal y una caudal, aunque algunas formas retienen una u otra. En lepidosaurios pueden presentarse ambas porciones (*Sphenodon*, *Gekko*, *Eublepharis*). La porción craneal se origina en la superficie dorsal del coracoides y la superficie medial de la escápula, mientras que la porción caudal se origina en la superficie caudal de la escápula y supraescápula (Zaaf et al., 1999; Remes, 2008).

En cocodrilos se retiene la porción caudal del *M. scapulohumeralis*. Este músculo se origina carnosamente en la porción proximolateral de la escápula, para insertarse en la superficie proximolateral del húmero. En Neornithes se presentan dos porciones para este músculo, una craneal (*M. scapulohumeralis cranialis*) y otra caudal (*M. scapulohumeralis caudalis*). La cabeza más caudal se correspondería con el *M. scapulohumeralis* cocodriliano (Remes, 2008) y se origina directamente en la superficie lateral de la lámina escapular, mientras que se inserta tendinosamente distalmente y medial a la tuberosidad medial (Remes op. cit.).

En saurópodos, el *M. scapulohumeralis* se origina, al igual que en arcosaurios actuales, en la porción proximolateral de la escápula, probablemente junto al *M. deltoideus scapularis*. El sitio de inserción no es claro, en tanto en cocodrilos se ubica sobre la cara lateral del húmero y, en Neornithes, sobre la medial. En cualquiera de los dos casos, correspondería un Nivel de Inferencia II.

Discusión. Este músculo correspondería al *M. scapulohumeralis* posterior de Coombs (1978) y Borsuk-Bialynicka (1977), cuya inserción es sobre la porción proximomedial del húmero, al igual que en Neornithes. El *M. teres minor* de

mamíferos, equivalente al *M. scapulohumeralis* reptiliano, se inserta lateralmente en el húmero, proximalmente a la tuberosidad deltoidea.

Acción. En cocodrilos este músculo aduce y tira dorsalmente del miembro. En las aves, al insertarse medialmente, el *M. scapulohumeralis* posee una componente de aducción más importante. En mamíferos, cuya inserción es lateral, el *M. teres* minor flexiona la articulación del hombro y abduce el brazo. En saurópodos, dependiendo del sitio de inserción (medial o lateral), este músculo habría sido aductor o abductor, respectivamente.

Cintura Pectoral – Grupo ventral

M. supracoracoideus (Suc)

Anfibios y lepidosaurios presentan una cabeza simple para este músculo, mientras que cocodrilos exhiben dos y en Neornithes tiene un gran desarrollo en tanto es uno de los músculos más importantes involucrados en el vuelo.

En lepidosaurios (e. g., *Sphenodon*, *Gekko*) se origina en la zona craneal del coracoides y se inserta en la tuberosidad lateral del húmero (Zaaf et al., 1999; Remes, 2008). En cocodrilos forma parte del hombro carnoso. El *M. supracoracoideus* se ubica cranealmente al *M. deltoideus scapularis* y consiste, en cocodrilos, en dos cabezas, ambas con orígenes carnosos. Una porción interna que se origina en la superficie craneomedial de la escápula; y una porción externa que se origina en la superficie craneolateral del coracoides. Ambas cabezas se insertan en la porción proximolateral del húmero, proximalmente a la cresta deltoidea.

En Neornithes, el *M. supracoracoideus* se origina en varias superficies (entre las que se destacan la quilla, el mesoesternón y el manubrio), así como de las porciones proximales de la clavícula, el coracoides y la membrana esternocoracoclavicular. Se inserta en la tuberosidad lateral del húmero, entre la cabeza articular y la cresta deltoidea.

En saurópodos no es posible dilucidar el origen doble para este músculo. Habría existido una cabeza externa, originada en una profunda depresión en forma de surco ubicado en la superficie craneolateral del coracoides, por delante

del foramen coracoideo, muy evidente en *Saltasaurus* (PVL 4017-100). El M. supracoracoideus se habría insertado, al igual que en arcosaurios actuales, en la superficie proximolateral del húmero, proximalmente a la cresta deltoidea y lateralmente a la cabeza humeral, separada de esta última por una muesca proximal (Figura 5.6 A, E; 5.7 A).

Discusión. Como se menciona más arriba, la doble naturaleza de este músculo no se puede determinar, ya que la superficie medial del coracoides en saurópodos no presenta marcas de origen muscular (Borsuk-Bialynicka, 1977: Figs. 6 B y C; ver también Coombs, 1978: 651). Pese a ello, en cocodrilos, el origen es carnoso y, por lo tanto cabe la posibilidad de no haber dejado marcas notables en la superficie del hueso. Se le asigna a la cabeza externa del M. supracoracoideus en saurópodos un Nivel de Inferencia II' por no dejar marcas y estar presente sólo en un grupo de los grupos soporte.

Acción. En cocodrilos el M. supracoracoideus tira hacia adelante y abduce el miembro. La función principal en las aves es la de elevar el húmero. Wilhite (2003) propone, para saurópodos, una acción de extensión para este músculo; sin embargo, es más factible una acción de protracción debido a que el mismo actúa mayormente con una componente craneocaudal. A esta última se le sumaría alguna componente medial (abducción).

M. coracobrachialis (CB)

Plesiomórficamente este músculo presenta dos porciones, manteniéndose de esta manera hasta, incluso, Neornithes, con la excepción en cocodrilos, que exhiben una cabeza simple (Vanden Berge & Zweers, 1993; Zaaf et al., 1999; Meers, 2003).

En anfibios y lepidosaurios, la porción menor, el M. coracobrachialis brevis se origina en la superficie ventrolateral del coracoides y se inserta en el húmero, entre la cresta deltopectoral y la tuberosidad medial. La porción mayor, el M. coracobrachialis longus se origina en la superficie caudolateral del coracoides, para insertarse en la porción proximal del entepicóndilo (Zaaf et al., 1999; Remes, 2008).

En cocodrilos este músculo presenta sólo la porción menor (M. coracobrachialis brevis). El M. coracobrachialis se origina carnosamente en la escápula y coracoides, específicamente de la superficie craneoventral de estas dos estructuras. Este músculo se inserta en la porción proximoventral del húmero, caudalmente a la cresta deltopectoral.

En Neornithes existen dos cabezas para este músculo: M. coracobrachialis cranialis y M. coracobrachialis caudalis. Ambas porciones se originan en la misma superficie, sobre la porción craneolateral del coracoides. La cabeza más craneal se inserta en la porción proximocraneal del húmero, sobre la base de la cresta deltoidea. La otra cabeza se inserta en la tuberosidad medial del húmero. Por posición, el M. coracobrachialis craneal equivaldría al de cocodrilos.

En saurópodos, la cabeza simple se origina, al igual que en arcosaurios actuales, en la porción craneoventral del coracoides, ventralmente al M. coracoantibrachialis. Este músculo se inserta en la porción proximocraneal del húmero, en una profunda depresión ubicada medialmente a la cresta deltoidea.

Discusión. La porción de este músculo que se reconstruye aquí corresponde al M. coracobrachialis cranialis de las aves, ya que es la que coincide con la cabeza simple de cocodrilos. En saurópodos, la reconstrucción de la porción caudal de este músculo es más especulativa, ya que en las aves se inserta en la tuberosidad medial del húmero, estructura no presente ni en cocodrilos ni en saurópodos.

Borsuk-Bialynicka (1977: Fig. 7 B) representa dos porciones para este músculo: M. coracobrachialis brevis y longus. El M. coracobrachialis brevis es el que se correspondería con el descrito aquí, ya que el otro se inserta en la superficie medial, sobre la porción distal del húmero.

Acción. En cocodrilos, este músculo aduce el miembro y tira del húmero hacia adelante. En saurópodos, la acción aductora de este músculo debe haber estado reducida, debido a la postura parasagital, que acerca el miembro al cuerpo (Wilhite, 2003). En consecuencia, este músculo puede haber incrementado su acción en la componente craneocaudal (protracción), o bien haberse reducido (Wilhite, op. cit.).

Musculatura Braquial – Grupo Extensor

M. anconeus (A)

Este importante complejo muscular, en su configuración primitiva consta de cuatro cabezas (una escapular, una coracoidea y dos humerales). Esta disposición es la que presentan anfibios y lepidosaurios. En cocodrilos, este músculo se compone de cinco cabezas separadas; tres cabezas humerales, una cabeza escapular, y una cabeza escapulocoracoidea. El *M. anconeus scapularis* se origina a partir de una rugosidad de la superficie lateral de la escápula. El *M. anconeus scapulocoracoideus* se origina, por un lado, en el borde caudal del coracoides; por otro, en la superficie caudal de la escápula. El *M. anconeus humeralis lateralis* se origina de manera directa en la superficie lateral del húmero. El *M. anconeus humeralis medialis* se origina, también directamente, en la porción proximomedial del húmero. Por último, el *M. anconeus major* se origina carnosamente en la superficie craneoventral del húmero. Tanto en anfibios, como en lepidosaurios y cocodrilos, todas las porciones se insertan, vía tendón, en el proceso caudal u olécranon de la ulna.

En las aves este músculo comprende dos cabezas principales, una escapular (*M. triceps brachii pars scapularis* / *M. scapulotriceps*) y una humeral (*M. triceps brachii pars humeralis* / *humerotriceps*). La porción escapular se origina en la superficie dorsal y lateral del cuello de la escápula, caudalmente a la cavidad glenoidea y se inserta en la porción dorsoproximal de la ulna (apófisis coronoides sensu Vanden Berge, 1982), lateralmente al olécranon. La otra cabeza, la humeral, se origina a partir de la fosa neumática y la superficie dorsal de la cresta bicipital y se inserta en el olecranon.

En saurópodos, al igual que en arcosaurios actuales, habrían existido dos porciones principales, una escapular (AS) y una humeral (AH), aunque no es posible establecer el número de cabezas que componen cada una de las porciones. La porción coracoidea (AC) se habría originado, por un lado, en la superficie craneolateral del coracoides (Nivel de Inferencia II), mientras que habría existido también, al igual que en arcosaurios actuales, una cabeza netamente escapular, originada en la superficie proximolateral de la escápula, por detrás de la zona glenoidea (Nivel de Inferencia I). Ambas cabezas se insertan en el prominente olécranon de la ulna. La cabeza humeral se habría originado, al igual que en

cocodrilos, de la superficie caudolateral y caudomedial del húmero, quizás, mediante dos cabezas. De hecho, sobre la cara caudal del húmero existen dos superficies deprimidas, ubicadas caudomedialmente y caudolateralmente, separadas por una estructura positiva. Dichas superficies habrían sido los sitios de origen de la porción humeral del M. anconeus. No se toman como referencia los correlatos osteológicos de las aves para este músculo ya que los mismos no se encuentran en saurópodos (Nivel de Inferencia II). El M. anconeus se inserta en el olecranon, junto a la cabeza escapular (Figuras 5.5, 5.6, 5.7).

Discusión. La reconstrucción de este músculo que aquí se presenta coincide con la propuesta por Wilhite (2003) para saurópodos norteamericanos, en tanto no se pueden distinguir o delimitar cabezas para este músculo. Borsuk-Bialynicka (1977) localiza, también, una porción escapular para este músculo y la ubica inmediatamente caudal a la fosa glenoidea, en el borde ventral de la porción craneal de la escápula. Esta autora localiza, además, dos cabezas humerales, ubicadas en depresiones equivalentes a las observadas en saltosaurinos. La inserción es la misma que la descrita arriba. En *Euoplocephalus* se registran cinco cabezas para este músculo, correspondientes a las descritas para cocodrilos (Coombs, 1978).

Acción. El M. anconeus en arcosaurios actuales como en mamíferos y muy probablemente en saurópodos, es un extensor del antebrazo.

Musculatura Braquial – Grupo Flexor

M. coracoantibrachialis (CA)

También llamado M. biceps, este músculo está presente en todos los amniotas. En lepidosaurios toma su origen en la porción craneal del coracoides, ya sea ventralmente o medialmente, dependiendo del grupo; mientras que su inserción abarca la superficie craneoproximal de la ulna y el radio (Zaaf et al., 1999; Remes, 2008). En cocodrilos, este músculo se origina en el borde craneal del coracoides para insertarse en la porción proximal del radio y ulna. En Neornithes posee dos cabezas; una se origina, al igual que en cocodrilos, en la cabeza coracoidal; la otra

de la cresta bicipital del húmero. Ambos tendones se insertan uno a cada lado de la porción proximal del radiocúbito.

En saurópodos se origina, al igual que en arcosaurios actuales, en la porción craneal del coracoides y se inserta en la superficie proximal del radio, sobre una pequeña cicatriz rugosa ubicada craneolateralmente y sólo es visible en el material MLP-CS 1169 correspondiente a *Neuquensaurus australis* (Figura 5.5 A, J, K).

Discusión. Si bien en arcosaurios actuales este músculo se inserta en el radio y ulna, en saurópodos lo haría sólo en el radio, debido a que esta pieza se encuentra orientada cranealmente (ver también, Borsuk-Bialynicka, 1977).

Acción. Tanto en cocodrilos como en aves este músculo flexiona el antebrazo. El músculo mamaliano equivalente es el M. bíceps brachii, cuya función es la de flexionar la articulación del codo, además de fijar la escápula y el húmero en posición estática.

M. humeroradialis (H)

El M. humeroradialis está pobremente representado en Reptilia, sólo presentándose en cocodrilos y *Sphenodon*. En este último no presenta contacto con estructuras óseas (Remes, 2008). En cocodrilos se origina directamente en la superficie craneolateral del húmero y se inserta en la porción proximal del radio a través de un tendón. En Neornithes, el músculo equivalente por posición sería el M. brachialis, cuyo origen es a partir de la superficie craneal del húmero, proximalmente a la tróclea. Sin embargo, algunos autores proponen que deriva del complejo Mm. deltoideus (Jasinowski et al., 2006), siendo el pars propatagialis su derivado aviano (Fürbringer, 1902 en Remes, 2008). El M. humeroradialis se inserta en el extremo proximal de la ulna.

En saurópodos se habría originado, al igual que en cocodrilos, de la superficie craneolateral del húmero, si bien no es posible identificar con exactitud el correlato osteológico (ver también, Wilhite, 2003). Este músculo habría insertado en la porción proximocraneal del radio.

Discusión. Borsuk-Bialynicka (1977) establece un origen preciso para este músculo, sobre la superficie craneal del húmero, a través de una cicatriz concreta.

Le asigna el nombre de *M. brachialis inferior*. Wilhite (2003), sin embargo propone una equivalencia del *M. humeroradialis* con el *M. biceps* de Borsuk-Bialynicka. Sin embargo, esto último no parece plausible ya que el *M. biceps* se origina del coracoides.

Acción. En cocodrilos extiende el antebrazo, mientras que en aves y mamíferos lo flexiona. Esta última acción habría tenido en saurópodos, en tanto comparte orígenes e inserciones equivalentes, siendo además organismos con marcha parasagital.

M. brachialis (B)

En cocodrilos, el *M. brachialis* se extiende a través de la superficie ventral del húmero y corre junto al *M. humeroradialis*. Este músculo se origina a lo largo de la superficie ventral del húmero, paralelo a la cresta deltoidea. Se inserta en la porción proximocaudal del radio, junto al tendón del *M. coracoantibrachialis*.

En Neornithes, es un músculo pequeño que se encuentra en la superficie craneomedial de la articulación húmero-braquial. Se origina en la porción distal del húmero, cranealmente, sobre la fossa brachialis (Vanden Berge, 1982; Meyers, 1992; Vanden Berge & Zweers, 1993). Se inserta en la superficie craneoventral-proximal de la ulna (depresio *M. brachialis* sensu McKittrick, 1991; Meyers, 1992).

En saurópodos se habría originado, al igual que en arcosaurios actuales, sobre la superficie craneal del húmero, en la zona comprendida por debajo de la cresta deltopectoral y los cóndilos distales. El *M. brachialis* se habría insertado en la porción proximal de la ulna, sobre la superficie craneomedial.

Discusión. Pese a que no se hace mención de este músculo en contribuciones previas (Borsuk-Bialynicka, 1977; Wilhite, 2003), la presencia de este músculo es positiva (Nivel de Inferencia I) debido a su existencia en el soporte filogenético viviente y la depresión craneodistal en el húmero como correlato osteológico.

Acción. El *M. brachialis* colabora a la flexión del antebrazo, junto al *M. coracoantibrachialis* y al *M. humeroradialis*.

Cintura Pélvica

Figuras 5.8, 5.9, 5.10, 5.11

Tabla 5.3

	Borsuk-Bialynicka, 1977	Wilhite, 2003	Esta contribución
Grupo Triceps Femoris	M. iliotibialis	M. iliotibialis cranialis et caudalis	M. iliotibialis 1, 2 et 3
	M. femorotibialis	M. femorotibialis	M. femorotibialis externus et internus
	M. ambiens	M. ambiens	M. ambiens
M. iliofibularis	M. iliofibularis	M. iliofibularis	M. iliofibularis
Mm. adductores femores	M. adductor femoris	M. adductor femoris	M. adductor femoris 1 et 2
	-	-	M. ischiotrochatericus
Mm. gastrocnemii	M. gastrocnemius	-	M. gastrocnemius externus et internus
Mm. caudofemorales	M. caudi-femoralis longus et brevis	M. caudofemoralis longus et brevis	M. caudofemoralis longus et brevis
Grupo Flexor Cruris	-	-	M. flexor tibialis internus 1
	M. flexor tibialis internus 2?	M. flexor tibialis posterior	M. flexor tibialis internus 2
	M. flexor tibialis internus 3?	M. flexor tibialis anterior	M. flexor tibialis internus 3
	-	-	M. flexor tibialis

			internus 4
	M. flexor tibialis externus?	M. flexor tibialis externus	M. flexor tibialis externus
Puboischiofemoralis externi	-	-	M. puboischiofemoralis externus 1
	M. puboischiofemoralis externus 2	-	M. puboischiofemoralis externus 2
	M. puboischiofemoralis externus 3	-	M. puboischiofemoralis externus 3
Grupo Dorsal Profundo	M. iliofemoralis	M. iliofemoralis	M. iliofemoralis
	M. puboischiofemoralis internus	M. iliofemoralis internus	M. puboischiofemoralis internus 1
	M. puboischiofemoralis internus	-	M. puboischiofemoralis internus 2

Tabla 5.3. Sinonimia de músculos de la cintura pélvica y miembro posterior en Sauropoda, teniendo en cuenta los trabajos de Borsuk-Bialynicka (1977), Wilhite (2003), y la presente contribución.

MÚSCULO	ORIGEN	NIVEL DE INFERENCIA	INSERCIÓN	NIVEL DE INFERENCIA	FUNCIÓN
IT1	margen laterodorsal craneal del ilion	I'	cresta cnemial de la tibia	I	extiende la articulación femorotibial
IT2	margen laterodorsal del ilion, por encima del acetábulo	I'	cresta cnemial de la tibia	I	extiende la articulación femorotibial
IT3	Margen laterodorsal caudal del ilion	I'	cresta cnemial de la tibia	I	extiende la articulación femorotibial
FMTE	superficie lateral de la barra femoral	I	cresta cnemial de la tibia	I	extiende la articulación femorotibial
FMTI	superficie anteromedial de la barra femoral	I	cresta cnemial de la tibia	I	extiende la articulación femorotibial
AMB1	tubérculo púbico	I	cresta cnemial de la tibia + tendón secundario a los flexores de los dígitos	I + I'	extiende la articulación femorotibial y aduce el miembro
ILFB	superficie lateral del ileon postacetabular	I'	trocánter lateral de la fíbula	I	flexiona la rodilla y abduce la articulación de la cadera
PIT	?		?		?
FTI1	superficie caudodorsal del isquion	II'	superficie caudolateral	II'	flexiona la unión femorotibial

proximal de la tibia					
FTI2	superficie caudolateral del ilion	II'	superficie caudolateral de la tibia	II'	flexiona la unión femorotibial
FTI3	tuberosidad isquial	I	superficie medial de la parte proximal de la tibia	I'	flexiona la unión femorotibial
FTI4	fascia ilioisquiádica	II'	superficie medial de la parte proximal de la tibia. Comparte tendón con el FTI 3	II'	flexiona la unión femorotibial
FTE	superficie lateral de ilion, caudal al origen del M. iliofemoralis y M. iliofibularis	I'	porción caudoproximal de la tibia	I'	colabora con la flexión de la unión femorotibial y extiende la articulación de la cadera
ADD1, 2	superficie lateral del isquión	I'	superficie caudomedial de la barra femoral	I'	aduce el miembro, retrae y rota el fémur medialmente
PIFE1	superficie craneomedial de la barra púbica	II	porción proximal del fémur, en el trocánter mayor, a través de un tendón común con el PIFE 2 y PIFE 3	II	rota el fémur anteriormente. Durante la fase de movimiento también es importante en la protracción, así como la de aducción
PIFE2	superficie caudolateral del pubis	II	comparte la inserción con	I	protrae y rota el fémur

			el PIFE 1 y PIFE 3		anterolateralmente y, en parte, aduce el miembro
PIFE ₃	superficie ventrolateral del isquion, entre los Mm. adductores 1 y 2	II	trocánter mayor del fémur, junto a los otros componentes PIFE	II	en combinación con la función abductora del M. iliofemoralis, habría contribuido la fijación de la cabeza femoral al acetábulo
ISTR	superficie caudomedial del isquion	I'	superficie lateral de la porción proximal del fémur (repisa trocantérica)	I	rota lateralmente el fémur, generando el “desplazamiento lateral” del cuerpo. Contribuye también en la extensión del fémur
IF	superficie lateral del ilion, por debajo del M. iliotibialis y por encima del acetábulo	I'	superficie lateral del fémur, entre el M. femorotibialis internus et externus	II	abduce el miembro. Junto a la acción abductora del M. puboisquiofemoralis externus, habría propiciado la estabilización del fémur en el acetábulo
PIFI ₁	superficie medioventral del ilion en <i>C. latirostris</i> , y abarcando también la parte proximomedial del isquion y la superficie ventral de las primeras costillas sacras en <i>A. mississippiensis</i>	II	superficie proximomedial del fémur	I	protrae el miembro y colabora con la aducción

PIFI2	últimas vértebras dorsales o ilion preacetabular	II	porción proximolateral del fémur	II	protrae y rota cranealmente y medialmente el fémur
GE	superficie craneal del la porción proximal del fémur	I'	?		flexiona la articulación femorotibial
GI	superficie lateroproximal de la tibia	I'	?	-	flexiona la articulación femorotibial
CFB	ilion postacetabular	I'	Cuarto trocánter femoral	I	retrae el miembro
CFL	Superficie lateral de los centros caudales + superficie lateral de los arcos hemales	I	Cuarto trocánter femoral	I	retrae el miembro

Tabla 5.4. Sitios de origen, inserción y función de la musculatura pélvica en los saurópodos Saltosaurinae. Basado principalmente en las inferencias obtenidas sobre el estudio de arcosaurios actuales desarrollado en el Capítulo 3 de esta contribución.

Grupo Triceps Femoris

Mm. iliotibiales (IT)

Es un músculo voluminoso y de gran superficie que forma la parte más notable del muslo y tiene un origen invariable a lo largo de la evolución de los reptiles, a partir de la superficie lateral de la lámina ilíaca y una inserción en la porción proximal de la tibia. En lepidosaurios se presenta el esquema más sencillo de este músculo, con una porción simple en *Sphenodon* y doble para saurios escamados, en ambos casos a partir de orígenes tendinosos (Zaaf et al., 1999; Fechner, 2009). En cocodrilos se origina a partir de tres cabezas separadas, desde el borde dorsolateral de la lámina ilíaca, el M. iliotibialis cranialis, M. iliotibialis medialis y M. iliotibialis caudalis. La cabeza anterior de este músculo, la más pequeña de las tres, se origina en la región próxima a la espina anterior del ilion. La porción media, la más extensa de las tres, se origina en la región mayor del borde dorsolateral. La tercera y más caudal de las cabezas lo hace por detrás y se ubica dorsalmente al M. iliofibularis. En Neornithes la cabeza anterior (M. iliotibialis cranialis) presenta un desarrollo relativo mayor que en cocodrilos, y la cabeza media se presenta como la menor de las tres (Carrano & Hutchinson, 2002). Al igual que en cocodrilos, la porción caudal es la que presenta mayor desarrollo. Las últimas dos cabezas, equivalentes al M. iliotibialis medialis y caudalis de cocodrilos, reciben en aves el nombre común de M. iliotibialis lateralis.

En arcosaurios actuales las tres cabezas separadas convergen con el M. ambiens y el Mm. femorotibiales, formando el tendón extensor de la rodilla que se inserta en la cresta cnemial de la tibia. En Neornithes, dicha inserción es a través de una patella (Carrano & Hutchinson, 2002), o bien, un ligamento patelar (Romer, 1923a).

En saltosaurinos, el origen de este músculo se ubica a lo largo del borde dorsal de la lámina ilíaca, sin evidencia osteológica de divisiones. Sin embargo, es probable que la subdivisión de este músculo en arcosaurios esté ligada a la expansión craneocaudal de la lámina ilíaca. Por ello, es esperable que esta subdivisión esté presente en saurópodos. En cuanto a la inserción, la misma habría

sido sobre la superficie dorsal de la cresta cnemial, al igual que en arcosaurios actuales (Figuras 5.8, 5.9, 5.10, 5.11).

Discusión. Dentro del grupo Triceps Femoris, el más conspicuo es el Mm. iliotibiales. Como fuera mencionado más arriba, en cocodrilos y aves este músculo presenta un patrón tripartito para el origen de sus cabezas. En dinosaurios se presentan situaciones diferentes. Galton (1969), Coombs (1979) y Wilhite (2003) proponen por lo menos dos porciones de origen para este músculo en hadrosaurios, ankylosaurios y saurópodos, respectivamente, mientras que Fechner (2009) reconstruye tres cabezas en *Plateosaurus*. Si bien los taxones que componen el soporte filogenético viviente del presente estudio indican un esquema de tres cabezas, al menos en los materiales examinados en este trabajo, no es posible discriminar porciones en el origen de este músculo (ver también Borsuk-Bialynicka, 1977: Fig. 17 B). Sin embargo, la porción craneal y caudal de este músculo probablemente haya tenido, al igual que en Neornithes, un desarrollo importante con relación a la extensión de las porciones pre y postacetabulares de la lámina ilíaca.

Acción. La acción del M. iliotibialis en los taxones analizados, al igual que en arcosaurios actuales, habría sido la de extender la articulación femorotibial, asistir al M. iliofemoralis en la abducción, flexionar la pata, así como también extender la cadera (Hutchinson, comunicación personal). Sin embargo, un aspecto particularmente interesante de la porción preacetabular del ilion de los saltosaurinos es la curvatura hacia los laterales (Salgado et al., 1997; Powell, 2003), lo que sugiere que la porción craneal del músculo habría funcionado mayormente con una componente craneocaudal, optimizando el trabajo de extensión del miembro. Esto, además, brindaría otra ventaja mecánica, ya que se estaría incrementando el brazo de momento de la porción craneal del músculo respecto de la articulación de la cadera.

Mm. femorotibiales (FMT)

Este músculo abarca casi toda la superficie de la diáfisis femoral. Al igual que el Mm. iliotibiales, en lepidosaurios se presenta el esquema más simplificado, siendo

una cabeza simple que abarca mayormente la superficie craneal del fémur y se inserta en la superficie proximocraneal de la tibia, de manera tendinosa (Zaaf et al., 1999; Hutchinson, 2002; Fechner, 2009).

En cocodrilos, este músculo presenta dos cabezas (M. femorotibialis externus / FMTE y M. femorotibialis internus / FMTI), mientras que en Neornithes la cabeza externa corresponde al M. femorotibialis lateralis (FMTL) y la interna se divide en M. femorotibialis medialis (FMTM) et intermedius (FMTI) (Hutchinson, 2001b; Carrano & Hutchinson, 2002). En cocodrilos, ambas cabezas se encuentran divididas por el M. iliofemoralis. La mayor de ellas se origina en la superficie craneal del fémur, extendiéndose a lo largo de la diáfisis. La menor se origina de la superficie caudal, inmediatamente detrás de la inserción del M. iliofemoralis.

El M. femorotibialis tiene un origen carnoso, sin embargo, tres líneas intermusculares están relacionadas con los límites del origen de este músculo, representando una condición ancestral para arcosaurios (Hutchinson, 2001b). La línea intermuscularis cranialis corre cranealmente en el fémur, separando las dos cabezas del M. femorotibialis. La línea intermuscularis caudalis se ubica sobre la cara caudal del fémur, marcando el límite entre el M. femorotibialis externus y los Mm. adductores femores. Ambas líneas intermusculares son caracteres ancestrales de los arcosauriformes (Hutchinson, op. cit.). La línea intermuscularis lateralis se localiza sobre la superficie lateral del fémur e indicaría alguna subdivisión del M. femorotibialis externus. Esta estructura se encuentra presente en algunos terópodos (Hutchinson, 2001b).

El fémur de los saltosaurinos presenta una estructura que se corresponde con la línea intermuscularis cranialis, la cual corre verticalmente por la línea media del hueso, desde el primer cuarto proximal hasta la altura del comienzo de los cóndilos distales. Dicha estructura establecería el límite craneal entre el M. femorotibialis externus e internus (Hutchinson, 2001b). Ambas cabezas se dirigen cranealmente para insertarse sobre la superficie proximal de la tibia, craneolateralmente sobre la cresta cnemial, junto al M. iliotibialis (Figuras 5.10, 5.11).

Discusión. Una de las principales diferencias en la reconstrucción de este músculo respecto a trabajos previos es la subdivisión de las cabezas. El M.

femorotibialis tiene un origen carnoso o directo en arcosaurios actuales, por lo que no existe un correlato óseo directo para este músculo, como estrías o rugosidades. Sin embargo, el origen de este músculo está asociado con la línea intermuscularis cranialis, estructura presente tanto en los taxones actuales como en saltosaurinos. La presencia de la línea intermuscularis cranialis en saltosaurinos permite delimitar el origen del músculo M. femorotibialis. Por ello, es posible reconstruir y diferenciar los límites de las porciones de este músculo. Una situación similar se describe en *Hypsilophodon*, en el cual se han descrito estructuras asignables a las líneas intermusculares mencionadas más arriba (Galton, 1969: Figs. 8, 10). Tanto Borsuk-Bialynicka (1977: Fig. 17 B) como Wilhite (2003) no establecen subdivisiones de este músculo para saurópodos, y ubican su origen sobre la superficie craneal, medial y lateral del fémur, abarcándolo como una sola masa muscular. El fémur de los ankylosaurios descritos por Coombs (1979) tampoco presenta sitios diferenciales de origen de las porciones de este músculo. Por otro lado, Langer (2003) y Fechner (2009) reconstruyen tres porciones para este músculo en sauropodomorfos basales, si bien con cierto grado de especulación. Wilhite (2003) infiere un M. femorotibialis robusto para *Apatosaurus* y *Camarasaurus*, basándose en el tamaño relativo de la cresta cnemial y el desarrollo del fémur, respectivamente. Si estas relaciones son ciertas, entonces, tanto *Neuquensaurus* como *Saltasaurus* deberían haber desarrollado un gran femorotibialis, teniendo en cuenta el tamaño relativo de este hueso dado por el gran desarrollo lateromedial del fémur, característica de los saurópodos (Raath, 1972; Gauthier, 1986; McIntosh, 1990; Wilson & Sereno, 1998; Otero & Vizcaíno, 2008) y la presencia de una comba lateral, típica de los titanosauriformes (Salgado et al., 1997), a lo que hay que sumar el tamaño relativo de la cresta cnemial.

Acción. En cocodrilos y en aves, el M. femorotibialis es un músculo que actúa extendiendo la unión femorotibial; en mamíferos, el grupo cuadriceps femoris, de origen e inserciones análogas, posee la misma acción, extendiendo la articulación femorotibiorrotuliana (Sisson, 1982). En los saltosaurinos, el modo de acción de este músculo sería similar, más allá de la ausencia de patella, debido al gran desarrollo de cóndilos fibulares en el fémur, lo que habría favorecido alcanzar una función análoga a la de arcosaurios actuales, alejando la línea de acción del mismo de la articulación de la rodilla.

M. ambiens (AMB)

Ancestralmente, este músculo se presenta de manera simple y se mantiene de esta forma hasta las aves, exceptuando en cocodrilos, con dos porciones presentes. La única cabeza de este músculo presente en reptiles actuales no crocódilianos se origina en el tubérculo púbico (o proceso ambiens), ubicado cranealmente en el pubis, cerca de la unión pubo-ilíaca. El *M. ambiens* se inserta en la cresta cnemial, junto al *M. femorotibialis* y *M. iliotibialis*, uniéndose, además, a la cabeza externa del *M. gastrocnemius*, sobre la superficie externa del miembro. Esta estructura, en arcosauriformes está representada por una rugosidad proximal ubicada craneolateralmente (Hutchinson, 2001a). En cocodrilos, el origen concreto de las porciones no es del todo claro, por lo que las interpretaciones varían de acuerdo con los distintos autores. Romer (1923a) discrimina una cabeza mayor y una menor. La primera se origina en la unión craneal del ilion y la rama preacetabular del isquion. Cerca de la rodilla, se une a la cabeza externa del *M. gastrocnemius*. La cabeza más pequeña se origina de la base del pubis y se une al *M. iliotibialis*. Wilhite (2003) reconoce una cabeza craneal que se origina del margen dorsolateral del isquion y se inserta en el vientre del *M. femorotibialis*. La cabeza caudal se origina en la zona de unión del pubis con el isquion y se dirige hasta la unión femorotibial, donde se acopla al *M. gastrocnemius*.

En Neornithes, este músculo consiste en una sola cabeza, equivalente a la cabeza principal de cocodrilos, originándose en la región de la espina pública o apófisis pectínea. La localización de la inserción varía con los diferentes autores. Una posibilidad es que se inserte en la cresta cnemial junto a los músculos del grupo triceps femoris (Romer, 1923a; Carrano & Hutchinson, 2002: Fig. 3 E); la otra es que se una al tendón del *M. gastrocnemius* y se inserte en el pie con alguno de los flexores digitales (Vanden Berge, 1982).

En los saltasaurinos se origina en el tubérculo púbico y se inserta, al igual que en arcosaurios actuales, en la cresta cnemial. La inserción accesoria en la cabeza externa del *M. gastrocnemius* no es posible de definir en los fósiles, por lo que se le asigna un nivel de inferencia I' (Figuras 5.8, 5.9, 5.10, 5.11).

Discusión. En el material examinado no es posible reconocer la naturaleza doble del origen del *M. ambiens* (ver también, Romer, 1923b; Galton, 1969; Coombs, 1979; Carrano & Hutchinson, 2002; Wilhite, 2003; Fechner, 2009). Si bien se sabe que el origen es doble para cocodrilos y simple para el resto de los reptiles actuales, la condición en dinosaurios en general, y en saurópodos en particular, no es tan clara. En el presente trabajo se le asignan niveles de especulación distintos a ambas cabezas. La porción craneal se origina en el margen dorsolateral del proceso púbico del isquión para insertarse en la cresta cnemial (Nivel de Inferencia II). La porción caudal corresponde a la porción que se encuentra en *Neornithes*, con un origen en la porción caudal del pubis en cocodrilos y en la apófisis pectínea en Aves. Se une luego al tendón del *M. gastrocnemius* y se inserta en el calcáneo (Nivel de Inferencia I). Wilhite (2003) no hace referencia a la inserción en la cresta cnemial en saurópodos. Además de la inserción sobre el *M. gastrocnemius*, dicho autor propone una sobre la superficie proximocraneal de la fíbula. Esto último podría darse en el caso de los saltosaurinos, ya que esa región lleva sobre su superficie marcas a modo de pequeñas estrías orientadas preferentemente en dirección vertical. Borsuk-Bialynicka (1977: Fig. 17 B) ilustra un origen e inserción correspondientes al *M. ambiens* craneal.

Acción. Este músculo presenta diferentes acciones, dependiendo del grupo. En cocodrilos actúa extendiendo la junta femorotibial. En *Neornithes* contribuye a la extensión del tibiotarso y a la aducción de la pata. El homólogo de mamíferos, el *M. pectineus*, aduce el miembro y flexiona la articulación de la cadera (Sisson, 1982). Debido a la condición parasagital y al origen e inserción similares, este músculo podría presentar en saltosaurinos una acción combinada, extendiendo la junta femorotibial por un lado, y aduciendo el miembro por el otro.

M. iliofibularis (ILFB)

Es un músculo que se mantiene constante dentro de Reptilia, sin subdivisiones. Su origen varía levemente, dependiendo del grupo, aunque siempre a partir de la superficie caudal de la lámina iliaca (Hutchinson, 2001a), ya sea

caudodorsalmente (*Sphenodon*), o caudoventralmente (lepidosaurios) (Zaaf et al., 1999; Fechner, 2009).

En arcosaurios actuales, este músculo se origina en la superficie lateral del ilion, en la región postacetabular. En cocodrilos se ubica ligeramente ventral al M. iliotibialis, entre las cabezas media y caudal, a partir de un origen carnoso (Wilhite, 2003). En Neornithes, su tamaño es mayor; se origina en la cresta ilíaca postacetabular, extendiéndose craneocaudalmente, y ubicándose debajo del M. iliotibialis lateralis. El M. iliofibularis se inserta en una prominente cicatriz ubicada craneolateralmente sobre la superficie lateral de la fíbula (Hutchinson, 2002: Fig. 4 C, D; Fechner, 2009; Vanden Berge & Zweers, 1993). Un tendón secundario se inserta en la zona de origen del M. gastrocnemius.

En *Neuquensaurus*, *Saltasaurus* y *Rocasaurus*, el M. iliofibularis se origina en el proceso postacetabular del ilion, aunque no es posible establecer un origen preciso para este músculo, debido a la ausencia de marcas en la superficie del hueso (Nivel de Inferencia I'). Este músculo se inserta en la tuberosidad lateral de la fíbula, en una notable cicatriz en relieve, aproximadamente en la mitad de la diáfisis, la cual es característica de los saltosaurinos (Otero, 2010a) y su correlato osteológico se encuentra presente en arcosaurios actuales (Nivel de Inferencia I). Este trocánter lateral se encuentra más desarrollado en *Neuquensaurus* que en *Saltasaurus*, lo cual es interpretado como un carácter diagnóstico del primer género (Powell, 2003; Otero, 2010a). La inserción secundaria en el M. gastrocnemius probablemente haya estado presente en saltosaurinos, ya que se encuentra en arcosaurios actuales (Nivel de Inferencia I') (Figura 5. 10).

Discusión. El correlato osteológico del origen de este músculo no existe en dinosaurios (Romer, 1923b; Galton, 1969; Coombs, 1979; Carrano & Hutchinson, 2002; Wilhite, 2003; Fechner, 2009). Al igual que en cocodrilos actuales, el origen de este músculo en dinosaurios habría sido carnoso. Este músculo presenta controversias en el sitio de inserción. Borsuk-Bialynicka (1977: Fig. 17 B), la ubica caudolateralmente, sobre la porción proximal de la fíbula, en lugar de craneolateralmente, como aquí se interpreta. La mencionada autora, además, propone a la tuberosidad lateral como lugar de origen para el músculo M. flexor digitorum longus (ver también Wilson & Sereno, 1998; Curry Rogers, 2009). Respecto de esto último, no existen razones para sostener la opinión de estos

autores debido a que, tanto cocodrilos como aves presentan la inserción del M. iliofibularis sobre una prominencia proximolateral de la fíbula, topológicamente similar a la tuberosidad lateral que se encuentra en todos los Eusauropoda (Wilson & Sereno, op. cit.), y notablemente desarrollada en los taxones estudiados aquí. Wilhite (2003) opina que es más factible una inserción más distal del M. iliofibularis (concretamente, sobre la tuberosidad lateral), debido a que, de esta manera, el músculo en cuestión tendría más ventaja mecánica que si se insertara proximalmente.

Acción. En arcosaurios actuales, el M. iliofibularis flexiona la articulación de la rodilla, extiende y abduce la cadera (Hutchinson, comunicación personal). Los saltosaurinos, al igual que las aves, poseen los lóbulos pre- y postacetabulares del ilion muy desarrollados y expandidos lateralmente (Salgado et al., 2005), en comparación con arcosaurios basales (i. e., cocodrilos). Ello, sumado al gran desarrollo de la tuberosidad lateral, estaría generando una línea de acción para este músculo con predominancia craneocaudal.

Mm. adductores femores (ADD)

En lepidosaurios la única porción de este músculo toma su origen del ligamento puboisquiático (Zaaf et al., 1999; Hutchinson, 2001a, 2002; Fechner, 2009), mientras que en arcosaurios actuales presenta dos cabezas; ambas se originan en la superficie lateral del isquion y se insertan en la porción caudal de la diáfisis del fémur.

El M. adductor femoris 1 (Puboischiofemoralis pars medialis de Aves), en cocodrilos, se origina carnosamente en la superficie craneolateral del isquion, sobre o cerca del proceso obturador, separado del ADD2 por el M. puboischiofemoralis externus 3. En Neornithes el patrón es similar, con la diferencia que el origen no se limita al borde craneolateral sino que se extiende craneocaudalmente desde la región postacetabular, hasta el origen del M. flexor cruris medialis. Este músculo se inserta, en ambos casos, a lo largo de la superficie caudal de la diáfisis del fémur, hasta la zona de comienzo de los cóndilos.

El M. adductor femoris 2 (*Puboischiofemoralis pars lateralis* de Aves), en cocodrilos, se origina en la superficie caudolateral del isquion y se inserta, al igual que el M. adductor femoris 1, sobre la superficie caudal del fémur. En Aves, el origen se mantiene sobre la superficie topológicamente similar, aunque el patrón es, al igual que para el M. adductor femoris 1, más alargado craneocaudalmente, justo por encima de este último. Como resultado, ambas cabezas se disponen cercanamente y paralelas en dirección craneocaudal (Carrano & Hutchinson, 2002, Fig. 3 E). El patrón de inserción es similar al del M. adductor femoris 1. Hutchinson (2001b) propone una inserción lateral para arcosaurios actuales; entre la línea intermuscularis caudalis mencionada más arriba y la cresta aductora (medialmente) (cresta supracondylaris medialis de aves, Ballman, 1969; Baumel & Witmer, 1993). Esta estructura, con aspecto de cicatriz, está presente en muchos reptiles, y se ubica en la superficie caudal de la diáfisis femoral, distal respecto del cuarto trocánter (Hutchinson, op. cit.).

En saltosaurinos, al igual que en arcosaurios actuales, el M. adductor femoris se origina de la superficie lateral del isquion, al igual que cocodrilos actuales, ambas cabezas están separadas por el M. puboischiofemoralis externus 3. Teniendo en cuenta que en cocodrilos el origen de este músculo es carnoso (Romer, 1923a; Wilhite, 2003), es posible que ésta haya sido la condición en saurópodos. Este músculo se inserta en la superficie caudal del fémur.

Discusión. La línea intermuscularis caudalis y la cresta aductora son estructuras ligadas a la inserción del M. adductores femores en arcosaurios actuales (Hutchinson & Gatesy, 2000; Hutchinson, 2001b). Si bien este músculo presenta orígenes e inserciones carnosas para este grupo, en dinosaurios puede o no dejar marcas. No existe separación entre ambas cabezas del músculo para *Alligator* (Wilhite, 2003), y el origen se ubica a lo largo de toda la superficie lateral de isquion (Coombs, 1979), pese a que la división de este grupo muscular en dos partes es una sinapomorfía de Archosauria (Hutchinson & Gatesy, 2000). Para saurópodos, Wilhite (2003) propone un origen similar al de cocodrilos y algún origen de la superficie caudolateral del pubis. En *Hypsilophodon*, sin embargo, se registran estrías longitudinales a partir de las cuales se infirió el origen (Galton, 1969). Puesto que ni en saltosaurinos ni en otros saurópodos estudiados hasta el

momento existen correlatos osteológicos para este músculo, se le asigna un Nivel de Inferencia I', tanto al origen como a la inserción.

Acción. Este músculo es el principal aductor del fémur en cocodrilos. En aves, además, colabora con la extensión de aquel hueso. En mamíferos existen varios músculos que colaboran con la aducción del miembro posterior. Sin embargo, el M. adductor propiamente dicho se correspondería con el M. adductor femoris reptiliano y aviano, en tanto comparte un origen e inserción similares. Su acción es aducir el miembro, extender la articulación de la cadera y rotar el fémur medialmente (Sisson, 1982; Vanden Berge, 1982).

En cuanto a los saurópodos, los extremos distales de los isquiones del clado Macronaria se encuentran orientados en el mismo plano (coplanados sensu Wilson & Sereno, 1998). Ésta habría sido la condición en *Neuquensaurus* y *Saltasaurus*, para la cual la línea de acción del M. adductor femoris habría adicionado una importante componente craneocaudal, permitiendo generar una acción combinada que incluiría aducción del miembro, rotación medial del fémur y retracción.

M. ischiotrochantericus (ISTR)

En lepidosaurios existen controversias respecto del origen de este músculo, en tanto algunos autores lo ubican en la superficie medial de la lámina isquiática en *Sphenodon* (Hutchinson, 2001a, 2002), mientras que otros proponen un origen de la superficie lateral de la misma estructura (Fechner, 2009). En cuanto a saurios escamados, el origen es medial. En cocodrilos, este pequeño músculo se origina en la superficie caudomedial del isquion. En Neornithes, su homólogo, el M. ischiofemoralis (ISF), se origina de la superficie lateral del mismo hueso y la membrana ilio-isquiática y se inserta en la porción proximal del fémur, sobre la superficie caudolateral, distal al trocánter mayor (Hutchinson, 2001b).

En saurópodos se asume un origen a partir de la porción caudomedial del isquión, como en cocodrilos. En cuanto a la inserción, Novas (1996) (ver también, Hutchinson, 2001b) propone para terópodos una inserción sobre la porción caudal de la repisa trocantérica, un proceso sigmoideo sobre la superficie lateral de la porción proximal del fémur, ubicado lateralmente al cuarto trocánter y distal al

trocánter mayor. En Dinosauriformes, ancestralmente, la repisa trocantérica es una estructura prominente. Ornitisquios y saurisquios presentan la condición derivada de una repisa reducida o, incluso, ausente (Novas, 1996). El fémur de los saltosaurinos presenta, en ese lugar, una estructura sigmoidal a recta, elongada en dirección vertical, que representaría la repisa trocantérica. En tal caso, el M. ischiotrochantericus se insertaría sobre ella. Según Hutchinson (2001b), esta estructura se conserva a lo largo de la evolución de los arcosaurios y las diferencias en la forma de la misma sólo representarían variaciones en el estado del carácter.

Discusión. Si bien en los materiales analizados el M. ischiotrochantericus no presenta marcas de origen, en otros dinosaurios, como *Thescelosaurus* (Galton, 1969) y *Euoplocephalus* (Coombs, 1979), se registran áreas en forma de repisa y de superficie rugosa, respectivamente. No se hace referencia a este músculo en los trabajos de Wilhite (2003) y Borsuk-Bialynicka (1977). Sin embargo, no inferir la presencia de este músculo en saltosaurinos requeriría de un alto nivel de especulación (Nivel de Inferencia III'), puesto que está presente tanto en cocodrilos como en Neornithes. En arcosaurios actuales, el M. ischiotrochantericus se inserta caudolateralmente en el fémur, cerca del trocánter mayor. En dinosauromorfos, el correlato óseo para la inserción de este músculo es la repisa trocantérica (Novas, 1992; Hutchinson, 2001b). Los saltosaurinos poseen una estructura equivalente, por lo que el M. ischiotrochantericus se habría insertado allí. En arcosaurios existe un amplio consenso en ubicar la inserción del ischiotrochantericus sobre la superficie caudolateral del fémur, debajo del trocánter mayor (Romer, 1923a; Galton, 1969; Coombs, 1979; Hutchinson, 2001b; Carrano & Hutchinson, 2002; Wilhite, 2003), sin embargo, son pocos los autores que especifican el preciso sitio de inserción en dinosaurios (Hutchinson, 2001b; Carrano & Hutchinson, 2002).

Acción. En aves, este músculo actúa rotando lateralmente el fémur, generando el desplazamiento lateral del cuerpo. El M. ischiotrochantericus contribuye también en la extensión del fémur.

El M. gemellus de mamíferos, cuyo origen e inserción es similar al M. ischiotrochantericus de arcosaurios actuales, comparte la misma función, por lo que es de esperar que en los taxones estudiados tenga la misma acción de rotar el fémur lateralmente.

Mm. Gastrocnemii (G)

Es el músculo más importante de la parte baja de la pata. En saurios y cocodrilos está conformado por dos cabezas (M. gastrocnemius externus / GE y M. gastrocnemius internus / GI), mientras que Neornithes presentan tres (M. gastrocnemius lateralis / GL; M. gastrocnemius medialis / GM y M. gastrocnemius internus / GI). En lepidosaurios, la cabeza más externa o lateral se origina en la superficie caudolateral del fémur, cerca del cóndilo lateral, mientras que la porción medial se origina en la superficie caudolateral de la porción proximal de la tibia. Ambas porciones forman la fascia plantaris, insertándose en el metatarsiano V y en las falanges II-V, dependiendo del grupo (Hutchinson, 2002; Fechner, 2009). En arcosaurios actuales, la cabeza externa se origina en la porción distal y caudal del fémur. La más interna se origina en la superficie proximomedial de la tibia. Ambas cabezas se insertan vía tendón en la superficie plantar del pie. La porción intermedia de aves se origina en el cóndilo medial del fémur y se inserta en el hipotarso (Fechner, 2009).

En saltosaurinos, no existe evidencia de origen doble en el fémur, por lo que se asume un único sitio, al igual que en cocodrilos (GE). La cabeza interna se origina en la superficie proximal de la tibia, como en arcosaurios actuales. La inserción en el pie no se discutirá en el presente análisis (Figuras 5.10, 5.11).

Discusión. El único antecedente de reconstrucción de este músculo en dinosaurios es el de *Opisthocoelicaudia skarzynskii* (Borsuk-Bialynicka, 1977), en donde no se reconocen subdivisiones; y el de *Tyrannosaurus rex* (Carrano & Hutchinson, 2002), en donde se reconstruye la porción lateral y la medial. En el presente trabajo se han reconstruido las porciones externas e internas de este músculo, ya que son las que tienen en común con arcosaurios actuales (Nivel de Inferencia I'). Reconstruir la porción media, la cual está presente sólo en Neornithes, requiere más especulación (Nivel de Inferencia II').

Acción. En Neornithes este músculo extiende el metatarso y flexiona los dedos. En mamíferos, flexiona la unión femorotibial. En saltosaurinos, la acción sería similar a la de mamíferos, debido a la similitud que este músculo posee, en cuanto a su origen e inserción, respecto de los especímenes patagónicos.

*Mm. caudofemorales**M. caudofemoralis brevis (CFB)*

En lepidosaurios se origina en la superficie medial de la porción caudal de la lámina ilíaca (Hutchinson, 2001a; Fechner, 2009), pudiendo abarcar en algunos grupos (geckos) los procesos transversos de las últimas dos vértebras sacras (Zaaf et al., 1999). Se inserta en la superficie proximocaudal del fémur.

En *Caiman latirostris* se origina en la porción caudal del ilion, así como de las caras laterales del cuerpo y la base de los procesos transversos. En aves, su homólogo, el *M. caudofemoralis pars pelvica (CFP)*, se origina en la superficie lateral del ilion postacetabular, por detrás del origen del *M. ischiofemoralis* y debajo del *M. iliofibularis*, a partir de una estructura denominada *concovitas infracristalis illi* (Gadow, 1891). Tanto en cocodrilos como en aves se inserta en el fémur, proximomedialmente, cerca del cuarto trocánter, proximalmente a la inserción del *M. caudofemoralis longus*.

Teniendo en cuenta la condición en arcosaurios actuales, el origen de este músculo en saltosaurinos habría sido a partir del ilion postacetabular. No se observan sitios diferenciales de inserción sobre el cuarto trocánter, por lo que este músculo podría haber compartido un tendón común con el *M. caudofemoralis longus*. Se le asigna un Nivel de Inferencia I a esta inserción, teniendo en cuenta que tanto en cocodrilos como en aves actuales también lo hace sobre el cuarto trocánter (Figuras 5.8, 5.9, 5.10, 5.11).

Discusión. El ilion de los saltosaurinos no presenta ninguna estructura asociada a la inserción del *M. caudofemoralis brevis*, aunque no reconstruirlo implicaría un Nivel de Inferencia III'. Se infiere, por ello, su presencia, con un origen carnoso. En cocodrilos, el CFB se origina de la superficie medial del ilion postacetabular, mientras que en Neornithes lo hace a partir de la superficie lateral de la misma estructura. En algunos dinosaurios, como *Thescelosaurus* y *Tyrannosaurus*, este músculo tiene un origen a partir de la *brevis shelf* o *brevis fossa*, estructura ubicada entre la superficie lateral y medial del proceso postacetabular del ilion (Galton, 1969; Hutchinson, 2001b). Esto indicaría un

cambio en el origen de este músculo en la línea filogenética que conduce a las aves, desde una región medial (en cocodrilos) a una lateral (en aves), representando el de *Tyrannosaurus* un estado transicional

En saurópodos, Wilhite (2003) ubica el origen de este músculo a partir de la última o las dos últimas vértebras sacras, así como de la superficie ventral del ilion. Asimismo, este autor propone una reducción del M. caudofemoralis brevis en saurópodos con relación a arcosaurios actuales, debido al menor desarrollo relativo de la porción postacetabular del ilion de los primeros. Ninguno de los iliones examinados muestran estructuras asociadas al M. caudofemoralis brevis; sin embargo, no reconstruirlo implicaría un Nivel de Inferencia III' y, por ende, más especulación, ya que tanto cocodrilos como aves poseen el músculo. Por ello se infiere la presencia del CFB en saltosaurinos (Nivel de Inferencia I'). Borsuk-Bialynicka (1977: Fig. 15) ilustra una inserción para este músculo sobre una pequeña tuberosidad ubicada lateralmente respecto del cuarto trocánter. Esto último difiere respecto de los materiales analizados, por cuanto este músculo, como se mencionó más arriba, comparte inserción con el M. caudofemoralis longus.

Acción. El CFB contribuye a la retracción del fémur junto al M. caudofemoralis longus.

M. caudofemoralis longus (CFL)

En lepidosaurios, así como en cocodrilos este músculo se origina en las caras laterales de los arcos hemales, la base de los cuerpos vertebrales, y la porción proximal de la base de los procesos transversos. En las primeras caudales de *C. latirostris* no toma la porción más proximal de los mismos: sólo abarca el cuerpo y los arcos hemales. A partir de la quinta caudal, el origen no sólo incluye el arco hemal y el cuerpo, sino también la base de los procesos. La extensión de este músculo en los ejemplares analizados es hasta la caudal trece inclusive. En lepidosaurios el M. caudofemoralis longus se inserta en la superficie caudal de la porción proximal del fémur (Zaaf et al., 1999; Hutchinson, 2002; Fechner, 2009), con un tendón secundario que se dirige al origen del M. gastrocnemius

(Hutchinson, 2002). En cocodrilos se extiende craneoventralmente, aumentando de tamaño para insertarse, vía tendón, en el cuarto trocánter del fémur. Al igual que en lepidosaurios, dicho tendón se divide y continúa hacia abajo, paralelamente a la pata, uniéndose al tendón del *M. gastrocnemius*.

En la línea de las aves (i. g., Maniraptora), el cuarto trocánter se reduce sustancialmente (Gatesy, 1990; Hutchinson, 2001b), por lo tanto, en Neornithes, el *M. caudofemoralis pars caudalis* (CFC), homólogo al *M. caudofemoralis longus*, tiende a reducirse y el tendón secundario a perderse por completo.

Salgado & García (2002) observaron ciertas modificaciones en las caudales proximales de algunos titanosaurios (e. g., *Laplatasaurus araukanicus*). Estos cambios comprometen la inclinación y desarrollo de las caras laterales y el ancho de la cara ventral. Esto se traduce en que las caras laterales de las vértebras 7-8 de los especímenes analizados por Salgado & García (op. cit.) se inclinan hacia afuera, determinando que la cara ventral se estreche. Esto establece la formación de una cara lateral secundaria a partir de las vértebras subsiguientes. Según estos autores, dicha variación tiene un correlato directo con la distribución de los paquetes del *M. caudofemoralis longus*. En este sentido, sobre las caras laterales primarias de las vértebras caudales proximales, debajo de los procesos transversos, se dispondría dicho músculo, extendiéndose, hasta aquella vértebra en donde se observa la última traza de la cara primaria. Por otro lado, Gallina & Otero (2009) proponen como sitio adicional de origen de este músculo, la base de los procesos transversos para saurópodos, abarcando, entonces todo el volumen comprendido en el espacio hipoaxial.

En lo que respecta a los saltosaurinos, existen dos patrones interesantes. Por un lado, se observa en los centros vertebrales de las caudales anteriores el reemplazo de las caras primarias por las secundarias; por el otro, las caras laterales de los arcos hemales anteriores presentan una expansión craneocaudal marcada, lo que podría representar un sitio de origen para el *M. caudofemoralis longus* (Wilhite, 2003). Este músculo se inserta en el cuarto trocánter de fémur, junto al *M. caudofemoralis brevis* (Figuras 5.10, 5.11).

Discusión. El preciso origen del *M. caudofemoralis longus* es un tema de debate tanto en arcosaurios extintos como actuales (Reese, 1915; Romer, 1923a; Galton, 1969; Borsuk-Bialynicka, 1977; Carrano & Hutchinson, 2002; Wilhite,

2003). Existen dos inconvenientes principales en reconstruir este músculo en fósiles. Si bien en lepidosaurios y cocodrilos (e. g., *Caiman latirostris* y *Alligator mississippiensis*) se origina a partir de las caras laterales de los arcos hemales y de los cuerpos vertebrales caudales, el sitio de origen en dinosaurios no está del todo claro, puesto que no se especifica el área precisa de origen (ver al respecto Romer, 1923a; Galton, 1969; Borsuk-Bialynicka, 1977; Carrano & Hutchinson, 2002; Wilhite, 2003). En saltosaurinos, sobre la base del patrón presente en lepidosaurios, las disecciones hechas en *C. latirostris* y teniendo en cuenta el patrón observado por Salgado & García (2002), Wilhite (2003) y Gallina & Otero (2009) para saurópodos en general, se asume un origen en las caras laterales primarias de las vértebras caudales anteriores, así como de las superficies laterales de los arcos hemales anteriores y la base de los procesos transversos. En primera instancia, no existe un acuerdo sobre la ubicación del origen preciso. En cocodrilos, Romer (1923a) y Galton (1969) lo ubican en los lados y la superficie ventral de las vértebras caudales proximales, mientras que Wilhite (2003) propone un origen a partir de la superficie ventral de las caudales proximales, así como de los primeros trece arcos hemales, basándose en disecciones de *Alligator mississippiensis*. En segundo lugar, en reconstrucciones previas de este músculo en dinosaurios (Borsuk-Bialynicka, 1977; Coombs, 1979), la ubicación del origen no es clara, debido a que no se hace mención a las superficies concretas de sujeción a la vértebra. Con los materiales que se dispone, y siguiendo los criterios de Salgado & García (2002) y Wilhite (2003), se asume en esta contribución que el M. caudofemoralis longus se origina en las superficies laterales primarias de las vértebras caudales proximales, así como de las superficies laterales de los arcos hemales proximales. Respecto a la inserción, si bien los cocodrilos lo poseen, se perdió completamente en la línea aviana (Hutchinson, 2001b). Reconstruir esta porción en saltosaurinos implicaría, entonces, un Nivel de Inferencia II'.

Borsuk-Bialynicka (1977) propone un origen a partir de las caras laterales y ventrales de las últimas vértebras sacrocaudales y las primeras caudales. Asimismo, propone un desarrollo pobre de este músculo en saurópodos debido a la notable reducción en este grupo del cuarto trocánter.

Acción. El M. caudofemoralis longus es el principal retractor del miembro, contribuyendo, también, con la aducción y la rotación del eje mayor del miembro.

Grupo Flexor Cruris

Las homologías de este grupo muscular no están del todo esclarecidas. En este trabajo se seguirá el esquema de Romer (1923a), actualizado por Hutchinson (2001a; 2002) y Carrano & Hutchinson (2002), el cual toma en cuenta, además, el patrón existente en Neornithes. La configuración máxima de este grupo, observado en cocodrilos, es de seis músculos, mientras que en aves se mantienen sólo dos.

M. puboischiotibialis (PIT)

En lepidosaurios se presenta el esquema más completo para este músculo, con hasta tres porciones, a partir del ligamento puboischiotibial, el ligamento ilioischiotibial, y el tubérculo púbico en Squamata (Zaaf et al., 1999), y de la sínfisis isquiopúbica en *Sphenodon* (Fechner, 2009). El *M. puboischiotibialis* se inserta en la superficie proximomedial de la tibia (Zaaf et al., 1999; Hutchinson, 2002; Fechner, 2009). En cocodrilos, el origen de este músculo es sobre una cicatriz ubicada sobre la terminación proximal del proceso obturador del isquion. No se hace referencia a este músculo en los trabajos de Borsuk-Bialynicka (1977) y de Wilhite (2003). El PIT tampoco se encuentra en Neornithes. Hutchinson (2001a) propone la pérdida de este músculo para Dinosauromorpha.

Discusión. La reconstrucción de este músculo para sauropodomorfos basales es altamente especulativa (Fechner, 2009). Reconstruirlo en saurópodos implicaría un Nivel de Inferencia II', por lo que se infiere su ausencia en Saltosaurinae.

Mm. flexor tibialis internus (FTI)

Este grupo muscular conflictivo se presenta muy variable en cuanto a la conformación de sus componentes, de acuerdo al criterio de cada autor. En lepidosaurios no existe consenso acerca del número de cabezas que lo conforman. Algunos autores consideran dos porciones (Zaaf et al., 1999; Hutchinson, 2002),

mientras que otros identifican tres (Fechner, 2009). En *Sphenodon* se origina en las vértebras caudales proximales y en la superficie caudolateral del isquion, mientras que en Squamata el origen de este músculo es a partir de esta última estructura y del ligamento ilioisquiático (Zaaf et al., 1999; Hutchinson, 2002; Fechner, 2009), mientras que se inserta tendinosamente en la superficie proximolateral de la tibia.

Cuatro de las seis cabezas del Grupo Flexor Cruris de cocodrilos corresponden al M. flexor tibialis internus. El FTI1 se origina en la superficie caudodorsal del isquion, sobre una débil cicatriz. Se inserta en la superficie caudolateral proximal de la tibia. El FTI2 se origina en la cara caudolateral del ilion, por detrás del IT3, y se inserta con el FTI1 y el PIT sobre la cara caudolateral de la tibia. El FTI3 se origina en la tuberosidad isquial, mientras que su homólogo de aves, el M. flexor cruris medialis se origina en la superficie caudolateral del isquion, detrás del origen del M. puboischiofemoralis pars medialis. Tanto en cocodrilos como en aves, el FTI3 se inserta en una pequeña cicatriz sobre la superficie medial de la parte proximal de la tibia, junto al M. flexor cruris lateralis pars pelvica, en el caso de las aves. El FTI 4 se origina de la fascia ilioisquiática y comparte un tendón común con el M. flexor tibialis internus 3 (Carrano & Hutchinson, 2002).

Los FTI1 y 2 no se encuentran presentes en Neornithes, por lo que la presencia en Saltasaurinae correspondería a un Nivel de Inferencia II', puesto que no hay evidencias osteológicas en los taxones estudiados. El FTI 4 tampoco se encuentra en Neornithes, y su origen en cocodrilos es a partir de tejido blando (fascia ilioisquiática). Por ello, la reconstrucción de este músculo en saltasaurinos corresponde a un Nivel de Inferencia II'.

En cuanto al FTI3, el isquion de los saltasaurinos posee una estructura rugosa, en la superficie caudal, a la altura del pedicelo púbico, que representaría la tuberosidad isquial. Si la homología es correcta, entonces dicha cicatriz correspondería al origen del FTI3. Esta interpretación coincide con la brindada para cocodrilos y Neornithes (Nivel de Inferencia I). No se observan correlatos osteológicos para la inserción en la tibia de los taxones estudiados (Nivel de Inferencia I') (Figuras 5.8, 5.9, 5.10, 5.11).

Discusión. Wilhite (2003) menciona el M. flexor tibialis internus 1, 2 y 3 para cocodrilos, bajo los nombres de M. flexor tibialis internus medialis, posterior y anterior, respectivamente y con el mismo origen, mientras que no hace mención del M. flexor tibialis internus 4. La inserción es diferente, en tanto las tres cabezas se reúnen en un tendón común y se insertan sobre la superficie caudoventral de la tibia. Para saurópodos, al menos una cabeza, presumiblemente el M. flexor tibialis internus 2, se originaría en la superficie caudal del ilion, posteriormente al pedicelo isquiático. Otra cabeza, el M. flexor tibialis internus 3, puede haber tenido origen en la superficie lateral del pedicelo ilíaco del isquion. El M. flexor tibialis internus 1 se encuentra ausente en este grupo según Wilhite (op. cit.). Las cabezas de este músculo se insertan sobre la superficie caudoproximal de la tibia. Borsuk-Bialynicka (1977: Fig. 17), en cambio, ilustra dos porciones de este músculo, una que se origina en la superficie caudolateral del ilion y la otra en la superficie proximolateral del ilion. La primera, por ubicación, correspondería al FTI2 cocodriliano. La segunda correspondería al FTI3. Dicho autor no hace mención al FTI1 ni al FTI4. En ankylosaurios se hace mención a un FTI que se origina a partir del margen dorsal del isquion (Coombs, 1979). Esta última interpretación podría corresponder al FTI1 o 3.

Los Mm. flexor tibialis interni presentan variaciones dentro de Sauropoda. Los FTI1, 2 y 4 no se encuentran presentes en Neornithes, por lo que la presencia en Saltosaurinae correspondería a un Nivel de Inferencia II', puesto que no hay evidencias osteológicas en los taxones bajo estudio en los dos primeros, y el origen en cocodrilos para el FTI4 es a partir de tejido blando (fascia ilioisquiadica). Por su parte, Borsuk-Bialynicka (1977: Fig. 17), reconstruye sólo dos porciones de este músculo, que se corresponden con el FTI2 y 3 cocodriliano. Mientras que Wilhite (2003) no hace mención del FTI1. Sin dudas, el FTI3 se presenta como la porción más confiable para reconstruir debido a su presencia en ambos taxa soporte y el correlato osteológico inequívoco para su origen (Hutchinson, 2001a; Otero & Vizcaíno, 2008; Fechner, 2009).

Acción. El M. flexor tibialis internus es el músculo flexor de la unión femorotibial más importante (Wilhite, 2003). Sin embargo, hay que tener en cuenta que la acción debería ser diferente en tanto se consideren animales con postura transversal o parasagital. En cocodrilos, con postura aproximadamente

transversal, es de esperar que la línea de acción de este grupo muscular posea, además de una componente craneocaudal, una lateral, colaborando con la aducción del miembro. En aves y, por extensión, en los organismos con miembros parasagitales (incluyendo los dinosaurios no-avianos), este grupo muscular, reducido, posee una línea de acción con una componente craneocaudal más importante por sobre la componente lateral.

M. flexor tibialis externus (FTE)

Ancestralmente, el FTE consta de una sola porción y así se mantiene a lo largo de la evolución de Reptilia. En *Sphenodon* se origina en la superficie ventral de los procesos transversos de las caudales anteriores (Fechner, 2009), del ligamento ilioisquiático y de la superficie caudodorsal del isquion (Hutchinson, 2002). En Squamata este músculo se origina en el ligamento ilioisquiático y en la superficie caudodorsal de la cara lateral de la lámina ilíaca (Zaaf et al., 1999; Fechner, 2009). En cuanto a la inserción, en lepidosaurios se localiza en la superficie caudomedial de la fibula (Fechner, 2009), o bien se divide e inserta en la superficie caudomedial y caudolateral de la tibia (Hutchinson, 2002).

En arcosaurios actuales este músculo se origina en la superficie lateral de ilion, caudalmente al origen del M. iliofemoralis y M. iliofibularis en cocodrilos y caudalmente al M. iliotibialis lateralis en Neornithes. El FTE se inserta en la porción proximomedial de la tibia, compartiendo un tendón común con el FTI3 y 4 en cocodrilos y junto al FTI3 en Neornithes.

En saltosaurinos, el M. flexor tibialis externus se origina, al igual que en arcosaurios actuales, en el proceso postacetabular del ilion; sin embargo, no es posible identificar el origen preciso de este músculo en los ejemplares estudiados (Nivel de Inferencia I'). Este músculo se inserta, al igual que en cocodrilos y aves, en la porción caudoproximal de la tibia.

Discusión. Wilhite (2003) propone un origen similar para cocodrilos y saurópodos, aunque la inserción para los primeros la ubica junto al tendón del M. gastrocnemius, mientras que para los segundos lo hace sobre la superficie caudoproximal de la tibia o el tendón del M. gastrocnemius, como en cocodrilos.

Borsuk-Bialynicka (1977) dibuja dos cabezas para el M. flexor tibialis. Una cabeza interna que se origina en la porción proximolateral del isquión, delante del origen del M. adductor femoris. Este origen se correspondería con el M. flexor tibialis internus 3. La otra cabeza, la más externa, se origina en la porción caudolateral del ilion. Podría corresponder, como se mencionó, al origen FTI2, o al FTE debido a la similitud con arcosaurios actuales y *Tyrannosaurus* (Carrano & Hutchinson, 2002). Wilhite (2003), sin embargo, sostiene que dicha cabeza es homóloga al M. flexor tibialis internus posterior.

Acción. Al igual que el M. flexor tibialis internus, el M. flexor tibialis externus colabora en la flexión de la unión femorotibial y, en aves, extiende la articulación de la cadera. La similitud en el origen e inserción de este músculo en cocodrilos y aves y saltosaurinos permite inferir una misma acción para estos últimos.

Mm. puboischiofemoralis externi (PIFE)

En reptiles basales este músculo no muestra subdivisiones. La única porción presente en lepidosaurios corresponde al M. puboischiofemoralis externus 1 de arcosaurios (Hutchinson, 2002). Consiste en tres cabezas para cocodrilos (PIFE1, 2 y 3) y dos para Neornithes (obturatorius lateralis / OL y obturatorius medialis / OM). No existe correspondencia aviana para la tercer cabeza de cocodrilos (Romer, 1923a, c; Hutchinson, 2001a; Carrano & Hutchinson, 2002).

M. puboischiofemoralis externus 1 (PIFE1)

En *Sphenodon* se origina en la superficie caudolateral del aspecto lateral del pubis y sobre el margen craneal de la superficie lateral del isquion (Hutchinson, 2002; Fechner, 1999). En Squamata se origina en la superficie lateral del isquion y de la porción medial de la región caudal del pubis. En ambos casos se inserta en el trocánter mayor del fémur (Hutchinson, 2002; Fechner, 2009).

En cocodrilos, el origen de este músculo es a lo largo de la superficie craneomedial de la barra púbica, abarcando, también, parte del cartílago prepúbico. Según Romer (1923a), también toma parte del borde adyacente de la última costilla abdominal. El PIFE1 se inserta en la porción proximal del fémur, en el trocánter mayor, a través de un tendón común con el PIFE2 y PIFE3. El homólogo de aves, el M. obturatorius lateralis, por lo general se encuentra reducido (Hutchinson, 2001b).

Uno de los pubis de *Saltasaurus* (PVL 4017-95) posee, en su superficie ventral, dos áreas bien definidas, elongadas en sentido longitudinal y separadas entre sí por una barra elongada en el mismo sentido. Dicha superficie correspondería al origen del PIFE1. En *Neuquensaurus* (MLP-CS 1102) se observa una estructura similar, aunque dicha barra no es tan marcada como en el taxón de Salta. Este músculo se inserta en el trocánter mayor, al igual que en cocodrilos.

Acción. En cocodrilos, la acción del PIFI1 (M. pubofemoralis externus sensu Wilhite, 2003) es la de rotar el fémur cranealmente. Durante la fase de movimiento también es importante en la protracción, así como la de aducción (Hutchinson & Gatesy, 2000).

M. puboischiofemoralis externus 2 (PIFE2)

El origen en cocodrilos es sobre la superficie ventrolateral del pubis y de la membrana que se encuentra entre éste y la última costilla abdominal (Romer, 1923a). el PIFE2 omparte la inserción con el PIFE1 y PIFE3.

En Neornithes, el PIFE1 y el PIFE2 se encuentran ausentes o fuertemente reducidos, de tal forma que el M. obturatorius medialis (=PIFE2) es el principal músculo de este grupo. Este músculo se origina en la superficie medial del isquion y abarca también pubis y membrana isquiopúbica (Romer, 1923a; Vanden Berge, 1982) y se inserta en el trocánter mayor del fémur, el cual porta una estría y/o tubérculo para el tendón del M. obturatorius medialis. Por cuanto en la filogenia de las aves esta estructura parece haber rotado junto a la cabeza femoral, la inserción del PIFE pudo haber cambiado su posición desde una caudolateral

(presente en cocodrilos) a una lateral (presente en Neornithes) (Hutchinson, 2001b).

En saltosaurinos, el origen de este músculo coincide con el de cocodrilos, es decir, sobre la superficie ventrolateral del pubis, sobre una superficie paralela al origen del PIFE1 (ver más arriba). En cuanto a su inserción, la misma abarca el trocánter mayor, como en arcosaurios actuales.

Acción. En aves, la acción de este músculo es la de rotar el fémur caudolateralmente. En cocodrilos y saurópodos, la acción sería diferente, por cuanto el pubis, en estos dos grupos, es un hueso orientado craneoventralmente, no caudalmente como en aves. Por lo tanto, la acción en estos grupos sería la de protraer el fémur y rotarlo craneolateralmente y, en parte, aducir el miembro.

M. puboischiofemoralis externus 3 (PIFE3)

En cocodrilos, este músculo se origina en la superficie ventrolateral del isquion, entre los Mm. adductores femores. Es interesante destacar que, en *Tyrannosaurus*, este músculo se encuentra en una posición homóloga, aunque se presenta notablemente reducido (Carrano & Hutchinson, 2002), prefigurando quizás, su desaparición completa en Neornithes. El PIFE3 comparte inserción con los otros dos componentes del PIFE.

El isquion de los saltosaurinos posee una lámina relativamente amplia en comparación con saurópodos no saltosaurinos (Salgado et al., 1997). Esto hace pensar que el PIFE3 habría tenido un amplio origen sobre la superficie ventrolateral del hueso en cuestión, al igual que cocodrilos. Este músculo se inserta en el trocánter mayor del fémur.

Acción. En cocodrilos, el PIFE3 contribuye al ADD1 en la aducción del miembro (Hutchinson & Gatesy, 200). Para saurópodos, la acción aductora de los Mm. puboischiofemoralis externi, en combinación con la función abductora del M. iliofemoralis, habría contribuido a la fijación de la cabeza femoral al acetábulo (Borsuk-Bialynicka, 1977).

Discusión PIFE1, 2 y 3. El Mm. puboischiofemoralis externi se compone de una porción en reptiles basales, tres porciones en cocodrilos y dos en aves. En *Opisthocoelicaudia* no existe una diferenciación explícita de cabezas para el PIFE (Borsuk-Bialynicka, 1977). Sin embargo, se ilustran claramente dos componentes principales (ver también Romer, 1923c). Uno se origina de la cara lateral del pubis; por su posición, podría corresponder al PIFE2, el cual a su vez se encuentra dividido en dos fascículos, uno originado desde la parte proximal del pubis, el otro desde la zona de la sínfisis. La otra cabeza proviene de la superficie ventrolateral del isquiún, homologable al PIFE3. Borsuk-Bialynicka (op. cit.) no hace referencia a una tercera cabeza para este músculo. La inserción la ubica en una cicatriz ovalada sobre la cara medial del fémur, en el segundo tercio desde la parte proximal. Wilhite (2003) no hace alusión a este músculo para saurópodos.

Grupo Dorsal Profundo

En lepidosaurios se compone del M. iliofemoralis y, al menos, dos porciones del M. puboischiofemoralis internus. En cocodrilos, este grupo se compone de tres músculos: M. iliofemoralis (IF), puboischiofemoralis internus 1 (PIFI1) y puboischiofemoralis internus 2 (PIFI2), mientras que en aves son cinco: M. iliofemoralis internus (IFI), M. iliofemoralis externus (IFE), M. iliotrochantericus craneales (ITCR), M. iliotrochantericus medius (ITM), y M. iliotrochantericus caudalis (ITC).

M. iliofemoralis (IF)

En lepidosaurios y cocodrilos este músculo no presenta subdivisiones, siendo una única masa embrionaria que se mantiene hasta el estado adulto y se origina carnosamente en la superficie lateral del ilion, por debajo de la segunda cabeza del M. iliotibialis y por encima del acetábulo en cocodrilos. El IF se inserta carnosamente en la superficie lateral del fémur, entre los Mm. Femorotibiales y los Mm. Adductores femores en *Sphenodon*, entre los Mm. Adductores femores y el

M. puboischiofemoralis externus en Squamata, o bien entre el M. femorotibialis internus y externus en cocodrilos.

En Neornithes, la única masa embrionaria se divide en dos. Por un lado, el M. iliofemoralis externus, que se origina en la superficie lateral del ilion, ventralmente al M. iliotibialis lateralis, cranealmente al M. iliofibularis, caudalmente al M. iliotrochanterichus caudalis y dorsalmente al acetábulo. Este músculo se inserta sobre la pequeña cresta lateral, la cual correspondería a la reducida repisa trocantérica (Hutchinson & Gatesy, 2000; Hutchinson, 2001b; Hutchinson, 2002). El M. iliotrochanterichus caudalis se origina en la superficie lateral del ilion, en su porción preacetabular, ventralmente al M. iliotibialis cranialis. Se inserta sobre el margen craneolateral de la cresta trocantérica, topológicamente equivalente el trocánter menor (Vanden Berge, 1982; Hutchinson, 2001b; Hutchinson, 2002). Evidencias de este patrón bipartito para el M. iliofemoralis se observan a partir de Dinosauriformes (Hutchinson, 2001b), en los cuales la inserción del M. iliofemoralis externus presenta una concavidad rugosa sobre la superficie lateral de la repisa proximal, y la inserción del M. iliotrochanterichus caudalis se ubicaría sobre el trocánter menor.

En cuanto a los saurópodos, no es claro el límite del origen de este músculo; sin embargo, el mismo debe haber tenido gran volumen, debido a la extensión de la lamina ilíaca. En cuanto a su inserción, existen dos posibilidades, teniendo en cuenta el patrón simple que presentan los cocodrilos (IF) y el patrón doble de Neornithes (IFE + ITC). Como se indicó, en Neornithes, el M. iliotrochanterichus caudalis se inserta sobre el margen craniolateral de la cresta trocantérica, estructura topológicamente equivalente al trocánter menor (Hutchinson, op. cit). Esta cresta se encuentra ausente a partir de Eusauropoda (Upchurch, 1998), haciendo imposible establecer un correlato osteológico para dicho músculo. Una situación similar ocurre con el IFE, por cuanto la cresta trocantérica, punto de inserción de este músculo en Neornithes, no se encuentra presente en saurópodos (Figuras 5.8, 5.9, 5.10, 5.11).

Discusión. Para saurópodos, Wilhite (2003) propone la inserción sobre la superficie proximolateral del fémur, lateral a la cabeza femoral. Borsuk-Bialynicka (1977) supone una ubicación más proximal para la mayor parte de la inserción de este músculo; de hecho, lo hace sobre el trocánter mayor. Sin embargo, dicha

autora aclara que los fascículos de este músculo se extienden más abajo, favoreciendo la acción abductora. Ésta podría haber sido la situación en saltosaurinos, si se tiene en cuenta que, por un lado, la pronunciada comba lateral del fémur genera una amplia superficie que va desde el trocánter mayor hasta el punto más exterior de la comba. A esto hay que sumar el hecho de que la superficie condilar se encuentra en ángulo dorsomedial con relación al eje mayor del fémur. Esta situación genera una inclinación medial de la barra femoral cuando se lo articula con la tibia. Estas particularidades, presentes en el fémur de los titanosaurios (Salgado et al., 1997; Wilson & Carrano, 1999), generan una posición ‘abierta’ del fémur. Esto produce al menos dos efectos: por un lado, genera un patrón de huellas ancho, característico de los titanosaurios (Wilson & Carrano op. cit.), por el otro, crea una superficie mucho mayor de inserción para el M. iliofemoralis respecto de saurópodos no saltosaurinos (e. g., Diplodocimorpha), en donde la posición de los miembros es estrictamente columnar, lo que reduce notablemente el brazo de momento, el tamaño, y la superficie de inserción del músculo.

En ornitisquios, este músculo muestra sitios de origen e inserción diferentes respecto de los saurisquios, por cuanto se origina del antitrocánter del ilion y se inserta en el trocánter menor del fémur (Galton, 1969; Coombs, 1979).

Acción. En cocodrilos, la acción del M. iliofemoralis es abductora. En aves, el M. iliotrochantericus caudalis tiene una acción análoga, jugando un papel importante en la resistencia a la flexión del fémur cuando el músculo está tenso durante el apoyo en tierra y con la posición del tendón de inserción respecto al eje de flexión-extensión (protracción-retracción) a través de la cabeza femoral (Vanden Berge, 1982).

En los taxones estudiados, este músculo podría haber tenido acciones combinadas, teniendo en cuenta la posición y el tamaño significativo del músculo y la condición parasagital del organismo. El origen e inserción habrían sido muy semejantes al de cocodrilos. A esto hay que sumar el hecho que los titanosaurios, en especial los saltosaurinos, poseen una diáfisis femoral que no es cercanamente vertical como en otros saurópodos, sino que se desvía medialmente, generando un patrón de huellas ancho (Wilson & Carrano, 1999). Estas particularidades habrían favorecido, al igual que en cocodrilos, una acción abductora. Esto, sumado a la

acción aductora del M. puboisquiofemoralis externus, habría propiciado la estabilización del fémur en el acetábulo (Borsuk-Bialynicka, 1977).

M. puboischiofemoralis internus 1 (PIFI1)

En *Sphenodon*, el M. puboischiofemoralis internus 1 y el M. puboischiofemoralis internus 2 corresponden al M. puboischiofemoralis internus 1 de cocodrilos y al M. iliofemoralis internus de Neornithes; mientras que en Squamata, el PIFI1 y PIFI2 se encuentran diferenciados (Hutchinson, 2001a; 2002). En lepidosaurios, el PIFI1 + 2 se origina en la superficie medial de la placa puboisquiática, y se inserta en la superficie craneal de la porción proximal del fémur (Hutchinson, 2001a, 2002; Fechner, 2009).

Este músculo se origina en la superficie medioventral del ilion en *C. latirostris*, y abarcando también la parte proximomedial del isquion y la superficie ventral de las primeras costillas sacras en *A. mississippiensis*, para insertarse en la superficie medial de la porción proximal del fémur, cranealmente al cuarto trocánter, aunque sin abarcarlo.

En Neornithes, este músculo toma el nombre de M. iliofemoralis internus (IFI), y se origina en la fosa preacetabular del ilion. Esto indica un cambio filogenético en el origen de este músculo, desde una posición medial, presente en cocodrilos, a una posición lateral, presente en Neornithes. El PIFI1e inserta en una pequeña protuberancia ubicada en la parte proximomedial del fémur, distalmente respecto del trocánter menor (Carrano & Hutchinson, 2002).

El ilion de los saltosaurinos, como el del resto de los saurópodos, carece de fosa preacetabular, por lo que es probable que el origen de este músculo se asemeje más al presente en cocodrilos que al aviano (Nivel de Inferencia I'). La inserción sería la misma que en arcosaurios actuales, es decir, sobre la superficie proximomedial del fémur.

Discusión. Wilhite (2003) coincide en la ubicación del origen, aunque le asigna el correspondiente nombre aviano (M. iliofemoralis internus); mientras que la inserción la ubica en el borde proximolateral del fémur, envolviendo la superficie craneal del pedicelo púbico, sobre una superficie marcada con

rugosidades lineales. Borsuk-Bialynicka (1977: fig. 17) ilustra tres fascículos del PIFI; dos que se originan en el pubis, y un tercero en las vértebras dorsales posteriores. Los fascículos púbicos posteriores se originan en la superficie interna del pubis, en una concavidad cercana a la articulación con el isquion. Los fascículos más anteriores se originan sobre toda la parte distal de la superficie medial del pubis. Ambos fascículos se insertan en la superficie medial del fémur, en el primer tercio distal. El tercer grupo de fascículos se origina en las últimas vértebras dorsales, y podría corresponder, por posición al M. puboischiofemoralis internus 2.

Acción. El M. puboischiofemoralis internus 1 protrae el miembro y colabora con la aducción.

M. puboischiofemoralis internus 2 (PIFI2)

La evolución de este músculo es controvertida. En lepidosaurios el músculo que se corresponde con el PIFI2 de arcosaurios recibe el nombre de PIFI3 y se origina en la superficie craneomedial del pubis y en parte de la superficie medial del ilion, mientras que se inserta en la superficie craneolateral de la porción proximal del fémur (Hutchinson, 2001a, 2002).

En arcosaurios, existen dudas sobre si este músculo equivale al M. ilioprochantericus medius (ITM) y cranialis (ITCR) de aves (Interpretación 1), o si el M. puboischiofemoralis internus 2 se pierde por completo, y es el M. iliofemoralis el que da origen a estos dos músculos avianos (Interpretación 2).

Interpretación 1. En *C. latirostris*, el origen del PIFI2 es a partir de la cara ventral de los procesos transversos y las caras laterales de las últimas siete vértebras dorsales. En Neornithes, el ITCR y el ITM se originan en la superficie ventrolateral del ilion, por delante del acetábulo (fosa preacetabular, Hutchinson, 2001a; ver también, Vanden Berge, 1982). Su inserción toma parte en el trocánter accesorio y el trocánter menor, ubicado en la porción proximolateral del fémur (Hutchinson & Gatesy, 2000; Hutchinson, 2001b).

En saltosaurinos, el origen de este músculo es controvertido; podría ser equivalente al presente en cocodrilos (últimas vértebras dorsales; ver también

Borsuk-Bialynicka, 1977: Fig. 17B), o al presente en Neornithes (ilion preacetabular). Sea cual sea el origen, le corresponde un Nivel de Inferencia II. En cuanto a la inserción, sería en la porción proximolateral del fémur, similar a la de cocodrilos, teniendo en cuenta que no existe correlato osteológico para el trocánter accesorio y el trocánter menor en saurópodos.

Interpretación 2. Esta hipótesis plantea la pérdida del PIFI2 cocodriliano a lo largo de la evolución aviana, permitiendo que el M. iliofemoralis, además de originar el IFE e ITC aviano, también origine al ITCR e ITM. Para el caso de los saltasaurinos, aceptar esta hipótesis llevaría a pensar que el PIFI2 se habría mantenido en la línea de los saurópodos, o que se habría perdido antes. Sea cual fuere la situación, el nivel de inferencia no se modificaría.

Discusión. Existe un consenso generalizado respecto a que, en cocodrilos, el origen del PIFI2 es a partir de las últimas seis vértebras dorsales. El problema aparece cuando se trata de especificar el preciso origen en las vértebras. Rowe (1986) ubica el origen en la superficie ventral de los procesos transversos; Carrano & Hutchinson (2002) a partir de las caras laterales de los centros; mientras que Romer (1923a) ubica un origen a partir de ambas estructuras. Este músculo se inserta en dos puntos separados, sobre la porción proximal, dorsal y craneal del fémur (Rowe, 1986; Carrano & Hutchinson, 2002). En *Opisthocoelicaudia* se reconoce la existencia del PIFI2, con el origen e inserción equivalente al de los ejemplares bajo estudio.

Acción. En cocodrilos, el PIFI2 protrae el fémur. En aves, el ITCR tiene la función de rotar cranealmente y medialmente el fémur, mientras que el ITM lo rota medialmente. En saurópodos, ésta podría haber sido la función, en tanto se acepte la hipótesis correspondiente a la primera interpretación.

Conclusiones

Se presentó la reconstrucción miológica del esqueleto apendicular de los taxa integrantes del clado de saurópodos titanosaurios Saltosaurinae, a través de la metodología de inferencia filogenética del EPB. El uso de esta metodología proveyó de niveles de especulación para cada origen e inserción de los músculos inferidos. Un total de 47 músculos fueron reconstruidos: 23 correspondientes a la cintura escapular y miembro anterior, y 24 a la cintura pélvica y miembro posterior, con la salvedad que no se reconstruyeron los músculos de la parte baja de la pata y autopodios, puesto que no forman parte del presente estudio.

Para la cintura pectoral y el miembro anterior, el 44% de los orígenes de los músculos corresponden a un Nivel de Inferencia I o I', mientras que para la inserción, le corresponde a ese mismo nivel un 63%. En cuanto a la cintura pélvica y miembro posterior, un 67% de los orígenes de los músculos inferidos les corresponde un Nivel de Inferencia I o I'; un 68% corresponde a las inserciones. Esto significa que, salvo para los orígenes de la musculatura pectoral, la mayor parte de la musculatura apendicular inferida para los saurópodos saltosaurinos corresponde a la presente en arcosaurios actuales. El caso particular de los orígenes de la musculatura pectoral, cuyo porcentaje cae por debajo del 50%, se debe a numerosas ausencias de músculos en Neornithes. La extrema modificación que poseen las aves en la región pectoral en relación a la adaptación al vuelo involucra la musculatura asociada, determinando niveles de especulación que caen en la categoría II y II'.

Tabla 5.5

	ORIGEN	INSERCIÓN
	Niveles I y I'	
Miembro anterior	44%	63%
Miembro posterior	67%	68%

Tabla 5.5. Porcentajes de músculos con Niveles de origen e inserción correspondientes a I y I' reconstruídos en el miembro anterior y posterior de los saurópodos Saltosaurinae.

Por otro lado, del total de orígenes e inserciones sobre el pubis e isquion, el 50% corresponden a un Nivel de Inferencia II o II', debido a la modificación de estas estructuras en el linaje de las aves. Esto produjo modificaciones en la musculatura asociada, involucrando cambios y pérdidas de músculos que originalmente se anclaban en aquellos elementos.

Finalmente, el EPB permitió reconstruir músculos ausentes en previas reconstrucciones miológicas en saurópodos (e. g., *M. ischiotrochantericus*, *M. flexor tibialis internus 1*, *M. flexor tibialis internus 2*, *M. flexor tibialis internus 4*, *M. puboischiofemoralis externus 1*, *M. puboischiofemoralis externus 2* y *M. puboischiofemoralis internus 2*), ampliando así el conocimiento de los tejidos blandos en este grupo.

- Capítulo 6 -

POSTURA, ORIENTACIÓN Y MECÁNICA DE LA
CINTURA PECTORAL Y MIEMBRO ANTERIOR

Capítulo 6

POSTURA, ORIENTACIÓN Y MECÁNICA DE LA CINTURA PECTORAL Y MIEMBRO ANTERIOR

Introducción

Uno de los aspectos más cautivadores de los estudios paleobiológicos en animales extintos es la reconstrucción del sistema musculoesquelético. Esto implica, en primera medida, conocer de qué manera se orientan y articulan los huesos, para luego poder reconstruir con confiabilidad la musculatura asociada a ellos. Si se conoce con cierta precisión la relación hueso-tejido blando de un determinado organismo, es posible arribar a inferencias funcionales tales como postura, tipos de movimientos y rangos de acción en las articulaciones, descartando posturas mecánicamente improbables. En el caso particular del esqueleto apendicular, la musculatura asociada constituye un importante mecanismo que contribuye a la acomodación de las cinturas y miembros durante el reposo y la locomoción.

Los restos de los saurópodos son encontrados mayormente desplazados y desarticulados, por lo que la orientación *in vivo* de los elementos de estos animales no puede ser interpretada a través de un análisis de campo (ver sin embargo, Gilmore, 1925). Debido a ello, las reconstrucciones musculoesqueléticas en saurópodos no son tarea sencilla y existe un gran debate sobre cómo habrían articulado y orientado sus huesos (Hatcher, 1902; Gilmore, 1936; Wilson & Sereno, 1998; Wilson & Carrano, 1999; Bonnan, 2003; Wilhite, 2003; Otero & Vizcaíno, 2008; Otero, 2010b), más aún teniendo en cuenta la ausencia de elementos que no sobreviven al proceso de fosilización (e. g., elementos cartilagosos), lo cual dificulta una reconstrucción real. Existen dos restricciones principales a la hora de reconstruir la postura y rangos de articulación de la cintura pectoral y miembro

anterior en fósiles. La primera es el hecho inherente a trabajar con animales extintos sin representantes directos en la actualidad, lo que impide una comparación directa, sobre todo si se trata de organismos funcionalmente diferentes. Por otro lado, la cintura pectoral, a diferencia de la pélvica, no se encuentra firmemente ligada al esqueleto axial, por lo que el punto de partida para comenzar a inferir la postura es más especulativo. Un debate fundamental gira en torno a la postura. Este tópico es innecesariamente polarizado, en términos de ‘miembros columnares versus flexionados’ ¿Caminaban los saurópodos con los miembros estrictamente columnares como lo hacen los elefantes actuales? ¿O poseían un repertorio más amplio de posturas que le permitían alejarse del plan columnar? Evidencias tanto en la cintura pectoral como en la pélvica indican que, si bien es innegable la naturaleza graviportal de los saurópodos, la manera en cómo habrían articulado sus elementos apendiculares sugiere un prontuario algo más amplio de posturas (Wilson & Carrano, 1999; Bonnan, 2003; Otero, 2010b). En este sentido, la cintura pectoral y el miembro anterior de los saurópodos saltosaurinos exhiben, al igual que otros titanosaurios, características particulares como la presencia de placas esternales elongadas y semilunares, gran desarrollo de la cresta deltopectoral del húmero, cóndilos distales del húmero diferenciados y expuestos cranealmente y la presencia de un olecranon muy desarrollado (Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002; Otero, 2010a, b). Dichos atributos sugieren un repertorio locomotor distinto al de los saurópodos no titanosaurios (Wilson & Sereno, 1998; Wilson & Carrano, 2002), abarcando posturas más flexionadas teniendo en cuenta la forma en la que se orientan y articulan los elementos de los miembros (Bonnan, 2003; Otero, 2010b).

Al igual que en tetrápodos graviportales actuales, la musculatura apendicular en dinosaurios saurópodos probablemente haya desempeñado un papel fundamental en el soporte de todo el organismo. Si bien los estudios sobre las capacidades locomotoras de estos dinosaurios se conocen desde principios de 1900s (Hatcher, 1901, 1903; Hay, 1908, 1911; Matthew, 1910) y se han incrementado notablemente durante los últimos 40 años (Alexander, 1985; Christiansen, 1997; Bonnan, 2003, 2004), los análisis sobre reconstrucción de tejidos blandos y morfología funcional del esqueleto apendicular en dinosaurios saurópodos son escasos. Los pocos estudios realizados hasta el momento que incluyen reconstrucción de la musculatura apendicular están focalizados en

representantes del Hemisferio Norte, abarcando principalmente a saurópodos no titanosaurios (Wilhite, 2003; Schwarz et al., 2007b). En cuanto a saurópodos no diplodocoideos, la única referencia corresponde al aporte de Borsuk-Bialynicka (1977) quien reconstruye la musculatura apendicular del titanosaurio no saltosaurino *Opisthocoelicaudia skarzynskii*. Hasta la fecha, el único aporte al conocimiento de la anatomía blanda de los saltosaurinos corresponde a Otero & Vizcaíno (2006, 2008) quienes han reconstruido parcialmente la musculatura pélvica en *Neuquensaurus australis*.

Otro factor a tener en cuenta a la hora de interpretar y reconstruir la forma en que habrían articulado los huesos de animales extintos es la presencia de estructuras de difícil preservación y/o con distribución discontinua. Las estructuras cartilaginosas (e. g., cartílago supraescapular y epífisis) y las clavículas son un ejemplo de ello. Los saurópodos, en mayor medida que otros dinosaurios, poseen superficies articulares en los huesos de los miembros con una característica textura rugosa y esculpida. Dicha textura habría favorecido la adhesión del cartílago, conformando una cápsula articular (Wilson & Sereno, 1998). Si bien se conoce la presencia de cartílago mineralizado en la zona esternal de los saurópodos (Claessens, 2004; Woodward, 2005), su preservación en las articulaciones de los miembros es extremadamente limitada, aunque no inexistente (Schwarz et al., 2007a).

En el presente Capítulo se brinda de la reconstrucción hipotética del sistema musculoesquelal de la cintura pectoral y miembro anterior de los saurópodos saltosaurinos *Neuquensaurus australis*, *N. robustus* y *Saltasaurus loricatus*. Se analizan, también los brazos de momento de los principales músculos pectorales involucrados en la locomoción, con el fin de dilucidar capacidades locomotoras sobre la base de hipótesis previas. El patrón de la arquitectura óseo-muscular fue inferido sobre la base de la anatomía ósea y blanda de cocodrilos y aves actuales inferida en el Capítulo 5 y que conforma el Soporte Filogenético Viviente del presente estudio.

Materiales y Metodología

Materiales

De los taxa que componen el clado Saltosaurinae *Neuquensaurus australis*, *N. robustus* y *Saltasaurus loricatus* presentan restos preservados de la cintura pectoral.

Los elementos correspondientes a *Neuquensaurus australis* son: escapulocoracoides derecho (MLP-CS 1096), coracoides izquierdo fusionado a fragmento de escápula (MLP-CS 1298), escápula derecha parcialmente completa (MLP-CS 1129; MLP-CS 1292), escápula izquierda parcialmente completa (MLP-CS 1301), coracoides derecho (MLP-Ly 14), placa esternal derecha parcialmente completa (MLP-CS 1260, 1295), placa esternal izquierda parcialmente completa (MLP-CS 1104), porción proximal de húmero derecho (MLP-CS 1019), húmero derecho (MLP-CS 1049, 1050, 1051, 1099), húmero izquierdo (MLP-CS 1100, 1479, MCS-8), ulna derecha parcialmente completa (MLP-CS 1305), ulna izquierda (MLP-CS 1058, 1306), radio derecho parcialmente completo (MLP-CS 1167), radio izquierdo (MLP-CS 1175, 1176), radio izquierdo parcialmente completo (MLP-CS 1174).

Neuquensaurus robustus cuenta con los siguientes elementos: ulna derecha (MLP-CS 1095), ulna izquierda (MLP-CS 1094), porción proximal de ulna izquierda (MLP-CS 2004), radio izquierdo (MLP-CS 1171), radio derecho (MLP-CS 1169, 1172),

Finalmente, *Saltasaurus loricatus* cuenta con los siguientes materiales: escápula derecha (PVL 4017-104 / 106 / 107), escápula izquierda (PVL 4017-105), placa esternal izquierda (PVL 4017-108 / 109 / 111), placa esternal derecha (PVL 4017-110), placa esternal (PVL 4017-107), coracoides izquierdo (PVL 4017-100 / 101), coracoides derecho (PVL 4017-103), húmero izquierdo (PVL 4017-65 / 67 / 69 / 71), húmero derecho (PVL 4017-63 / 66 / 70), ulna izquierda (PVL 4017-72 / 74), ulna derecha (PVL 4017-73), ulna (PVL 4017-75), radio derecho (PVL 4017-76), radio izquierdo (PVL 4017-77 / 78)

Metodología

Manipulación y rangos de movimiento

Para determinar la manera en que habrían articulado los elementos correspondientes a la cintura pectoral y miembro anterior en los ejemplares bajo estudio se realizaron comparaciones con materiales montados y aislados de sauropodomorfos, así como de arcosaurios actuales. Para el material fósil, el rango de movimiento máximo para cada articulación se determinó siguiendo el criterio de Senter (2005) y Senter & Robins (2005), en el cual la extensión de la superficie articular que se presume, representa los límites de posible movimiento (Senter, 2005: 375). Sin embargo, esto es una aproximación, teniendo en cuenta que dichos rangos de movimientos en un animal vivo se ven influenciados por los tejidos blandos.

La atención fue principalmente focalizada en el ángulo del escapulocoracoides respecto del plano horizontal, la ubicación de las placas esternales en la caja torácica, la postura del miembro anterior en reposo, los rangos de movimientos máximos en las articulaciones gleno-humeral y húmero-braquial, y los ángulos de abducción-aducción

Musculatura pectoral y del miembro anterior

Para determinar las áreas de origen e inserción de la musculatura asociada y comprender la arquitectura de los tejidos blandos en los materiales bajo estudio se analizó la anatomía blanda de arcosaurios actuales a través de disecciones sobre material fresco (ver Capítulo 3). Para comparación y discusión se tomó como base trabajos previos sobre musculatura pectoral en neosaurópodos no titanosaurios (Wilhite, 2003; Schwarz et al., 2007b), y titanosaurios (Borsuk-Bialinicka, 1977; Schwarz et al., 2007b). La interpretación de los atributos osteológicos, de tejidos blandos y funcionales se realizó, en primer lugar, utilizando como marco anatómico a cocodrilos y aves actuales en el contexto del Soporte Filogenético

Viviente (EPB, Witmer, 1995, 1997; ver Capítulo 5 de la presente contribución). Los tejidos blandos asociados a las cinturas y los miembros (músculos y ligamentos) comúnmente dejan marcas características en los huesos, denominados ‘correlatos osteológicos’ (Witmer, 1995). Si dichos correlatos se registran tanto en los taxa soporte como en los extintos, entonces puede reconstruirse con confiabilidad el tejido blando de estos últimos. Sin embargo, de existir variaciones en la configuración de los tejidos blandos en los taxa actuales, los correlatos osteológicos pueden variar de taxón a taxón, y por ende, las interpretaciones correspondientes en los taxa fósiles (ver al respecto Capítulo 6). En este sentido, el esqueleto apendicular de los cocodrilos está adaptado para la reptación y un modo de vida anfibio (Meers, 2003) así como el de las aves lo está al vuelo (Gangl et al., 2004; Smith et al., 2006). En el otro extremo, la anatomía de los saurópodos está preparada para soportar altos regímenes de cargas a través de un diseño graviportal. Es por ello que para obtener un modelo funcional más ajustado y aplicable a los saurópodos se recurre a análogos funcionales, sobre la base de principios biomecánicos (Radinsky, 1987; Bryant & Russell, 1992). En este sentido, los mamíferos terrestres actuales son útiles para analizar la locomoción en dinosaurios no avianos (Carrano, 1998) debido a que comparten una postura parasagital y similar proporciones de los miembros. Las analogías pueden venir potencialmente de cualquier vertebrado con un plan corporal similar al del grupo de estudio, y cuyos elementos apendiculares se comporten de una manera funcionalmente similar. Los elefantes actuales, al igual que los saurópodos, desarrollaron atributos morfológicos únicos relacionados para soportar el peso del cuerpo, por lo cual representan un modelo ajustado de comparación.

Mecánica de la locomoción

El análisis mecánico se realizó comparando la ventaja mecánica de los principales músculos pectorales involucrados en los siguientes pares antagónicos de movimientos: protracción-retracción, flexión-extensión, y abducción-aducción. El brazo de momento de las líneas de acción de los principales músculos se usó para comparar la contribución de cada músculo al momento total de cada par de movimientos. Los brazos de momento se obtuvieron mediante la adaptación del

modelo original aplicado a musculatura craneana propuesto por Vizcaíno et al. (1998) y posteriormente modificado por Desojo & Vizcaíno (2009), el primero aplicado a musculatura masticatoria de mamíferos xenartros y el segundo para musculatura mandibular de arcosaurios aetosaurios. Básicamente, el método procura obtener un promedio de los brazos de momento para cada músculo, teniendo en cuenta que la línea de acción de cada uno de los músculos no puede ser determinada con precisión debido al volumen y masividad de algunos paquetes musculares. De esta manera, se calcula el promedio de las líneas de acción desde la posición más craneal y más caudal del origen para cada músculo, siguiendo los pasos que se detallan a continuación (Vizcaíno et al., 1998: 295) (Figura 6.1):

1. Se traza una línea de acción desde el punto medio de la inserción hasta el extremo más craneal del origen del músculo.
2. Una segunda línea de acción es trazada desde el mismo punto medio de la inserción hasta el extremo más caudal del origen del músculo.
3. El ángulo entre ambas líneas de acción es subdividido en X ángulos iguales, lo cual genera $X + 1$ líneas de acción. En el caso particular del presente estudio se utilizaron 5 líneas de acción (4 ángulos iguales).
4. Se traza el brazo de momento de cada una de las líneas de acción desde el punto de la articulación involucrada hasta contactar la misma en un ángulo recto.
5. Se calcula la media aritmética del brazo de momento, la cual representa el brazo de momento total para cada músculo.

Teniendo en cuenta que este método fue propuesto y aplicado originalmente a musculatura craneana, ciertas adaptaciones son necesarias para ser utilizado en musculatura apendicular. En los modelos utilizados por Vizcaíno et al. (1998) y Desojo & Vizcaíno (2009) se calcularon los promedios de los brazos de momento tomando los extremos más craneal y más caudal del origen e inserción de cada músculo involucrado. Esto último debido a que tanto el origen como la inserción de cada músculo ocupan un área considerable. En el caso de los músculos apendiculares de los dinosaurios saurópodos utilizados en el presente estudio, las áreas de inserción son pequeñas, por lo que la distancia entre sus extremos es despreciable. Teniendo en cuenta esto último, el modelo fue ajustado considerando

el punto medio de la inserción de cada músculo y, a partir de allí, trazando las líneas de acción correspondientes.

El estudio tuvo en consideración tanto aspectos cualitativos como cuantitativos de la morfología apendicular de los especímenes analizados. Se tomaron diferentes medidas, teniendo en cuenta puntos de origen e inserción de la musculatura apendicular implicada de manera directa en la locomoción. Dichas medidas fueron adaptadas, en parte, de los trabajos de Carrano (2000) y Vizcaíno & Milne (2002) (Figura 2.1):

Longitud humeral (LH): es la mayor distancia medida a lo largo del eje mayor del húmero.

Máximo ancho proximal humeral (HP): es el máximo ancho de la porción proximal del húmero.

Máximo ancho distal humeral (HD): es el máximo ancho de la porción distal del húmero.

Mínimo ancho mediolateral humeral (HLM): es la distancia medida en el plano lateromedial de la diáfisis humeral en la zona de mínimo espesor.

Mínimo ancho craneocaudal humeral (HCC): es la distancia medida en el plano craneocaudal de la diáfisis humeral en la zona de mínimo espesor.

Las mediciones arriba descritas se aplican de la misma manera a la ulna y el radio (ver detalle en la Figura 2.1)

Ángulo húmeropectoral (AHP): es el ángulo entre la diáfisis del húmero y el plano medio de la cadera.

Las mediciones fueron realizadas con un pediómetro, calibre y cinta métrica. Cuando el material fósil no estuvo disponible, se tomaron medidas a partir de fotografías de la literatura.

El análisis cualitativo se realizó teniendo en cuenta las comparaciones con arcosaurios actuales. Se realizaron observaciones directas en material óseo y disectado de las cinturas y miembros de cocodrilos (*Caiman latirostris*) y aves actuales (*Gallus gallus*, *Tyto alba*, *Nothura darwinii*) con el fin de identificar los sitios de origen e inserción de la musculatura, así como el correlato óseo correspondiente. Adicionalmente, se complementó con información extraída de

trabajos previos realizados en arcosaurios actuales (Reese, 1915; Romer, 1923b; Rowe, 1986; Gatesy, 1990, 1991; Hutchinson, 2001a y b; Carrano & Hutchinson, 2002; Meers, 2003; Wilhite, 2003; Otero et al., 2010).

Se calcularon los siguientes índices a partir de las mediciones tomadas:

Índice de excentricidad (ECC): es el cociente entre el mínimo ancho lateromedial de la diáfisis (humeral o femoral) y el mínimo ancho craneocaudal (HLM / HCC o FLM / FCC). Mientras más se acerque a 1, menos excéntrica será la sección media del hueso (Carrano, 2001).

Índice de robustez (RI): es el cociente entre el promedio de los anchos máximos tomados a nivel proximal, medio y distal del hueso, dividido la longitud total del mismo (Wilson & Upchurch, 2003).

Aumentos en estas medidas reflejan un incremento en las masas musculares relacionadas a estas estructuras.

Resultados

Arquitectura de la cintura pectoral y postura del miembro anterior en arcosaurios actuales y otros amniotas

Crocodylia (Fig. 6.2 A, B). En cocodrilos actuales la configuración de la cintura pectoral consta de dos elementos principales que forman dos arcos orientados dorso-ventralmente y enfrentados entre sí. El elemento dorsal del arco corresponde a la escápula y el cartílago supraescapular; el elemento ventral, al coracoides. Ambos huesos no se encuentran fusionados entre sí. La escápula tiene una orientación caudo-dorsal, con un ángulo respecto de la horizontal por encima de los 50° en *Caiman latirostris* (obs. pers.), aunque es bastante constante dentro de Crocodylia (Romer, 1956; Meers, 2003; Schwarz et al., 2007b). La escápula se extiende hasta cubrir la última vértebra cervical, así como la primera y segunda costilla torácica. La supraescápula, cartilaginosa, se extiende adherida al margen distal de la escápula. El elemento coracoideo, con una longitud equivalente a la escápula, forma un ángulo de aproximadamente 140° con esta última. La fosa glenoidea está constituida en la misma medida por ambos elementos y orientada

caudolateralmente (Nicholls & Russell, 1985). El único elemento óseo impar es la interclavícula, de posición medial, con forma de barra, y que se encuentra orientada craneocaudalmente y embebida en la rama craneal del esternón cartilaginoso. La rama caudal de esternón, denominada xifiesternón, se divide en dos varillas xifisternales que sirven de anclaje a las costillas torácicas (Romer, 1956).

En posición neutral o de reposo, el húmero cocodriliano se dispone cercanamente transversal respecto del plano sagital del organismo, con el eje de la diáfisis subparalelo al suelo. La cresta deltopectoral, ubicada lateralmente sobre el primer tercio de la diáfisis, se orienta craneoventralmente. Los cóndilos distales se encuentran expuestos sobre la cara craneal de la porción distal de la diáfisis. La diáfisis posee cierta curvatura. El radio se dispone craneal a la ulna en todo su recorrido.

Aves (Fig. 6.2 C). El diseño apendicular de las aves se encuentra modificado debido a la adaptación al vuelo, sin embargo, la configuración de la cintura escapular y miembro anterior se ajusta al mismo plan corporal que otros amniotas terrestres. Como en cocodrilos, la cintura pectoral de las aves se compone de escápula y coracoides, a los que se le suma la fúrcula, estructura posiblemente homóloga a las clavículas (Bryant & Russell, 1993). A diferencia de los cocodrilos, la escápula se orienta con bajo ángulo respecto de la horizontal, disponiéndose paralela a las vértebras torácicas y cubriendo hasta las cinco primeras costillas (Feduccia, 1982; Hildebrand, 1988; Schwarz et al., 2007b). El coracoides se encuentra en contacto con la escápula en un ángulo menor que el de cocodrilos ($100-110^{\circ}$). Ambas estructuras no se encuentran fusionadas. La fosa glenoidea se orienta caudolateralmente y el coracoides se dirige caudomedialmente para contactar ambas partes con el esternón. La fúrcula se dispone cranealmente al coracoides y de manera paralela. Los extremos de la fúrcula contactan con el extremo craneal de la escápula (*Nothoprocta*, obs. pers), aunque también puede contactar con el margen dorsal del coracoides (Schwarz et al., 2007b). Ambos coracoides contactan medialmente en la porción craneal del esternón óseo (esternón costal sensu Feduccia, 1982). El término metaesternón se aplica a la región caudal del esternón aviano (Feduccia, 1982). El índice de excentricidad para el húmero se encuentra por encima de 1,5 (Tabla 6.1).

Otros amniotas (Figura 6.3). Si bien Crocodylia y Aves componen el soporte filogenético viviente de los saurópodos, los elefantes actuales son los organismos que funcionalmente más semejanzas poseen con estos últimos, por el hecho de ser graviportales y poseer miembros parasagitales y columnares. La cintura pectoral se compone de un solo elemento, la escápula, sobre la cual existe un pequeño cartílago supraescapular calcificado. Como en la mayoría de los mamíferos terrestres, la estructura más sobresaliente es la espina escapular, que separa la musculatura supraespinosa e infraespinosa (Getty, 1982). La orientación no es lateral sino craneolateral, de manera que toda la lámina escapular acompaña la forma de la caja torácica (obs. pers.). La superficie de articulación con el húmero es subhorizontal y corresponde a una contribución netamente escapular, de manera tal que la escápula prácticamente se apoya sobre la cabeza humeral. El ángulo que existe entre el eje mayor de la escápula y el húmero es de 130-140°, tal como figura en los esqueletos montados en posición de reposo de *Loxodonta africana* y *Elephas maximus* en el Museo de La Plata. El húmero no exhibe curvatura significativa, sin embargo, presenta cierta torsión a lo largo de su eje, lo que produce una pérdida de alineación de sus extremos proximal y distal. La cabeza humeral se orienta caudomedialmente, coincidiendo con la disposición craneoventral de la escápula; mientras que los cóndilos distales se orientan lateromedialmente. El resultado es un ángulo de desfase de aproximadamente 40°. La excentricidad humeral es prácticamente insignificante en ambos géneros, siendo de 0,858 en *L. africana*, y de 0,936 en *E. maximus* (Tabla 6.1)

El radio se dispone craneal a la ulna; ambos elementos se encuentran en íntima relación uno con otro y articulan con el húmero con un ángulo de 160°. La porción proximal de la ulna articula con el cóndilo medial del húmero, mientras que la porción proximal del radio lo hace con el lateral; distalmente, estos elementos se cruzan, de manera tal que la porción distal del radio está en íntima relación con el dedo I, mientras que la porción distal de la ulna lo está con el dedo V. Los altos ángulos entre escápula y zeugopodio, y entre éste y el estilopodio, determinan miembros netamente columnares.

Tabla 6.1

Taxon	N° colección	ECC
<i>Neuquensaurus australis</i>	MLP-CS 1049	1,453
<i>Neuquensaurus australis</i>	MLP-CS 1050	1,437
<i>Neuquensaurus australis</i>	MLP-CS 1051	1,333
<i>Neuquensaurus australis</i>	MLP-CS 1099	1,454
<i>Neuquensaurus australis</i>	MLP-CS 1100	1,402
<i>Neuquensaurus australis</i>	MLP-CS 1479	1,426
<i>Neuquensaurus australis</i>	MLP-CS 1019	1,32
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL 4017-63	1,73
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL 4017-66	1,35
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL 4017-67	1,81
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL 4017-69	1,35
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL 4017-70	1,9
<i>Bonatitan reigi</i>	MACN-RN 821	1,2
<i>Loxodonta africana</i>	MLP	0,858
<i>Coloradisaurus brevis</i>	PVL 5905	1,17
<i>Riojasaurus incertus</i>	PVL 3815	1,2
<i>Elephas maximus</i>	MLP	0,936
<i>Hippopotamus sp.</i>	MLP	0,39
<i>Rinoceronte</i>	MLP	1,173
<i>Giraffa camelopardalis</i>	MLP	0,971
<i>Cervus elephus</i>	MLP	0,767
<i>Bos taurus</i>	MLP	0,943
<i>Camelus dromedarius</i>	MLP	0,86
<i>Eudromia sp.</i>	PVL	2,72
<i>Nothoprocta</i>	PVL	2

<i>Nothoprocta</i>	PVL	1,5
<i>Milvago chimango</i>	PVL	1,5
<i>Nothoprocta</i>	PVL	1,5
<i>Nothoprocta</i>	PVL	3
Spheniscidae indet.	MPEF-PV- 3997	1

Tabla 6.1. Índices de excentricidad (ECC) del húmero para algunos amniotas. Datos tomados por el autor.

Arquitectura de la cintura pectoral y miembro anterior en Sauropodomorpha basales

Las proporciones de los elementos constituyentes de la cintura pectoral y miembro anterior de sauropodomorfos basales varían dependiendo de las tendencias posturales de los taxa. Las formas bípedas o, al menos, facultativamente bípedas (e. g., *Thecodontosaurus*, Galton, 1990: Fig. 15.1A) poseen elementos más gráciles, mientras que las predominantemente cuadrúpedas (e. g., *Riojasaurus*) poseen huesos más robustos (obs. pers.). Los sauropodomorfos basales poseen escápula y coracoides no fusionados (Galton, 1990). El eje mayor de ambos se dispone aproximadamente a 30° respecto de la columna vertebral (Galton, 1990: Fig. 15.1). La fosa glenoidea, constituida por los dos huesos, tiene forma de “V” orientada caudoventralmente (Galton, 1990; Schwarz et al., 2007b). La presencia de clavículas en sauropodomorfos basales es bien conocida (*Plateosaurus*, Galton, 2001; *Massospondylus*, Yates & Vasconcelos, 2005). Sin embargo, la discusión gira en torno a si las mismas habrían contactado entre sí en la línea media por sobre los coracoides, tal como se evidencia en materiales articulados de *Massospondylus* (Yates & Vasconcelos, 2005), o si tal contacto no se habría producido de ningún modo (‘non-bracing model’ sensu Yates & Vasconcelos, 2005) (Figura 6.4). Más allá de la supuesta interclavícula citada para este género (Cooper, 1981; Galton, 1990), se sabe con certeza que aquel elemento corresponde a una clavícula (Serenó, 1991; Yates & Vasconcelos, 2005). Las placas esternales son conocidas y su forma es variable (Galton & Upchurch, 2004). Teniendo en

cuenta la reconstrucción de Yates & Vasconcelos (2005), las placas habrían estado en contacto con la porción más craneal de los coracoides, y entre sí a través de cartílago (ver también, Galton & Upchurch, 2004). El húmero posee extremos transversalmente expandidos y la cresta deltopectoral, bien definida, se orienta cranealmente. La orientación y rangos de movimiento del húmero en saurodomorfos basales dependen de los hábitos posturales del animal. En formas con tendencias mayormente bípedas (e. g., *Plateosaurus* y *Massospondylus*) la protracción del miembro se limita hasta la postura vertical, mientras que la retracción se extiende aproximadamente hasta alcanzar la horizontal. La abducción es limitada y la flexión del antebrazo es importante debido a la fosa cuboidea del húmero (Bonnar & Senter, 2007). El radio se orienta cranealmente a la ulna y la posición de la mano es semisupinada, con la superficie palmar direccionada medialmente, como en terópodos (Bonnar, 2003; Bonnar & Senter, 2007). Los índices de excentricidad tomados para el húmero de *Riojasaurus* y *Coloradisaurus* arrojan valores de 1,2 y 1,17 respectivamente, indicando un pobre desarrollo lateromedial de la diáfisis.

Reconstrucción de la cintura pectoral y miembro anterior en saurópodos Saltosaurinae

Escapulocoracoides (Figura 6.5). De los taxa que conforman el clado Saltosaurinae, cuatro de sus miembros poseen restos de la cintura pectoral preservados: *Neuquensaurus australis*, *N. robustus* y *Saltasaurus loricatus*. Escápula y coracoides coosificados se conocen sólo para *Neuquensaurus* (MLP-CS 1096, MLP-CS 1298), mientras que en *Saltasaurus* son elementos independientes. En todos los taxa, estos elementos poseen una marcada concavidad medial, que sigue la silueta de la caja torácica, así como el extremo dorsal expandido de la escápula. Dicha concavidad viene dada por un ángulo existente, de aproximadamente 160°, entre la lámina escapular y la zona glenoidea coraco-escapular. El elemento pectoral mejor preservado es MLP-CS 1096, correspondiente a *N. australis*, en cuyo extremo dorsal existe una zona rugosa terminal, en donde se habría desarrollado una supraescápula cartilaginosa. Algunos materiales de *Saltasaurus loricatus* (PVL 4017-04) también exhiben un

borde rugoso en el margen distal de la lámina escapular. La fosa glenoidea está constituida de manera igualitaria tanto por la escápula como por el coracoides y es notablemente amplia y profunda tanto en *Neuquensaurus* como en *Saltasaurus*. La orientación mecánicamente más adecuada para esta estructura es caudoventral, de manera tal que el margen craneal del coracoides quede alineado con el borde anterior de la caja torácica y las placas esternales (ver más adelante).

Placas esternales (Figura 6.5). Las placas esternales, de forma semilunar, merecen una consideración aparte en cuanto a la manera en que se disponen respecto del resto de la cintura. El esqueleto de *Neuquensaurus* montado en el Museo de La Plata exhibe estos huesos de manera errónea, ya que la superficie dorsal se encuentra orientada ventralmente y la cresta craneoventral (presente también en *Saltasaurus*) apuntando dorsalmente. Con esta configuración de las placas esternales, los márgenes cóncavos, que deberían ser laterales, están dispuestos como bordes mediales cuando (ver al respecto Borsuk-Bialynicka, 1977; Schwarz et al. 2007b). En *Neuquensaurus* y *Saltasaurus* los márgenes laterales de las placas son lisos y no presentan evidencia de superficies articulares ni zonas de anclaje para cartílago. Sin embargo, el contacto entre las placas esternales y los coracoides puede darse a través del borde craneolateral de los primeros, donde existe una superficie articular; mientras que el coracoides contactaría por su superficie craneoventral, la misma configuración inferida para *Camarasaurus lentus* (Gilmore, 1925). El borde caudal de las placas, por el contrario, presenta una superficie engrosada y rugosa, por lo que es probable que esta zona haya sido sitio de anclaje para cartílago y los segmentos esternales de las costillas (McIntosh, 1990; Schwarz et al., 2007b). La posición de las placas esternales sigue la orientación craneodorsal a caudoventral.

Clavículas. Pese a que no se conocen clavículas preservadas para titanosaurios, se presentan aquí dos configuraciones del arreglo pectoral, tomando como referencia la morfología de estas estructuras, bien conocidas y presentes en el sauropodomorfo basal *Massospondylus* (Yates & Vasconcelos, 2005) y el neosaurópodo *Diplodocus* (Hatcher, 1901; Schwarz et al., 2007b). La morfología es similar en ambos casos, siendo una varilla elongada, con cierta curvatura en su parte media y orientada medialmente. En *Massospondylus* ambas clavículas están unidas por su parte ventral, aunque no fusionadas, mientras que en *Diplodocus*

son elementos independientes. En la Figura 6.6 se muestran las dos posibles alternativas de configuración de las clavículas en los saurópodos saltasaurinos. Por un lado, el modelo donde las clavículas contactan entre sí en la línea media, formando una 'V'; el modelo alternativo, donde los elementos no contactan entre sí, sino que se relacionan con la escápula al nivel del acromion y el coracoides, denominado 'modelo sin refuerzo' ('non-bracing model', Yates & Vasconcelos, 2005). Ambos arreglos claviculares implican diferentes grados de movilidad para el escapulocoracoides. El modelo en 'V' restringe la movilidad ya que se asemeja a una fúrcula, aunque no fusionada. La fúrcula es una estructura que le otorga rigidez a la zona pectoral de aves y terópodos avianos (Makovicky & Currie, 1998). Por el contrario, el arreglo del tipo 'sin refuerzo' permite movimientos independientes entre los elementos a cada lado de la cintura, por lo que le otorga mayor movilidad a toda la zona escapular (Schwarz et al., 2007b).

Articulación gleno-humeral. La cabeza humeral presenta una superficie irregular y rugosa, lo que sugiere la existencia de cartílago en la articulación con la escápula. El contacto gleno-humeral se produce en el plano sagital, no existiendo deflexión medial del estilopodio, como ocurre en saurópodos no titanosaurios (e. g., *Diplodocus*, obs. pers.; Bonnan, 2003, Wilhite, 2003) y elefantes actuales (obs. pers.). Esto implica una postura más abierta de los miembros cuando se observa cranealmente, lo que es coherente con el patrón de huellas anchas atribuido a titanosaurios (Lockley et al., 1994; Wilson & Carrano, 1999). El borde lateroproximal del húmero termina en ángulo recto, lo que le otorga a la zona proximal una gran excentricidad (relación entre el diámetro lateromedial y el craneocaudal), lo que le permitiría soportar las flexiones mediolaterales a las que habría estado sometido (Alexander, 1971, 1975). El borde dorsomedial del húmero de *Saltasaurus* y *Neuquensaurus* termina en ángulo agudo, evidenciando una prominencia medial, también citada para ceratópsidos (lesser tubercle, Paul & Christiansen, 2000). Dicha prominencia interfiere con las costillas si el húmero se articula de manera netamente columnar, por lo que la menor interferencia se logra con el estilopodio orientado a aproximadamente 10° respecto del plano sagital. Ahora bien, en vista lateral, la postura de reposo más plausible para el húmero teniendo en cuenta el grado de abducción, es formando un ángulo de 125° respecto

del eje mayor de la escápula (Figura 6.7). El rango de movimientos posible para saltosaurinos en la articulación gleno-humeral es de 55° para *Neuquensaurus* y de 45° para *Saltasaurus* (Figura 6.8). La cresta deltopectoral de los taxa bajo estudio es prominente y se extiende distalmente hasta la mitad de la diáfisis. Esta estructura es el correlato osteológico del M. pectoralis, el cual tendría aquí un gran desarrollo, controlando los movimientos de abducción del miembro (ver Capítulo 5).

Articulación húmero-braquial. En saltosaurinos, al igual que en el resto de los saurópodos, la porción proximal de la ulna posee dos procesos: uno lateral y uno medial, en forma de barras que se dirigen desde la terminación proximal hasta la zona distal del hueso. De esta manera, ambos procesos, sumados a la presencia del olécranon caudalmente, determinan una sección proximal triangular o trirradiada. Siguiendo la hipótesis de Hatcher (1902), Gilmore (1936) y Bonnan (2003), el radio se dispone cranealmente a la ulna, manteniéndose paralelo a ésta en todo su recorrido; distalmente, el radio se orienta levemente medial. Con esta configuración, no existe el cruzamiento de elementos, y los procesos laterales de la ulna son los que soportan los cóndilos del húmero caudalmente al radio. El olécranon, por lo tanto se dispone caudolateralmente, de manera tal que no existe interferencia con la musculatura extensora, mientras que durante la máxima extensión del antebrazo, se acomodaría en la fosa cuboidea, bien conspicua en saltosaurinos. Con esta configuración, la mano presenta cierta pronación, lo cual sería congruente con el patrón de huellas existentes para saurópodos. Finalmente, el hecho de que el radio se oriente medialmente respecto de la ulna en la porción distal del antebrazo, determina un arco distal. Este arco se corresponde con la morfología arqueada del metacarpo de los saurópodos (Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002; Bonnan, 2003).

Como ocurre en sauropodomorfos basales, terópodos y aves, los cóndilos ulnar y radial del húmero de los saltosaurinos se encuentran expandidos cranealmente (Romer, 1956; Wilson, 2002; Bonnan, 2003). Ello, sumado a la presencia de una fosa olecraneana, permiten un rango de movimientos que alcanza los 67° en *Neuquensaurus* y 72° en *Saltasaurus* (Figura 6.9). Esto último le confiere a la articulación húmero-braquial de los saltosaurinos mayor movilidad en cuanto a flexión-extensión respecto de otros saurópodos (e. g., *Diplodocus*,

Bonnan, 2003; Wilhite, 2003) en donde los cóndilos distales del húmero no se encuentran bien diferenciados uno del otro ni expandidos cranealmente, además de no poseer fosa cuboidea para el olecranon.

Análisis mecánico

Los resultados del análisis mecánico se exponen en las Figuras 6.10 a 6.15 y las Tablas 6.1 a 6.12. Las Tablas 6.2, 6.4, 6.6, 6.8, 6.10 y 6.12 detallan la obtención de los brazos de momento para los músculos en sus componentes de protracción (Tabla 6.2), retracción (Tabla 6.4), extensión (Tabla 6.6), flexión (Tabla 6.8), aducción (Tabla 6.10) y abducción (Tabla 6.12). Por otro lado, la contribución parcial de cada músculo a dichos pares antagónicos se detalla en las Tablas 6.3, 6.5, 6.7, 6.9, 6.11 y 6.13, respectivamente.

Para la protracción (Figura 6.10, Tabla 6.2) los músculos analizados fueron el M. pectoralis (P), el M. supracoracoideus (Suc) y el M. coracobrachialis (CB). El M. pectoralis muestra en los taxones norteamericanos (*Camarasaurus*, *Apatosaurus* y *Diplodocus*) valores más altos que en los titanosaurios (*Opisthocoelicaudia*, *Neuquensaurus* y *Saltasaurus*). El M. supracoracoideus, por el contrario, exhibe valores similares en todos los taxa (9-13 aproximadamente), con la excepción de *Saltasaurus*, que posee un valor por debajo del resto (6,8). Para el M. coracobrachialis, también se mantienen valores equivalentes entre todos los taxa (13-19), siendo *Neuquensaurus* el taxón que posee el mayor promedio (24). En cuanto a la suma de los brazos de momento a la protracción total (Tabla 6.3: MPr), los saurópodos no titanosaurios exhiben los valores más altos, siendo el P aquél que contribuye en mayor medida a este total (43-52 %). Para los titanosaurios, sin embargo, tanto el P, como el CB contribuyen de manera similar a la protracción total.

Tabla 6.2

Taxón	Ángulo	Subángulo	MP1	MP2	MP3	MP4	MP5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	17	4,25	28	27	25	24	22	126	25,2
<i>Diplodocus</i>	50	12,5	29,5	28	25,5	21,5	16,5	121	24,2
<i>Apatosaurus</i>	45	11,25	34	33	30	27	22	146	29,2
<i>Opisthocoelicaudia</i>	120	24	10	4	12	25	27	78	15,6
<i>Neuquensaurus</i>	124	31	20,5	4	13	26,5	33	97	19,4
<i>Saltasaurus</i>	123	30,75	14,5	1	12	23	27	77,5	15,5
Taxón	Ángulo	Subángulo	MSuc1	MSuc2	MSuc3	MSuc4	MSuc5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	30	7,5	18	16	14	11	8	67	13,4
<i>Diplodocus</i>	16	4	12	11	9	8	6	46	9,2
<i>Apatosaurus</i>	25	6,25	17	15,5	13,5	11,5	9,5	67	13,4
<i>Opisthocoelicaudia</i>	36	9	16	15	12,5	10,5	8	62	12,4
<i>Neuquensaurus</i>	32	8	19	16,5	13,5	10,5	6,5	66	13,2
<i>Saltasaurus</i>	18	4,5	9,5	9	6,5	5,5	3,5	34	6,8
Taxón	Ángulo	Subángulo	MCB1	MCB2	MCB3	MCB4	MCB5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	15	3,75	21,5	21	19	18	17	96,5	19,3
<i>Diplodocus</i>	8	2	15	14	13	12	11,5	65,5	13,1
<i>Apatosaurus</i>	15	3,75	22	21,5	19,5	18	16	97	19,4
<i>Opisthocoelicaudia</i>	26	6,5	16	16	17	16	16	81	16,2
<i>Neuquensaurus</i>	17	4,25	27	26	24	22	21	120	24
<i>Saltasaurus</i>	20	5	17	15,5	14	12	10	68,5	13,7

Tabla 6.2. Detalle de la obtención de los brazos de momento de los músculos pectoralis (P), supracoracoideus (Suc) y coracobrachialis (CB), en la componente de protracción, tomados entre los extremos más craneal y más caudal del origen.

Tabla 6.3

Taxón	MP	%MPr	MSuc	%MPr	MCB	%MPr	MPr
<i>Camarasaurus</i>	25,2	43,5	13,4	23,1	19,3	33,33	57,9
<i>Diplodocus</i>	24,2	52	9,2	19,7	13,1	28,1	46,5
<i>Apatosaurus</i>	29,2	47	13,4	21,6	19,4	31,2	62
<i>Opisthocoelicaudia</i>	15,6	35,2	12,4	28	16,2	37,1	44,2
<i>Neuquensaurus</i>	19,4	34,2	13,2	23,3	24	42,4	56,6
<i>Saltasaurus</i>	15,5	43	6,8	18,8	13,7	38	36

Tabla 6.3. Brazos de momento de los músculos protractores pectoralis (MP), supracoracoideus (MSuc), coracobrachialis (MCB), y contribución de cada músculo (%) a la protracción total (MPr).

Para la componente de retracción los saurópodos saltasaurinos analizados (*Neuquensaurus* y *Saltasaurus*) muestran los valores más altos para el M. teres mayor (TM) (aproximadamente 25), mientras que para el M. deltoideus scapularis (DS), no existen diferencias considerables entre los taxa (Figura 6.11, Tabla 6.4). En términos generales, los saurópodos saltasaurinos muestran los mayores brazos de momento para la retracción total (30-33). Considerando la contribución de cada músculo, el músculo que más contribuye al total de la retracción es el TM (63-80 %).

Tabla 6.4

Taxón	Ángulo	Subángulo	MTM1	MTM2	MTM3	MTM4	MTM5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	20	5	13	14,5	16	18	19	80,5	16,1
<i>Diplodocus</i>	27	6,75	11	14	16	19	21	81	16,2
<i>Apatosaurus</i>	29	7,25	8	10,5	13	15,5	17,5	64,5	12,9
<i>Opisthocoelicaudia</i>	20	5	11	13	15	17	19	75	15
<i>Neuquensaurus</i>	14	3,5	20	22,5	25	27	29	123,5	24,7
<i>Saltasaurus</i>	18	4,5	23	24	25	26	27	125	25
Taxón	Ángulo	Subángulo	MDS1	MDS2	MDS3	MDS4	MDS5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	10	2,5	7,5	8	8,5	9	10	43	5
<i>Diplodocus</i>	9	2,25	7,5	8	9	9	9,5	43	8,6
<i>Apatosaurus</i>	10	2,5	6	7	8	8,5	9	38,5	7,5
<i>Opisthocoelicaudia</i>	8	2	3	3,5	4	5	6	21,5	4,3
<i>Neuquensaurus</i>	4	1	5,5	5,5	6	6,5	7	30,5	6,1
<i>Saltasaurus</i>	8	2	8	8	8,5	9	10	43,5	8,7

Tabla 6.4. Detalle de la obtención de los brazos de momento de los músculos teres mayor (MTM) y deltoideus scapularis (MDS), en la componente de retracción, tomados entre los extremos más craneal y más caudal del origen.

Tabla 6.5

Taxón	MTM	%MR	MDS	%MR	MR
<i>Camarasaurus</i>	16,1	76,3	5	23,6	21,1
<i>Diplodocus</i>	16,2	65,3	8,6	34,6	24,8
<i>Apatosaurus</i>	12,9	63,2	7,5	36,7	20,4
<i>Opisthocoelicaudia</i>	15	77,7	4,3	22,2	19,3
<i>Neuquensaurus</i>	24,7	80,1	6,1	19,8	30,8
<i>Saltasaurus</i>	25	74,1	8,7	25,8	33,7

Tabla 6.5. Brazos de momento de los músculos retractores teres mayor (MTM), deltoideus scapularis (MDS), y contribución de cada músculo (%) a la retracción total (MR).

Para la extensión (Figura 6.12), *Neuquensaurus*, *Saltasaurus* y *Opisthocoelicaudia* presentan los mayores valores, tanto del M. anconeus pars scapulocoracoidea (ASC), M. anconeus pars scapular (AS), como del M. anconeus pars humeralis (AH) (Tabla 6.6), por lo que también lo hacen para la extensión total (Tabla 6.7). En cuanto a la contribución parcial de cada músculo a la extensión total, todos los taxa exceptuando *Camarasaurus*, presentan los mayores valores para el AS y AH (32-35 %).

Tabla 6.6

Taxón	Ángulo	Subángulo	MASC1	MASC2	MASC3	MASC4	MASC5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	5	1,25	9	9	9,5	9,5	10	47	9,4
<i>Diplodocus</i>	4	1	11,5	11,5	11,5	12	12	58,5	11,7
<i>Apatosaurus</i>	6	1,5	10	10,5	10,5	11	11	53	10,6
<i>Opisthocoelicaudia</i>	4	1	20	20	20,5	20,5	21	102	20,4
<i>Neuquensaurus</i>	7	1,75	16	16	16,5	16,5	16,5	81,5	16,3
<i>Saltasaurus</i>	5	1,25	16	16,5	16,5	17	17	83	16,6

Taxón	Ángulo	Subángulo	MAS1	MAS2	MAS3	MAS4	MAS5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	10	2,25	11	11	11,5	11,5	11,5	56,5	11,3
<i>Diplodocus</i>	6	1,5	12	13	13,5	14	14	66,5	13,3
<i>Apatosaurus</i>	9	2,5	12	12	12,5	12,5	13	62	12,4
<i>Opisthocoelicaudia</i>	6	1,5	23	23	23	23,5	24	116,5	23,3
<i>Neuquensaurus</i>	8	2	18	18	18	18	18	90	18
<i>Saltasaurus</i>	10	2,25	18	18,5	18,5	19	19	93	18,3
Taxón	Ángulo	Subángulo	MAH1	MAH2	MAH3	MAH4	MAH5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	4	1	6	6	6	6	6	30	6
<i>Diplodocus</i>	5	1,25	11,5	12	12,5	12,5	13	61,5	12,3
<i>Apatosaurus</i>	6	1,5	12	12	12,5	12,5	13	62	12,4
<i>Opisthocoelicaudia</i>	5	1,25	21	21,5	22	22	22,5	109	21,8
<i>Neuquensaurus</i>	7	1,75	17	17,5	17,5	17,5	18	87,5	17,5
<i>Saltasaurus</i>	6	1,5	18,5	18,5	18,5	19	19	93,5	18,7

Tabla 6.6. Detalle de la obtención de los brazos de momento de los músculos anconeus pars scapulocoracoidea (MASC), anconeus pars scapular (MAS), y anconeus pars humeralis (MAH), en la componente de extensión, tomados entre los extremos más craneal y más caudal del origen.

Tabla 6.7

Taxón	MASC	%ME	MAS	%ME	MAH	%ME	ME
<i>Camarasaurus</i>	9,4	35,2	11,3	42,3	6	22,4	26,7
<i>Diplodocus</i>	11,7	31,3	13,3	35,6	12,3	32,9	37,3
<i>Apatosaurus</i>	10,6	29,9	12,4	35	12,4	35	35,4
<i>Opisthocoelicaudia</i>	20,4	31,1	23,3	35,5	21,8	33,2	65,5
<i>Neuquensaurus</i>	16,3	31,4	18	34,7	17,5	33,7	51,8
<i>Saltasaurus</i>	16,6	30,9	18,3	34,1	18,7	34,8	53,6

Tabla 6.7. Brazos de momento de los músculos extensores anconeus pars scapulocoracoidea (MASC), anconeus pars scapular (MAS), anconeus pars humeralis (MAH), y contribución de cada músculo (%) a la extensión total (ME).

Los brazos de momento para la flexión también son mayores en los saltasaurinos, aunque sólo *Neuquensaurus* se aleja considerablemente del resto de los taxa (18,4), mientras que *Saltasaurus* muestra valores apenas por encima del resto (15) (Figura 6.13, Tabla 6.8, 6.9). La contribución de cada músculo favorece levemente al M. coracoantebrachialis (CA) (50-55 %).

Tabla 6.8

Taxón	Ángulo	Subángulo	MCA1	MCA2	MCA3	MCA4	MCA5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	3	0,75	13	13	13	13	13	65	13
<i>Diplodocus</i>	2	0,5	13	13	13	13,5	13,5	66	13,2
<i>Apatosaurus</i>	3	0,75	12	12	12,5	13	13	62,5	12,5
<i>Opisthocoelicaudia</i>	3	0,75	14	14,5	14,5	15	15	73	14,6
<i>Neuquensaurus</i>	3	0,75	18	18	18,5	18,5	19	92	18,4
<i>Saltasaurus</i>	3	0,75	15	15	15	15	15	75	15
Taxón	Ángulo	Subángulo	MH1	MH2	MH3	MH4	MH5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	4	1	12	12	12	12,5	12,5	61	12,5
<i>Diplodocus</i>	4	1	11,5	12	12	12,5	12,5	60,5	12,1
<i>Apatosaurus</i>	3,5	0,7	10,5	10	10,5	11	11	53	10,6
<i>Opisthocoelicaudia</i>	4	1	11,5	11,5	12	12	12,5	59,5	11,9
<i>Neuquensaurus</i>	5	1,25	14	14	15	15,5	15,5	74	14,8
<i>Saltasaurus</i>	4	12	12	12,5	12,5	12,5	13	62,5	12,5

Tabla 6.8. Detalle de la obtención de los brazos de momento de los músculos coracoantebrachialis (MCA) y humeroradialis (MH), en su componente de flexión, tomados entre los extremos más craneal y más caudal del origen.

Tabla 6.9

Taxón	MCA	%MF	MH	%MF	MF
<i>Camarasaurus</i>	13	50,9	12,5	49	25,5
<i>Diplodocus</i>	13,2	52,1	12,1	47,8	25,3
<i>Apatosaurus</i>	12,5	54,1	10,6	45,8	23,1
<i>Opisthocoelicaudia</i>	14,6	55	11,9	44,9	26,5
<i>Neuquensaurus</i>	18,4	55,4	14,8	44,5	33,2
<i>Saltasaurus</i>	15	54,5	12,5	45,4	27,5

Tabla 6.9. Brazos de momento de los músculos flexores coracoantebrachialis (MCA), humeroradialis (MH), y contribución de cada músculo (%) a la flexión total (MF).

En la Tabla 6.10 se presentan los valores de aducción para cada taxón. *Opisthocoelicaudia* y *Neuquensaurus* exhiben los mayores brazos de momento para los M. pectoralis y M. Subscapularis (29-30 y 11-14, respectivamente), mientras que *Camarasaurus*, *Diplodocus* y *Apatosaurus* poseen los brazos de momento más elevados para el M. teres major (10-13) (Figura 6.14). En cuanto a la aducción total, el mayor valor corresponde a *Opisthocoelicaudia* (51,3 %) y en segunda medida a *Apatosaurus* y *Neuquensaurus* (45% aproximadamente). Para todos los taxa, la mayor contribución a la aducción total está dada por el P, con un porcentaje que varía entre un 50-65% de la aducción total (Tabla 6.11).

Tabla 6.10

Taxón	Ángulo	Subángulo	MP1	MP2	MP3	MP4	MP5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	39	9,75	13	17	20	23,5	26	99,5	19,9
<i>Diplodocus</i>	42	10,5	12	17,5	22	26	29	106,5	21,3
<i>Apatosaurus</i>	46	11,5	20	24	26	28	28	126	25,2
<i>Opisthocoelicaudia</i>	49	12,25	26,5	29,5	31,5	32	31	150,5	30,1
<i>Neuquensaurus</i>	18	4,5	28,5	29	29	29	29,5	145	29
Taxón	Ángulo	Subángulo	MS1	MS2	MS3	MS4	MS5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	23	5,75	4,5	5	6	6,5	7	29	5,8
<i>Diplodocus</i>	21	5,25	4	5	6	6,5	7	28,5	5,7
<i>Apatosaurus</i>	7,5	9	9	9	10	10	10	48	9,6
<i>Opisthocoelicaudia</i>	24	6	10	11	11,5	12	12,5	57	11,4
<i>Neuquensaurus</i>	17	4,25	14	14	14	14	14	70	14
Taxón	Ángulo	Subángulo	MTM1	MTM2	MTM3	MTM4	MTM5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	7	1,75	12	12,5	13	14	14,5	66	13,2
<i>Diplodocus</i>	7	1,75	10	10	10	11	11,5	52,5	10,5
<i>Apatosaurus</i>	4	1	8	8	9,5	9,5	10	53	10,6
<i>Opisthocoelicaudia</i>	26	6,5	6	8	10	12	13	49	9,8
<i>Neuquensaurus</i>	13	3,25	1	0,5	1,5	3	5	11	2,2

Tabla 6.10. Detalle de la obtención de los brazos de momento de los músculos aductores pectoralis (MP), subscapularis (MS), y teres mayor (MTM), en su componente de aducción, tomados entre los extremos más craneal y más caudal del origen.

Tabla 6.11

Taxón	MP	%MAd	MS	%MAd	MTM	%MAd	MAd
<i>Camarasaurus</i>	19,9	51,1	5,8	14,9	13,2	33,9	38,9
<i>Diplodocus</i>	21,3	56,8	5,7	15,2	10,5	28	37,5
<i>Apatosaurus</i>	25,2	55,5	9,6	21,1	10,6	23,3	45,4
<i>Opisthocoelicaudia</i>	30,1	58,6	11,4	22,2	9,8	19,1	51,3
<i>Neuquensaurus</i>	29	64,1	14	30,9	2,2	4,8	45,2

Tabla 6.11. Brazos de momento de los músculos aductores pectoralis (MP), subscapularis (MS), teres mayor (MTM), y contribución de cada músculo (%) a la aducción total (MAd).

Finalmente, los valores correspondientes a los brazos de momento para la abducción se expresan en la Tabla 6.12. *Diplodocus* y *Opisthocoelicaudia* presentan los mayores valores para el M. deltoideus clavicularis (DC) (9,6 y 12,5, respectivamente), seguido por *Camarasaurus* (8,5). Para el Suc, *Diplodocus* y *Apatosaurus* muestran los mayores valores (7 y 7,2, respectivamente). *Diplodocus* y *Opisthocoelicaudia* presentan mayores brazos de momento total (16,6 y 15,8, respectivamente), mientras que el DC contribuye mayoritariamente a la abducción total en todos los taxa (57-79 %), exceptuando *Apatosaurus* (35,1 %) y *Neuquensaurus* (50,9 %) (Figura 6.15) (Tabla 6.13).

Tabla 6.12

Taxón	Ángulo	Subángulo	MDC1	MDC2	MDC3	MDC4	MDC5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	18	4,5	4,5	6,5	8,5	10,5	12,5	42,5	8,5
<i>Diplodocus</i>	15	3,75	6	8	9,5	11,5	13	48	9,6
<i>Apatosaurus</i>	11	2,75	1,5	2,5	4	5	6,5	19,5	3,9
<i>Opisthocoelicaudia</i>	23	5,75	8	10	12,5	15	17	62,5	12,5
<i>Neuquensaurus</i>	8	2	3,5	4,5	5	6	7	26	5,2
Taxón	Ángulo	Subángulo	MSuc1	MSuc2	MSuc3	MSuc4	MSuc5	Sumatoria	x

<i>Camarasaurus</i>	22	5,5	1,5	1	3	5	7,5	18	3,6
<i>Diplodocus</i>	21	5,25	0,5	2	4	6,5	8	21	7
<i>Apatosaurus</i>	16	4	4	5	7	9	11	36	7,2
<i>Opisthocoelicaudia</i>	26	6,5	1,5	2,5	3,5	4	5	16,5	3,3
<i>Neuquensaurus</i>	38	7,6	2,5	0,5	2	4	6	15	5

Tabla 6.12. Detalle de la obtención de los brazos de momento de los músculos abductores deltoideus clavicularis (MDC) y supracoracoideus (MSuc), en su componente de abducción, tomados entre los extremos más craneal y más caudal del origen.

Tabla 6.13

Taxón	MDC	%MAb	MSuc	%MAb	MAb
<i>Camarasaurus</i>	8,5	70,2	3,6	29,7	12,1
<i>Diplodocus</i>	9,6	57,8	7	42,1	16,6
<i>Apatosaurus</i>	3,9	35,1	7,2	64,8	11,1
<i>Opisthocoelicaudia</i>	12,5	79,1	3,3	20,8	15,8
<i>Neuquensaurus</i>	5,2	50,9	5	49	10,2

Tabla 6.13. Brazos de momento de los músculos abductores deltoideus clavicularis (MDC), supracoracoideus (MSuc), y contribución de cada músculo (%) a la abducción total (MAb).

Discusión

La configuración de la cintura pectoral y miembro anterior a lo largo de Dinosauria sufrió variaciones considerables, teniendo en cuenta que este grupo radió desde sus orígenes en una amplia gama de posturas que variaron en un continuo desde formas netamente cuadrúpedas hasta bípedas, incluyendo un gran abanico de

posturas intermedias (Hutchinson, 2006; Hutchinson & Allen, 2009). Si bien son numerosas las contribuciones que presentan una reconstrucción del esqueleto, ya sea parcial o total, de algún saurópodo, son escasos los trabajos que enfatizan en aspectos como orientación correcta de los huesos, rangos de movimientos en las articulaciones e inclusión de estructuras cartilaginosas que probablemente hayan existido. En esta sección se discuten los resultados obtenidos con trabajos previos.

Si bien la configuración de la cintura pectoral en Sauropoda es, en líneas generales, conservadora, el modelo que se reconstruye aquí para *Neuquensaurus* y *Saltasaurus* exhibe ciertas diferencias respecto del plan previamente propuesto para saurópodos no titanosaurios. Dichas diferencias se ven reflejadas en el arreglo musculoesquelético y, consecuentemente, en los brazos de momento de los músculos inferidos.

Análisis de las articulaciones

Teniendo en cuenta la información obtenida a través de la osteología y la musculatura inferida, la morfología funcional de *Neuquensaurus* y *Saltasaurus*, puede ser discutida respecto a trabajos previos realizados en saurópodos no titanosaurios, ceratópsidos graviportales, y a través de comparaciones con análogos actuales.

Orientación del escapulocoracoides y relación con las placas esternales. La orientación del escapulocoracoides reviste especial interés debido a que sobre esta estructura se anclan gran parte de los músculos encargados de la suspensión de la cintura pectoral y cuello (Schwarz et al., 2007b), siendo éste un tema de discusión (McIntosh, 1990; Paul & Christiansen, 2000; Schwarz et al., 2007b; Remes, 2008; Otero, 2010b), por lo que no existe un consenso al respecto. Autores como Tornier (1909) y Hay (1908, 1910) argumentan que, debido a su naturaleza reptiliana, una postura de este tipo para saurópodos es más plausible que una mamaliana o ‘elefantina’. Por otro lado, Matthew (1910) y Holland (1910) proponen una postura más similar a las aves o elefantes actuales (‘rectígrados’).

En formas primitivas de saurisquios (e. g., *Guaibasaurus*) la escápula es grácil, con moderada expansión distal y orientada subverticalmente respecto de la

columna vertebral (Langer & Benton, 2006); mientras que en el terópodo basal *Herrerasaurus*, el escapulocoracoides se orienta aproximadamente a 30° respecto de la columna vertebral, asumiendo la ubicación subparalela a esta última, la cual se mantendrá a lo largo de *Saurischia*, mientras que la fosa glenoidea se orienta caudoventralmente y lateralmente (Serenó, 1993). En ceratópsidos, pese a su naturaleza graviportal, la orientación de la fosa glenoidea ha sido también reconstruida orientada caudoventralmente, asumiendo una postura flexionada, mientras que la lámina escapular posee un ángulo respecto de la columna vertebral de 30°-40° (Johnson & Ostrom, 1995; Paul & Christiansen, 2000). En saurópodomorfos basales, cuyo repertorio locomotor varía entre cuadrúpedos y bípedos facultativos (Yates et al., 2010), el patrón de orientación escapular y glenoidea es el mismo.

Por comparación con el soporte filogenético viviente se tiene, por un lado, una orientación de la fosa glenoidea que es caudolateral en cocodrilos y saurios en general, y preponderantemente lateral en Neornithes. En ambos casos, la tendencia hacia la lateralidad es inherente al tipo de marcha que caracteriza a estos grupos (Meers, 2003). En cocodrilos y lagartos, la marcha transversal implica tanto movimientos craneocaudales (protracción / retracción), como lateromediales (aducción / abducción) del húmero. En las aves ocurre algo similar, debido al movimiento de aleteo durante el vuelo. Ninguna de estas situaciones parece corresponder al repertorio locomotor de los saurópodos, como se creía a principios de 1900s (Tornier, 1909; Hay, 1908, 1911). Es por ello que una buena aproximación la brindan los elefantes actuales, cuyos miembros presentan algunas pautas aplicables a estos dinosaurios. En primer lugar, los saurópodos habrían desarrollado un estilo columnar-graviportal de locomoción (Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002). Es de esperar, entonces, que sus miembros se dispongan de manera tal que minimicen la flexión de sus huesos, tal como ocurre en mamíferos graviportales actuales (Biewener, 1983b, 1989, 1990). Para minimizar el factor de riesgo, los elefantes poseen los elementos de las cinturas y miembros alineados sobre la vertical y respecto de la fuerza de reacción del sustrato (FRS). Este tipo de postura minimiza el momento sobre las articulaciones, reduciendo la exposición a fractura. Para lograr esto, la escápula literalmente se apoya sobre la cabeza humeral, por lo que el plano articular de la zona glenoidea es horizontal. Adjudicando una orientación similar de la fosa glenoidea en saurópodos (Gilmore,

1925; Schwarz et al., 2007b), el eje mayor del escapulocoracoides asume distintos ángulos respecto de la columna vertebral (Figura 6.16). En *Neuquensaurus* el ángulo es de aproximadamente 37° , mientras que en *Saltasaurus* es de 43° . Sin embargo, con la fosa glenoidea orientada ventralmente como en elefantes actuales, las placas esternales quedarían orientadas sub-verticalmente, no siguiendo la forma de la caja torácica. Por ello, la configuración mecánicamente más plausible implica un escapulocoracoides con la fosa glenoidea orientada caudoventralmente, permitiendo a las placas esternales orientarse siguiendo la silueta de la caja torácica.

En cuanto a la relación de las placas esternales con los coracoides, es un tema rodeado de especulación, puesto que no existen articulaciones concretas entre estos elementos. La presencia de cartílago como matriz circundante de toda la zona esternal es citada desde principios de 1900s (Hatcher, 1901) y reafirmada en estudios ulteriores (McIntosh, 1990; Borsuk-Bialynicka, 1977; Claessens, 2004; Schwarz et al., 2007b). Sin embargo, debido a la no vascularización de este tejido (Currey, 1984; Banks, 1996) resulta poco probable el desarrollo de grandes volúmenes de cartílago en una unión sincondrótica entre los coracoides y las placas esternales. *Opisthocoelicaudia*, titanosaurio cercanamente relacionado a los saltasaurinos, presenta también placas esternales semilunares. Borsuk-Bialynicka (1977) y Schwarz et al. (2007b) presentan modelos de relación coracoides-placa esternal para este taxón. La primera autora presenta un modelo similar al propuesto en esta contribución, es decir, con el borde craneolateral de las placas en contacto con el margen craneoventral del coracoides. Así como en *Neuquensaurus* y *Saltasaurus*, el punto de contacto con el coracoides de la placa esternal de *Opisthocoelicaudia* posee una superficie rugosa, a través de la cual habría contactado con el coracoides (Figura 6.6). La reconstrucción presentada por Schwarz et al. (2007b) en donde toda la superficie lateral y cóncava de la placa recibe a la superficie craneal del coracoides no se ajusta a los saltasaurinos debido a que dicha superficie en estos taxones es lisa y no parece corresponderse con los coracoides. El borde craneolateral, sin embargo, tiene una superficie llana y rugosa, con lo cual es probable que haya sido el sitio de contacto con la porción craneal del coracoides, o bien el sitio de anclaje de cartílago, en el caso de tratarse de placas esternales totalmente embebidas en este tejido, como propone Borsuk-Bialynicka (1977).

Postura del miembro anterior. Las interpretaciones sobre postura en saurópodos y en dinosaurios en general, implican tener en cuenta ciertos parámetros. En primer lugar hay que considerar que el modo de encastre de las articulaciones de los huesos largos no es preciso como en mamíferos, debido a la no preservación de las uniones cartilagosas (ver más adelante en esta sección). La presencia de rugosidades en la cabeza humeral de la mayoría de los saurópodos permite inferir una cápsula de cartílago de dimensiones no conocidas (Holliday et al., 2001, 2010; Schwarz et al., 2007b). Otro factor que incide en la postura es la orientación de la articulación gleno-humeral. La acomodación del húmero en la fosa glenoidea y su orientación respecto del plano sagital, así como la relación radio-ulna, son otros parámetros muy discutidos de los cuales no existe un consenso hasta el momento (Wilson & Sereno, 1998; Bonnan, 2003; Wilhite, 2003; Schwarz, 2007b). La articulación gleno-humeral es el punto de contacto entre la superficie articular de la escápula (fosa glenoidea) con la cabeza humeral. Es un punto articular muy importante en términos funcionales debido a que de él se desprenden las inferencias sobre postura en reposo del húmero, relación de las placas esternales con los coracoides, ángulos de protracción / retracción, aducción / abducción y rotación del miembro anterior. En saurópodos, la evidencia osteológica sugiere un cambio en el patrón postural respecto al resto de los dinosaurios. En este sentido, el esquema columnar es el que mejor se ajusta, teniendo en cuenta las similitudes biomecánicas con elefantes actuales (Bonnan, 2003). En previas reconstrucciones, la orientación de la fosa es ventral (Bonnan, 2003; Wilhite, 2003; Schwarz et al., 2007b), con lo que la fosa glenoidea alojaría a la cabeza humeral de manera vertical, traducándose en una postura netamente columnar, como en elefantes actuales. En saltosaurinos esta configuración es mecánicamente poco probable debido a dos situaciones. Por un lado, la orientación de la fosa no es ventral como en el resto de los saurópodos sino caudoventral. Esto conlleva a que el húmero se oriente caudoventralmente, alejándose de la postura netamente columnar. Por otro lado, con una postura de este tipo, el borde proximomedial del húmero interferiría con la caja torácica, de manera tal que una orientación del húmero más abierta solucionaría esta interferencia y sería congruente con el patrón de huellas anchas atribuido a titanosaurios (Wilson & Carrano, 1999). Esta manera de articulación, a su vez, lleva implícita una modificación en la articulación húmero-braquial, ya que para

que la articulación en el codo no interfiera con el prominente olecranon, el húmero debe posicionarse a, por lo menos, 125° respecto del eje mayor de la escápula. De esta manera, la unión húmero-braquial, en reposo, es de aproximadamente 150° para *Neuquensaurus* y *Saltasaurus*. Esta configuración más flexionada, alejada del típico plan columnar, necesita una articulación gleno-humeral orientada caudoventralmente, de manera tal que la cabeza humeral encastre libremente en la cavidad glenoidea. Este patrón de articulación ha sido reportado previamente para ornitisquios neoceratópsidos (Paul & Christiansen, 2000).

En cuanto al rango de movimiento para el húmero en la fosa glenoidea, los valores para saltasaurinos se encuentran por encima de los valores estimados para otros saurópodos (Figura 6.8). Wilhite (2003) estimó para diplodocoideos norteamericanos y el macronario basal *Camarasaurus* rangos que varían entre 33° y 37° , respectivamente; mientras que Bonnan (2003) calculó en 60° los rangos para *Apatosaurus*.

La relación existente entre el radio y la ulna, y entre estos huesos y la región distal del húmero es un tema con amplio debate y opiniones encontradas (Wilson & Sereno, 1998; Bonnan, 2003). La configuración básica del antebrazo en amniotas actuales es con el radio ubicado craneal y lateral a la ulna en su porción proximal (Romer, 1956) y medialmente en su porción distal. Este arreglo de los huesos del antebrazo significa que, proximalmente, el radio se encuentra en íntima relación con el cóndilo lateral del húmero, mientras que la ulna lo está con el cóndilo medial. Distalmente, el radio cruza la ulna medialmente para establecer relación con el dedo I, en tanto la ulna lo hace con el dedo V (Romer, 1956). Esta disposición es la que se encuentra en elefantes actuales y se observa en reconstrucciones de algunos dinosaurios ceratópsidos y terópodos (Paul & Christiansen, 2000; Senter & Robins 2005, respectivamente), así como también de ciertos saurópodos (Hatcher, 1901; Borsuk-Bialynicka, 1977; Wilson & Sereno, 1998). Aceptando el modelo de cruzamiento del radio, proximalmente, éste recibiría al cóndilo lateral del húmero, mientras que la ulna recibiría al cóndilo medial, contactándolo en su vértice caudal, correspondiente al olécranon. Esta situación parece poco factible en saltasaurinos, ya que, por un lado, el cóndilo medial del húmero interferiría con el olécranon, afectando la inserción de la musculatura extensora del antebrazo (i. e., *M. anconeus*). Por otro lado, la mano

quedaría orientada lateralmente respecto al plano sagital, es decir, supinada, con el dedo I orientado cranealmente, y el dedo V, caudalmente. Esto último contradice el registro actual de huellas para saurópodos (Bonnar, 2003). Otra hipótesis, sustentada por Hatcher (1902), Gilmore (1936) y Bonnar (2003), propone que el radio articula craneal y medialmente respecto de la ulna, mientras que esta última sostiene completamente el húmero caudalmente, y el proceso olecranon de la ulna se orienta caudolateralmente (Figura 6.17).

De esta manera, el patrón de articulaciones en las uniones glenohumeral y húmero-braquial indican una postura de reposo para los saltasaurinos que, si bien no quedan excluidos definitivamente del pan corporal columnar-graviportal, sí presentan un grado de flexión mucho más significativo que otros neosaurópodos (*Apatosaurus*, *Diplodocus*, *Camarasaurus*).

Inferencia de estructuras no preservables

Supraescápula y cartílago articular. Tradicionalmente, las reconstrucciones esqueléticas en dinosaurios no tenían en cuenta la presencia del cartílago articular, por lo que los rangos de movimientos en las articulaciones eran inferidos directamente a partir de los contactos entre hueso y hueso. Si bien en las articulaciones de los huesos largos de los saurópodos el factor que restringe la movilidad es la osteología y no la miología, el cartílago es un factor determinante a la hora de inferir rangos de movimientos para las articulaciones de los miembros. Tanto la cabeza humeral, así como la superficie distal de los huesos en los ejemplares estudiados y, en general, de todos los saurópodos, están revestidas con protuberancias y surcos indicativos de la presencia de cartílago tanto en la articulación gleno-humeral como en la húmero-braquial (Holliday et al., 2001, 2010; Bonnar, 2003; Schwarz et al., 2007b). A diferencia de los mamíferos actuales, en los cuales las articulaciones de los huesos largos son definidas y contactan unas con otras de una manera neta, con una pequeña proporción de cartílago (Weissengruber et al., 2006), las porciones distales de los huesos largos de los saurópodos han perdido una buena parte de la superficie articular. Hallazgos recientes han arrojado luz sobre la definitiva presencia de cartílago articular en los huesos largos de los saurópodos (Schwarz et al., 2007a)

demostrando que entre un 10-20 % de la longitud total de los miembros en arcosaurios se ve truncada por la no preservación del cartílago articular (Holliday et al., 2001, 2010). Además, la ausencia de cartílago en dichas superficies se traduce en la ausencia de epífisis secundariamente osificadas, por lo que una buena parte de la superficie articular del hueso es desconocida, dificultando la reconstrucción de rangos de movimiento realistas (Bonnar & Senter, 2007).

La supraescápula, estructura presente en muchos tetrápodos actuales (anfibios, lepidosaurios, cocodrilos) puede ser inferida en saurópodos utilizando el método de inferencia filogenética, si bien no se han encontrado restos calcificados en algún dinosaurio hasta la fecha. Las razones para suponer la presencia de la supraescápula en saurópodos y, por extensión, en otros dinosaurios son las siguientes: 1) se encuentra presente en todos los tetrápodos, excepto en aves; 2) en cocodrilos es el sitio de anclaje de varios músculos escapulares (e. g., *M. rhomboideus*, *M. serratus ventralis thoracis*, *M. deltoideus scapularis*); 3) los saurópodos presentan la porción distal de la lámina escapular revestida con surcos y rugosidades, lo cual constituye el correlato óseo para el anclaje del cartílago supraescapular. Con todo lo expuesto está claro que no existe evidencia que contradiga la existencia de cartílago supraescapular en saurópodos, por lo que la solución más parsimoniosa es reconstruir su presencia con un Nivel de Inferencia II.

Clavículas. La presencia de clavículas en la mayoría de los arcosaurios indica que esta estructura es plesiomórfica para el clado (Bryant & Russell, 1993). Si bien Crocodylomorpha y Pterosauria no presentan clavículas, sí se encuentran presentes en Dinosauria, aunque de manera discontinua (Tabla 6.13) (Hatcher, 2001; Bryant & Russell, 1993; Paul & Christiansen, 2000; Chure & Madsen, 1996; Makovicky & Currie, 1998; Yates & Vasconcelos, 2005). Es probable que haya sido una estructura presente en todo el clado Dinosauria, teniendo en cuenta los registros en ornitiscuiformes (Osborn, 1924; Brown & Schlaikjer, 1940; Young, 1958; Sereno, 1990), terópodos (Camp, 1936; Chure & Madsen, 1986; Makovicky & Currie, 1998; Bonaparte et al., 1990; Barsbold & Osmólska, 1990), y sauropodomorfos basales (Yates & Vasconcelos, 2005). Aunque no se conocen estas estructuras dentro de Titanosauria hay, sin embargo, citadas clavículas para saurópodos (e. g., *Diplodocus*, Hatcher, 1901; Camarasauridae, Makovicky &

Currie, 1998); mientras que las aves, uno de los soportes filogenéticos del presente análisis, presentan fúrcula, estructura cuya homología podría corresponderse con las clavículas (Bryant & Russell, 1993).

Al igual que con la supraescápula, se presenta aquí el dilema de inferir una estructura sobre la base de la presencia en uno solo de los grupos hermanos. Por un lado, la ausencia de estas estructuras puede argumentarse como real en cocodrilos actuales, mientras que en Neornithes puede calificarse como real presencia. Sin embargo, en este caso, existe un elemento a favor en la inferencia de las clavículas en el grupo de estudio, y es la presencia inequívoca de estas estructuras a lo largo de Dinosauria (Ornithischia, Theropoda, Sauropodomorpha), lo que permite reconstruir esta estructura en los saurópodos saltasaurinos con un Nivel de Inferencia II (Figura 6.18). Como argumenta Remes (2008: 298), es probable que exista un factor tafonómico que impida la preservación de las clavículas, lo cual es coherente con su reducido tamaño y la débil conexión que la liga a la cintura pectoral.

Tabla 6.14

Taxón	Referencia	Asignación
Ornithischia		
Psittacosauridae		
<i>Psittacosaurus</i>	Osborn, 1924; Sereno, 1990	clavícula
Neoceratopsia		
<i>Protoceratops</i>	Brown & Schlaikjer, 1940	clavícula
<i>Leptoceratops</i>	Sternberg, 1951	clavícula
Sauropodomorpha		
Plateosauridae		
<i>Plateosaurus</i>	Huene, 1926	clavícula
Massospondylidae		

<i>Massospondylus</i>	Sereno, 1991; Yates & Vasconcelos, 2005	clavícula
Diplodocidae		
<i>Diplodocus</i>	Hatcher, 1901, 1903	clavícula
Cetiosauridae		
<i>Omeisaurus</i>	Dong et al., 1983	clavícula
<i>Datousaurus</i>	Dong & Tang, 1984	clavícula
<i>Shunosaurus</i>	Zhang, 1988	clavícula
Theropoda		
Neotheropoda		
<i>Segisaurus</i>	Camp, 1936	clavícula
<i>Coelophysis</i>		clavícula
<i>Carnotaurus</i>	Bonaparte et al., 1990	clavícula
Tetanurae		
<i>Allosaurus</i>	Thulborn, 1984; Chure & Madsen, 1996	fúrcula
Maniraptora		
<i>Albertosaurus</i>	Thulborn, 1984; Makovicky & Currie, 1998	fúrcula
<i>Troodon</i>	Thulborn, 1984	clavícula
<i>Velociraptor</i>	Ostrom, 1976	clavícula
Gorgosaurus	Makovicky & Currie, 1998	fúrcula
<i>Daspletosaurus</i>	Makovicky & Currie, 1998	fúrcula
<i>Oviraptor</i>	Barsbold, 1983	fúrcula
<i>Ingenia</i>	Barsbold, 1983	fúrcula
Aves	e. g., Baumel & Witmer, 1993	fúrcula

Tabla 6.14. Dinosaurios con clavículas o fúrcula reportados (Modificado de Bryant & Russell, 1993; Makovicky & Currie, 1998).

Mecánica de la locomoción

El esqueleto apendicular de los titanosaurios en general, y de los saltosaurinos en particular presenta ciertas particularidades que lo diferencia del resto de los saurópodos. Entre los rasgos más destacados se puede mencionar el desarrollo extremo del olecranon de la ulna, cóndilos humerales bien diferenciados y expuestos sobre la superficie craneal de la diáfisis; lóbulos preacetabulares del ilion lateralmente orientados, y el desvío medial de la diáfisis femoral, entre otros (Salgado et al., 1997). Gracias a estos atributos se han planteado algunas hipótesis acerca de las capacidades locomotoras de estos saurópodos (Borsuk-Bialynicka, 1977; Wilson & Carrano, 1999; Bonnan, 2003; Apesteguía, 2004; Carrano, 2005). Sin lugar a dudas, las modificaciones más notables y conspicuas del esqueleto apendicular de los titanosaurios, particularmente de taxones terminales como *Saltasaurus* y *Neuquensaurus*, están ligadas a la modificación de la postura. Partiendo de la evidencia que proveen las huellas anchas atribuidas a este grupo de saurópodos (Wilson & Carrano, 1999), las modificaciones anatómicas que se relacionan a, o son mecánicamente congruentes con este patrón de huellas son ampliamente citadas en la literatura, si bien dichos estudios son de índole cualitativa. En este sentido, la presencia de cóndilos distales humerales bien diferenciados y expuestos sobre la superficie craneal de la diáfisis, el prominente olecranon, y las placas esternales elongadas sugieren una postura de reposo más flexionada respecto de saurópodos no titanosaurios, alejándolos del típico plan columnar característico de Sauropoda.

Wilson & Carrano (1999) han sugerido la presencia de amplias placas esternales como un extenso sitio para el anclaje de la desarrollada musculatura pectoral (Wilson & Carrano, 1999: 264). De los resultados ofrecidos en la presente contribución (ver Capítulo 5) se desprende que esto último es muy probable; sin embargo, dichos autores no explican de qué manera la presencia de las placas esternales contribuye a determinar una postura más flexionada o menos columnar

en los titanosaurios. El análisis de las líneas de acción y brazos de momento expuestos en el presenta capítulo arrojan luz sobre este tema.

El M. pectoralis abarca la mayor parte de la superficie craneal de las placas esternales. Las placas esternales en saltosaurinos, a diferencia de saurópodos no titanosaurios (e. g. *Diplodocus*, *Aptosaurus*, *Camarasaurus*) no se orientan en una posición subvertical, debido a que su extrema longitud determinaría una caja torácica desproporcionadamente grande. La configuración anatómicamente más coherente y mecánicamente plausible es con el eje mayor de las placas esternales orientado dorsoventralmente. De esta manera, el M. pectoralis en saltosaurinos, y también en *Opisthocoelicaudia*, incrementa su línea de acción en la componente mediolateral, a diferencia de los saurópodos no titanosaurios, en los cuales la componente predominante de acción es craneocaudal. Esto se ve claramente reflejado en los brazos de momento para cada una de las componentes, siendo mayor la componente lateromedial en titanosaurios (saltosaurinos + *Opisthocoelicaudia*), mientras que en no titanosaurios la componente craneocaudal presenta mayores brazos de momento (Tabla 6.1, 6.9). Esto significa que en los titanosaurios el M. pectoralis presenta mayor ventaja mecánica en la componente aductora, lo que contribuye a contrarrestar la postura abierta del miembro anterior. En formas como *Diplodocus*, la ventaja mecánica se presenta en la componente de protracción (craneocaudal), lo cual se corresponde con postura netamente columnar.

La presencia de un olecranon desarrollado y extendido sobre la superficie articular de la ulna es un rasgo característico de los saltosaurinos. Apesteguía (2004) relacionó este rasgo, junto a otras peculiaridades del miembro posterior, como favorables para la acción de excavar para la confección de las nidadas. Más allá de la facultad, rol, o destino para el cual haya sido “utilizada” esta estructura, la función es lo que se discutirá aquí. El M. anconeus es el músculo extensor más importante en tetrápodos, cuya inserción es en el proceso olecranon y su origen, dependiendo del grupo, se ubica en la escápula, coracoides y húmero. Para mamíferos es conocida la relación directa que existe entre el desarrollo del olecranon y el incremento del M. triceps (funcionalmente equivalente al M. anconeus) (Vizcaíno & Milne, 2002). Un mayor desarrollo en este proceso supone un incremento en la ventaja mecánica de este músculo en la extensión del

antebrazo. Entre los saurópodos analizados, los brazos de momento calculados para las tres porciones del M. anconeus (MAS, MASC y MAH) arrojan valores mayores en *Opisthocoelicaudia*, *Neuquensaurus* y *Saltasaurus*, en una relación de aproximadamente 2:1 respecto de *Camarasaurus*, *Apatosaurus* y *Diplodocus* (Tabla 6.5). Los músculos flexores coracoantebrales y humeroradiales son los antagonistas del M. anconeus y poseen en los titanosaurios analizados los mayores brazos de momento calculados. De manera tal que, para el par flexión-extensión, los saurópodos titanosaurios analizados aquí presentan mayor ventaja mecánica que los saurópodos no titanosaurios. Teniendo en cuenta los resultados obtenidos en el presente análisis y reconsiderando la hipótesis de excavación propuesta por Apesteguía (2004) es probable que los saurópodos saltasaurinos hayan utilizado activamente sus miembros anteriores para funciones excavadoras, entre ellas, la construcción de nidadas para la reproducción.

Conclusiones

El estudio precedente arroja novedosa información paleobiológica acerca de este clado terminal de titanosaurios que habitó en el territorio argentino hacia el final del período Cretácico, siendo el primer análisis cuantitativo realizado en este grupo con el fin de dilucidar sus capacidades locomotoras.

La metodología de inferencia filogenética, sumado a la información obtenida del registro fósil permitió la reconstrucción de estructuras comúnmente no preservables en saurópodos, como las clavículas, el cartílago supraescapular y el cartílago articular.

El análisis de las articulaciones y los brazos de momento de las líneas de acción de los principales músculos involucrados corrobora la hipótesis que plantea a este grupo de saurópodos como los responsables del patrón de huellas ancho (Lockley et al., 1994; Wilson & Carrano, 1999). Entre los atributos que sostienen esta afirmación se pueden citar la orientación caudoventral de la fosa glenoidea, el gran desarrollo y la orientación craneocaudalmente oblicua de las placas esternales, el mayor rango de movimientos en las articulaciones gleno-humeral y

húmero-braquial, y el gran desarrollo del olecranon de la ulna. Por otro lado, en los titanosaurios el M. pectoralis presenta mayor ventaja mecánica en la componente aductora, lo que contribuye a contrarrestar la postura abierta del miembro anterior, mientras que los músculos flexores y extensores presentan los mayores brazos de momento calculados. De manera tal que, para el par flexión-extensión, los saurópodos titanosaurios analizados aquí presentan mayor ventaja mecánica que los saurópodos no titanosaurios.

Estos resultados permiten arrojar nueva luz al conocimiento de la postura de reposo y función del miembro anterior, la cual se habría alejado del típico plan columnar conocido para animales graviportales como el resto de los saurópodos y los elefantes actuales. Estos mismos resultados refuerzan la hipótesis de la utilización del miembro anterior para funciones excavadoras en el contexto de la construcción de nidos.

- Capítulo 7 -

**POSTURA, ORIENTACIÓN Y MECÁNICA DE LA
CINTURA PÉLVICA Y MIEMBRO POSTERIOR**

Capítulo 7

POSTURA, ORIENTACIÓN Y MECÁNICA DE LA CINTURA PÉLVICA Y MIEMBRO POSTERIOR

Introducción

Al igual que la cintura escapular, la cintura pélvica de los dinosaurios sufrió importantes cambios desde el punto de vista funcional respecto de sus ancestros reptilianos (Romer, 1923b, 1956; Benton, 2004). Entre las innovaciones más importantes se destaca la adopción de la marcha parasagital, lo que significa que los miembros se encuentran por debajo del cuerpo durante la locomoción, y no a los lados, como ocurría con sus antepasados. La pelvis de Dinosauromorpha presenta un ilion que es aproximadamente tan alto dorsoventralmente como elongado craneocaudalmente (Romer, 1956; Langer & Benton, 2006; Carrano, 2000). Esta condición se presenta en formas primitivas como *Lagosuchus*, *Lagerpeton*, *Marasuchus*, *Silesaurus*, *Saturnalia*, *Staurikosaurus*, *Herrerasaurus* (Colbert, 1970; Sereno, 1993; Sereno & Arcucci, 1993, 1994; Langer, 2003), así como en arcosaurios no dinosauriomorfos (Romer, 1956; Ewer, 1965; Parrish, 1986). El desarrollo de procesos pre-y postacetabulares en el ilion permitió a ambos grupos de dinosaurios (saurisquios y ornitisquios) despegarse del suelo y expandir su repertorio locomotor (Romer, 1923b; Carrano, 2000; Hutchinson, 2006). En este sentido, el aumento de las superficies craneales y caudales del ilion permitió incrementar el área de origen de importantes músculos extensores, protractores y abductores (Carrano, 2000; Fechner, 2009). Paralelamente, el fémur también sufrió cambios desde las formas más primitivas de dinosaurios, de las cuales la más importante está ligada a la orientación de la cabeza (Parrish, 1986; Nesbitt et al., 2009). Los dinosauriomorfos primitivos, así como muchos otros arcosaurios basales, presentan la cabeza femoral orientada

craneomedialmente, generándose un desfase entre el plano que contiene a los cóndilos distales (lateromedial) y el que contiene a la cabeza femoral (a 45° respecto del anterior). Terópodos basales, ornitisquios basales y sauropodomorfos basales presentan esta condición primitiva. Asimismo, la diáfisis femoral, de forma primitivamente sigmoidal en arcosaurios basales y dinosauriomorfos basales (Parrish, 1986; Nesbitt et al., 2009), se vuelve recta en Sauropoda (Salgado et al., 1997; Wilson, 2002).

Los dinosaurios saurópodos experimentaron transformaciones en el esqueleto apendicular relacionadas al incremento del tamaño corporal; entre ellas, la adquisición de una postura columnar-graviportal, incremento en la robustez de los miembros, acortamiento de los segmentos distales de los miembros y un incremento en la excentricidad femoral (Wilson & Carrano, 1999; Carrano, 2005: 230). En el caso particular de los titanosaurios saltasaurinos, los lóbulos craneales y caudales del ilion están muy desarrollados, mientras que el primero de ellos se orienta lateralmente. Los cóndilos distales del fémur son de diferente tamaño, por lo que la diáfisis se inclina medialmente cuando articula con la tibia; asimismo, la diáfisis femoral exhibe una excentricidad extrema, mientras que la cresta cnemial de la tibia se orienta craneolateralmente (Salgado et al., 1997; Wilson & Carrano, 1999; Wilson, 2002; Carrano, 2005; Otero & Vizcaíno, 2008; Otero, 2009, 2010a). Estas particularidades sugieren un arreglo muscular particular, en el cual la musculatura pélvica de estos saurópodos probablemente haya desempeñado un papel fundamental en el soporte de todo el organismo (Borsuk-Bialynicka, 1977; Otero & Vizcaíno, 2008). Si bien estos atributos han sido discutidos previamente en el contexto de las capacidades locomotoras de los titanosaurios (Salgado et al., 1997; Wilson & Carrano, 1999; Carrano, 2005; Wilson, 2005; Otero & Vizcaíno, 2008; Otero, 2009), son escasos los trabajos que los analizan cuantitativamente (Mazzetta, 1999).

En el presente Capítulo se brinda una reconstrucción hipotética del sistema musculoesquelético de la cintura pélvica de los saurópodos saltasaurinos *Neuquensaurus australis*, *N. robustus*, *Rocasaurus muniozi* y *Saltasaurus loricatus*. Se analizan, también, los brazos de momento de los principales músculos pélvicos involucrados en la locomoción, con el fin de dilucidar capacidades locomotoras sobre la base de hipótesis previas. El patrón de la

arquitectura óseo-muscular fue inferido sobre la base de la anatomía ósea y blanda de cocodrilos y aves actuales inferida en el Capítulo 5 y que conforma el Soporte Filogenético Viviente del presente estudio.

Materiales y Metodología

Materiales

De los taxa que componen el clado Saltosaurinae, *Neuquensaurus australis*, *N. robustus*, *Saltasaurus loricatus* y *Rocasaurus muniozi* presentan restos preservados de la cintura pélvica. Los elementos correspondientes a estos taxa utilizados en el análisis son los siguientes:

Neuquensaurus australis. Sacro con ambos iliones (MCS-5/16), pedicelo púbico derecho con lóbulo preacetabular (MLP-CS 1056, 1057, 1258, MLP-Ly 17), pedicelo púbico izquierdo con porciones pre y postacetabulares del ilion (MLP-Av 2069), pedicelo púbico izquierdo (MLP-CS 1259), isquiión izquierdo parcialmente completo (MCS-/24, MPCA-CS 001), pubis derecho parcialmente completo (MLP-CS 1102, 1294), fragmento de pubis derecho (MLP-CS 1304), porción proximal de pubis izquierdo (MLP-CS 1263), fémur derecho (MLP-CS 1101, 1107, 1122, 1124, 5/28), fémur izquierdo (MLP-CS 1118, MCS-5/27), tibia derecha (5/25), porción distal de tibia derecha (MLP-CS 1093), tibia izquierda (MLP-CS 1103; MLP-CS 1123), fibula derecha (MLP-CS 1098, MLP-Ly 127, MCS-5/26)

Neuquensaurus robustus. Fragmento de pubis derecho (MLP-Av 2066), fémur izquierdo (MLP-CS 1480), fémur derecho (MCS-9), porción proximal de tibia derecha (MLP-CS 1303), tibia derecha (MCS-6), tibia izquierda (MLP-CS 1264), fibula izquierda (MLP-CS 1265), porción proximal de fibula izquierda (MLP-Av 2060).

Saltasaurus loricatus. Sacro completo fusionado a ambos iliones (PVL 4017-92, 4017-93), ilion (PVL 4017-94), pubis (PVL 4017-103), pubis derecho (PVL 4017-95), isquiión derecho (PVL 4017-99), chevron (PVL 4017-166), chevron (PVL 4017-56), chevron (PVL 4017-55), caudal anterior (PVL 4017-21), caudal anterior (PVL 4017-19), caudal media (PVL 4017-22), fémur derecho (PVL 4017-

82/83), fémur izquierdo (PVL 4017-79/80), tibia derecha (PVL 4017-84), tibia izquierda (PVL 4017-46), tibia derecha (PVL 4017-87), tibia izquierda (PVL 4017-88), fíbula izquierda (PVL 4017-91), fíbula izquierda (PVL 4017-89), fíbula izquierda (PVL 4017-85).

Rocasaurus muniozi. Ilión izquierdo, isquion derecho, isquion izquierdo, pubis izquierdo, fémur izquierdo (MPCA-Pv 46); caudal anterior (MPCA-Pv 57), caudal media (MPCA-Pv 58), caudal posterior (MPCA-Pv 59).

Además de los taxa que componen el clado Saltosaurinae, se analizaron los elementos apendiculares de otros dinosaurios sauropodomorfos, así como también materiales correspondientes a mamíferos terrestres actuales (ver detalle en el Capítulo 2).

Metodología

Manipulación y rangos de movimiento

De la misma manera que se hizo para el Capítulo precedente, para determinar la manera en que habrían articulado los elementos correspondientes a la cintura pélvica y miembro posterior en los ejemplares bajo estudio, se realizaron comparaciones con materiales montados y aislados de sauropodomorfos, así como de arcosaurios actuales. Para el material fósil, el rango de movimiento máximo para cada articulación se determinó siguiendo el criterio de Senter (2005, 2006) y Senter & Robins (2005), en el cual la extensión de la superficie articular, se presume, representa los límites de posible movimiento (Senter, 2005: 375). Sin embargo, esto es apenas una aproximación, teniendo en cuenta que dichos rangos de movimientos en un animal vivo se ven influenciados por los tejidos blandos.

A diferencia de la cintura pectoral, la cintura pélvica se encuentra firmemente anclada al esqueleto axial, por lo que la relación entre el ilión y este último es conocida, si bien la discusión se centra en el ángulo del esqueleto axial en sí respecto de la horizontal (Bakker, 1971b; Salgado et al., 1997). Los rangos de movimiento de interés son los que tienen que ver con el acetábulo-femoral, femorotibial, así como la postura del miembro posterior en reposo.

Musculatura pélvica y del miembro posterior

Para determinar las áreas de origen e inserción de la musculatura asociada y comprender la arquitectura de los tejidos blandos en los materiales bajo estudio se analizó la anatomía blanda de arcosaurios actuales a través de disecciones sobre material fresco (ver Capítulo 3). Se tomó como punto de comparación y discusión trabajos previos sobre musculatura en neosaurópodos no titanosaurios (Wilhite, 2003), y titanosaurios (Borsuk-Bialinicka, 1977; Otero & Vizcaíno, 2008).

La interpretación de los atributos osteológicos, de tejidos blandos y funcionales se llevó a cabo, en primera medida, utilizando como marco anatómico a cocodrilos y aves actuales en el contexto del Soporte Filogenético Viviente (EPB, Witmer, 1995, 1997; Capítulo 5). Los tejidos blandos asociados a las cinturas y los miembros (músculos y ligamentos) comúnmente dejan marcas características en los huesos, denominados ‘correlatos osteológicos’ (Witmer, 1995). Si dichos correlatos se registran tanto en los taxa soporte como en los extintos, entonces puede reconstruirse con confiabilidad el tejido blando de estos últimos. Sin embargo, de existir variaciones en la configuración de los tejidos blandos en los taxa actuales, los correlatos osteológicos pueden variar de taxón a taxón, y por ende, las interpretaciones correspondientes en los taxa fósiles (ver al respecto Capítulo 6). En este sentido, el esqueleto apendicular de los cocodrilos está adaptado para la reptación y un modo de vida anfibio (Meers, 2003), así como el de las aves lo está al vuelo y a la marcha parasagital (Gangl et al., 2004; Smith et al., 2006). En el otro extremo, la anatomía de los saurópodos está preparada para soportar altos regímenes de cargas a través de un diseño graviportal. Es por ello que para obtener un modelo funcional más ajustado y aplicable a los saurópodos se recurre a análogos funcionales, sobre la base de principios biomecánicos (Radinsky, 1987; Bryant & Russell, 1992). En este sentido, los mamíferos terrestres actuales son útiles para analizar la locomoción en dinosaurios no avianos (Carrano, 1998) debido a que comparten una postura parasagital y similar proporciones de los miembros. Las analogías pueden venir potencialmente de cualquier vertebrado con un plan corporal similar al del grupo de estudio y cuyos elementos apendiculares se comporten de una manera funcionalmente similar. Los

elefantes actuales, al igual que los saurópodos, desarrollaron atributos morfológicos únicos para soportar el peso del cuerpo, por lo cual representan un modelo ajustado de comparación.

Mecánica de la locomoción

El análisis mecánico se realizó comparando los brazos de momento de la línea de acción de los principales músculos pélvicos involucrados en los siguientes pares antagonísticos de movimientos: protracción-retracción y flexión-extensión. El grado de aducción-abducción fue analizado sobre la base del ángulo entre el fémur y el plano sagital del animal (ver más abajo, ángulo femoropélvico, AFP). El brazo de momento de las líneas de acción de los principales músculos se usó para comparar la contribución de cada músculo al momento total de cada par de movimientos. Los brazos de momento se obtuvieron mediante la adaptación del modelo original aplicado a musculatura craneana propuesto por Vizcaíno et al. (1998) y posteriormente modificado por Desojo & Vizcaíno (2009), el primero aplicado a musculatura masticatoria de mamíferos xenartros y el segundo para musculatura mandibular de arcosaurios aetosaurios. Dicho método, adaptado al presente estudio, fue descrito en detalle en el capítulo 5.

El estudio tuvo en consideración tanto aspectos cualitativos como cuantitativos de la morfología apendicular de los especímenes analizados. Se tomaron diferentes medidas lineares, teniendo en cuenta puntos de origen e inserción de la musculatura apendicular implicada de manera directa en la locomoción. Las mediciones fueron tomadas con un pediómetro, calibre y cinta métrica. Cuando el material fósil no estuvo disponible, se tomaron medidas a partir de fotografías de la literatura. Dichas medidas fueron tomadas, en parte, de los trabajos de Carrano (2000) y Vizcaíno & Milne (2002) (Figura 2.1):

Longitud femoral (FL): es la mayor distancia medida a lo largo del eje mayor del fémur.

Longitud femoral proximal (LFP): distancia desde el cuarto trocánter hasta la terminación proximal del fémur.

Máximo ancho proximal femoral (FP): es la máxima distancia medida en el plano mediolateral del fémur en su porción proximal.

Máximo ancho distal femoral (FD): es la máxima distancia medida en el plano lateromedial del fémur en su porción distal.

Mínimo ancho lateromedial femoral (FLM): es la distancia medida en el plano lateromedial de la diáfisis femoral en la zona de mínimo espesor.

Mínimo ancho craneocaudal (FCC): es la distancia medida en el plano craneocaudal de la diáfisis femoral en la zona de mínimo espesor.

Ángulo femoropélvico (AFP): es el ángulo entre el fémur y el plano medio de la cadera. Brinda una medida del grado de abducción que posee el miembro posterior en estado de reposo.

Porción preacetabular (PRE): es la distancia medida a lo largo del eje mayor de la lámina ilíaca desde la altura de la porción media del acetábulo hasta la terminación proximal del ilion.

Porción postacetabular (POST): es la distancia medida a lo largo del eje mayor de la lámina ilíaca desde la altura de la porción media del acetábulo hasta la terminación distal del ilion.

Se calcularon los siguientes índices a partir de las mediciones tomadas:

Expansión anterior del ilion (RA): es el cociente entre la longitud preacetabular y la longitud femoral (PRE / LF). Es una medida de la expansión relativa del lóbulo preacetabular del ilion (Carrano, 2000).

Expansión posterior del ilion (RP): es el cociente entre la longitud postacetabular y la longitud femoral ($POST / LF$). Es una medida de la expansión relativa del lóbulo postacetabular del ilion (Carrano, 2000).

Índice de excentricidad (ECC): es el cociente entre el mínimo ancho lateromedial femoral o humeral y el mínimo ancho anteroposterior (FML / FAP). Mientras más se acerque a 1, menos excéntrica será la sección media del hueso (Carrano, 2001).

Índice de robustez (RI): es el cociente entre el promedio de los anchos máximos tomados a nivel proximal, medio y distal del hueso, dividido la longitud total del mismo (Wilson & Upchurch, 2003).

Índice de retracción (IR): es el cociente entre la longitud femoral proximal y longitud femoral (LFP / FL). Es una medida de la ventaja mecánica de los músculos caudofemorales en la protracción de la pata.

El análisis cualitativo se realizó teniendo en cuenta las comparaciones con arcosaurios actuales, sauropodomorfos basales y saurópodos. Se realizaron observaciones directas en material óseo y disectado de las cinturas y miembros de cocodrilos (*Caiman latirostris*) y aves actuales (*Gallus gallus*, *Tyto alba*, *Nothura darwini*) con el fin de identificar los sitios de origen e inserción de la musculatura, así como el correlato óseo correspondiente. Adicionalmente, se complementó con información extraída de trabajos previos realizados en arcosaurios actuales (Reese, 1915; Romer, 1923b; Rowe, 1986; Gatesy, 1990, 1991; Hutchinson, 2001a y b; Carrano & Hutchinson, 2002; Meers, 2003; Wilhite, 2003; Gangl et al., 2004; Otero et al., 2010).

Resultados

Arquitectura de la cintura pélvica y miembro posterior en arcosaurios actuales y otros amniotas

Crocodylia (Figura 7.1 A, B). Si bien la configuración de la pelvis crocodriliana mantiene el patrón básico trirradiado de los arcosaurios, difiere de la típica cintura dinosauriana en varios aspectos (Romer, 1956; Hutchinson, 2001a). La cintura pélvica de cocodrilos actuales está formada por tres elementos pares: uno dorsal, el ilion, y dos elementos ventrales; el pubis, craneoventralmente, y el isquion, caudoventralmente.

El elemento ilíaco es un hueso laminar, lateromedialmente comprimido, en el cual se pueden diferenciar dos superficies principales, teniendo como referencia el acetábulo. Por delante del mismo, el lóbulo preacetabular; por detrás, el lóbulo postacetabular. Al igual que en arcosaurios basales (e. g., *Proterosuchus*), la zona preacetabular de los cocodrilos actuales se encuentra reducida a una pequeña espina, que no supera la extensión del pedicelo púbico (Benton, 1985); mientras que el lóbulo postacetabular presenta un mayor desarrollo (Parrish, 1987; Benton, 1988; Hutchinson, 2001b). Esto último está en directa relación con el tipo de marcha, en tanto es el sitio de origen de parte de la musculatura protractora del miembro posterior (Capítulo 5 de esta contribución). En el caso de los arcosaurios no dinosaurianos, la musculatura protractora no alcanza el desarrollo presente en dinosaurios, favoreciendo la rotación del fémur por sobre la protracción (Parrish, 1986). El lóbulo postacetabular, más desarrollado y caudalmente expandido, se extiende más allá del límite del pedicelo isquiático. Carrano (2000) propuso el índice de expansión relativa del lóbulo preacetabular (RA, relative anterior) y postacetabular (RP, relative posterior) en el cual se tiene en cuenta el desarrollo de los lóbulos pre- y postacetabulares respecto de la longitud femoral. En el caso de los cocodrilos actuales, los valores de RA se encuentran, en general, por debajo de 0,15 ($RA < 0,15$), mientras que los valores de RP caen por encima de 0,25 ($RP > 0,25$). Esto significa que la porción preacetabular del ilion corresponde a menos de un 15% de la longitud total del fémur, y la porción postacetabular corresponde a más de un 25% de la longitud total del fémur (Tabla 7.1). El margen dorsal del ilion es convexo. El contacto ilio-isquiático tiene mayor extensión que el ilio-púbico. El acetábulo está delimitado dorsalmente por el ilion, y ventralmente por el isquion, mientras que el pubis queda excluido de la conformación del mismo. La zona acetabular es amplia aunque poco profunda, para permitir movimientos de protracción / retracción y rotación axial del fémur en el plano horizontal (Parrish, 1986; Hutchinson & Gatesy, 2000). En *Caiman latirostris* el acetábulo es perforado, al igual que en otros cocodrilos (e. g., *Alligator*, *Crocodylus*). La parte ventral del acetábulo, formada por el isquion, se proyecta lateralmente a modo de repisa, de manera tal que el plano que contiene al mismo se orienta laterodorsalmente.

El pubis de los cocodrilos actuales se dispone craneoventralmente y es la estructura pelviana menos desarrollada. Es un hueso recto con el extremo distal

expandido, a diferencia de arcosaurios basales en donde el pubis se dirige ventralmente (e. g., *Erythrosuchus*, *Euparkeria*; Benton & Clark, 1988). Si se tiene en cuenta la expansión cartilaginosa, por el contrario, la extensión del mismo se incrementa notablemente, ampliando la superficie para el origen de la musculatura (Capítulo 5 de esta contribución). El punto de contacto entre ambos elementos pubianos se produce a través del cartílago distal. El isquion se orienta caudoventralmente y contribuye a la delimitación ventral del acetábulo, contactando en dos puntos con el ilion, cranealmente y caudalmente. Al igual que el pubis, posee el extremo distal expandido, aunque no desarrolla expansión cartilaginosa.

El fémur cocodriliano es sigmoidal. La cabeza femoral se orienta craneomedialmente respecto al plano lateromedial de la diáfisis, aunque no se diferencia a través de un cuello, como ocurre en terópodos y aves. En *C. latirostris* La superficie caudal de la porción proximal de la cabeza femoral posee una superficie de contacto que se corresponde con el área equivalente de la zona acetabular del isquion. La cabeza femoral está orientada craneomedialmente a 45° respecto del plano que contiene a los cóndilos distales. La sección transversal de la diáfisis posee una excentricidad prácticamente nula, con valores que rondan en 1 (Tabla 7.2). Si bien el tipo de marcha de los cocodrilos está caracterizada como cercanamente transversal, de la manipulación de los huesos pélvicos de *C. latirostris* se infiere una postura neutral para el fémur, semirecta, con un ángulo entre el fémur y el plano sagital de aproximadamente 30° (ver también, Gatesy, 1990). En esta postura, el cuarto trocánter se orienta caudomedialmente y los cóndilos distales, caudalmente. Esto indica que, si bien, los cocodrilos presentan un tipo de marcha cercanamente transversal, es posible la variación de posturas a lo largo de un continuo que va de las posturas que tienden a la transversal a las que se acercan a la parasagital (Reilly & Elias, 1998; Blob & Biewener, 2001). El ángulo de abducción femoral alcanza los 90° (Hutchinson & Gatesy, 2000).

A diferencia de arcosaurios basales (e. g., *Vjushkovia*, *Shansisuchus*) los cóndilos distales del fémur de los cocodrilos actuales están diferenciados uno del otro (Parrish, 1986). Los cocodrilos actuales son plantígrados (Gatesy, 1990).

Tabla 7.1

Taxón	Nº colección	LF	LPRE	LPOST	RA	RP
<i>Saltasaurus</i>	PVL 4017-92	84	48	34,2	0,581	0,407
<i>Saltasaurus</i>	PVL 4017-93	75	45,2	42,8	0,6	0,568
<i>Saltasaurus</i>	PVL 4017-94	84	54,5	52,2	0,648	0,621
<i>Neuquensaurus</i>	MCS-5/16	84	54,5	51	0,64	0,6
<i>Rocasaurus</i>	MPCA-Pv 46	82	33,3	32,5	0,4	0,39
<i>Ave montada</i>	Lillo	15,6	14,5	9,1	0,92	0,58
<i>Caiman yacare</i>	Lillo	11,5	0,8	4	0,06	0,34
<i>Caiman yacare</i>	Lillo	6,5	0,62	2,5	0,09	0,38
<i>Crocodylus niloticus</i>	Lillo	25,5	3,75	10	0,14	0,39
<i>Crocodylus sp.</i>	MLP	27,95	4,06	13,7	0,14	0,49
<i>Crocodylus sp.</i>	MLP	13,24	1,12	3,37	0,08	0,25
<i>Caiman latirostris</i>	MLP	11	2	3	0,18	0,27
<i>Loxodonta africana</i>	MLP	111	37	19	0,33	0,17
<i>Elephas maximus</i>	MLP	85	32	18	0,35	0,2

Tabla 7.1. Algunas medidas e índices del fémur e ilion en arcosaurios y mamíferos. Tomados por el autor.

Aves (Figura 7.1 C, D). Al igual que la cintura pectoral, la cintura pélvica de las aves se encuentra modificada respecto a otros arcosaurios (Baumel & Witmer, 1993). No existe diferenciación clara de huesos pelvianos, siendo la pelvis una sola estructura conformada por la fusión del ilion, isquion y el pubis, al menos en el estado embrionario (Feduccia, 1982). El hueso ilíaco de las aves es bajo y laminar, y desarrolla, como en dinosaurios, un lóbulo preacetabular y uno postacetabular, aunque en aves se encuentran notablemente desarrollados craneocaudalmente. El lóbulo preacetabular corresponde aproximadamente al 90% de la longitud femoral (RA ~ 0,92), mientras que el lóbulo postacetabular corresponde aproximadamente

al 60% de la longitud femoral (RP ~ 0,58) (Tabla 7.1). Ambas láminas ilíacas están fuertemente fusionadas a las vértebras sacras, conformando un sinsacro. El isquion, laminar, puede mantenerse fusionado al ilion (e. g., *Gallus*, Feduccia, 1982), o desarrollar su lámina independiente (*Nothoprocta*). En el primer caso, el foramen ilioisquiático queda como única separación entre estos dos huesos (Feduccia, 1982; Baumel & Witmer, 1993). El pubis posee forma de varilla y se orienta caudoventralmente, corriendo paralelo y por debajo del isquion, ya sea con grados variables de fusión a este último, desarrollándose la fenestra isquiopúbica, caudalmente, y el foramen obturador, cranealmente (e. g., *Nothoprocta*); o presentando sólo este último en el caso de no existir fusión entre ambos huesos (e. g., *Anser*, Feduccia, 1982). El acetábulo, perforado, presenta una superficie articular mucho más acotada que en cocodrilos, debido a la restricción de movimientos que impone la marcha parasagital.

El fémur es recto y destacan la cabeza femoral, de orientación medial respecto al plano lateromedial de la diáfisis. Se diferencia de esta última a través de un cuello o constricción. El cuarto trocánter se encuentra reducido, así como el M. caudofemoralis longus (Capítulo 5 de esta contribución). En las aves analizadas, la excentricidad del fémur varía en una rango de 1-1,5, lo que indica que la sección de la diáfisis no presenta una excentricidad importante (Tabla 7.2). El tibiotarso es el hueso más largo de la extremidad posterior y se orienta caudoventralmente. Las aves son digitígradas (Carrano, 1998).

Otros amniotas (Figura 7.2). La cintura pélvica y los miembros posteriores de los elefantes actuales están dispuestos de manera alineada unos con otros, evitando la flexión de elementos, y así, disminuyendo los momentos generados sobre las articulaciones (Carrano, 2000). La pelvis está compuesta por un hueso único, en el cual se destaca una lámina dorsal, una prolongación caudoventral, y la zona acetabular, ventral. La lámina dorsal, más alta que larga, posee una porción preacetabular desarrollada y en forma de espina dirigida craneoventralmente, constituyendo un 33% de la longitud femoral (RA=0,33) en *Loxodonta africana* y un 35% en *Elephas maximus* (RA=0,35). La lámina dorsal posee un borde cartilaginoso a lo largo del borde dorsal. La porción postacetabular, sin embargo, exhibe un menor desarrollo, constituyendo un 17% de la longitud femoral para *L. africana* (RA=0,17) y un 20% para *E. maximus*

(RA=0,20) (Tabla 7.1). La sínfisis pélvica es ventral. La lámina dorsal se orienta lateralmente, ‘envolviendo’ la zona abdominal. El acetábulo se orienta ventralmente, de manera que el plano acetabular descansa horizontalmente sobre la cabeza femoral.

El fémur es un hueso recto y es el elemento más largo del miembro posterior. La cabeza femoral es, al igual que en el resto de los mamíferos, esférica, dorsomedialmente orientada, y se diferencia de la diáfisis a través de un cuello. Los valores de excentricidad femoral varían de 0,864 para *L. africana* a 1,344 en *E. maximus* (Tabla 7.2). La tibia se ubica cranealmente, mientras que la fibula articula con ésta caudolateralmente. Tanto los huesos del zeugopodio como los del estilopodio poseen epífisis cartilaginosas.

Tabla 7.2

Taxón	Nº colección	ECC	IR
<i>Neuquensaurus australis</i>	MLP-CS 1101	1,564	0,436
<i>Neuquensaurus australis</i>	MLP-CS 1121	1,358	0,452
<i>Neuquensaurus australis</i>	MLP-CS 1118	1,518	0,472
<i>Neuquensaurus robustus</i>	MCS-9	1,897	
<i>Neuquensaurus robustus</i>	MLP-CS 1480	1, 587	0,438
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL 4017-79	1,684	0,545
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL 4017-80	1,291	0,511
<i>Saltasaurus loricatus</i>	PVL 4017- 83	1,95	0,513
<i>Rocasaurus muniozi</i>	MPCA-Pv 46	1,333	0,426
<i>Bonatitan reigi</i>	MACN-RN 831	1,4	0,465
<i>Amargasaurus cazau</i>	MACN-N 15	1,5	
<i>Coloradisaurus brevis</i>	PVL-5904	0,93	
<i>Riojasaurus incertus</i>	PVL-3815	1,09	
<i>Loxodonta africana</i>	MLP	0.864	
<i>Elephas maximus</i>	MLP	1.344	
<i>Hippopotamus</i> sp.	MLP	1,01	

Rinoceronte	MLP	1,5	
<i>Giraffa camelopardalis</i>	MLP	0,91	
<i>Cervus elephus</i>	MLP	0,08	
<i>Bos taurus</i>	MLP	0,84	
<i>Camelus dromedarius</i>	MLP	1,08	
<i>Ciconiidae</i> indet.	Lillo	1,25	
<i>Eudromia</i> sp.	Lillo	1	
<i>Nothoprocta</i>	Lillo	1	
<i>Milvago chimango</i>	Lillo	2	
Spheniscidae indet.	MEF (lote n° 13 64)	1	
<i>Podiceps major</i>	MPEF-PV-0078	0,857	
<i>Caiman latirostris</i>	Lillo	1	
<i>Caiman latirostris</i>	Lillo	0,75	
<i>Caiman yacare</i>	Lillo	1	0,38
<i>Crocodylus niloticus</i>	Lillo	1,19	0,45

Tabla 7.2. Índices de excentricidad (ECC) para algunos arcosaurios y mamíferos, e índice de retracción (IR) para los saurópodos Saltosaurinae y cocodrilos. Tomados por el autor.

Arquitectura de la cintura pélvica y miembro posterior en Sauropodomorpha basales

El ilion de los sauropodomorfos basales posee una lámina poco desarrollada en relación a los pedicelos púbico e isquiático. El lóbulo preacetabular tiene un menor desarrollo que el postacetabular y posee forma de espina (Galton, 1976), y puede sobrepasar el nivel del pedicelo púbico (e. g., *Anchisaurus*, Galton, 1990), o restringirse por detrás de él (e. g., *Riojasaurus*, PVL 3815). Cooper (1981) cita la presencia de una prolongación cartilaginosa en el lóbulo preacetabular del ilion de *Massospondylus*, sin embargo, dicha estructura no es constante dentro de los sauropodomorfos basales (Langer, 2003; Langer & Benton, 2006). Tanto el

pedicelo púbico como el isquiático están notablemente desarrollados, destacándose un acetábulo amplio y elevado. El pubis se extiende craneoventralmente como una fina varilla, siendo su longitud, aproximadamente un 15 % mayor que la del isquion (Wilson & Sereno, 1998). El isquion, más robusto, se orienta caudoventralmente (Figura 7.3).

El fémur de los sauropodomorfos basales mantiene el aspecto sigmoidal en vista caudal, presente también en dinosauriomorfos basales (Sereno & Arcucci, 1993; Nesbitt, 2009), dinosauriformes basales (Sereno & Arcucci, 1994), terópodos basales (e. g., *Herrerasaurus*, Novas, 1993), y en *Saturnalia*, grupo hermano de Sauropodomorpha (Langer & Benton, 2003). La cabeza femoral se orienta craneomedialmente y de manera oblicua respecto de los cóndilos distales, disposición que también exhiben dinosauriomorfos basales (Galton, 1990; Sereno & Arcucci, 1993, 1994; Carrano, 2000), terópodos basales y ornitisquios basales (Carrano, 2000). La cabeza femoral no se diferencia de la diáfisis a través de un cuello, como ocurre en Aves. Las estructuras que se destacan del fémur de los sauropodomorfos basales son el trocánter menor y la repisa trocantérica, situados craneolateralmente en la porción proximal, y el cuarto trocánter, muy desarrollado y con forma de cresta orientada caudalmente sobre la superficie caudal del primer tercio de la diáfisis. La excentricidad de la diáfisis varía en el rango de 0,8-0,9 en *Coloradisaurus brevis*, y 1,09 en *Riojasaurus incertus*, lo que indica una sección transversal poco excéntrica (Tabla 7.2).

Reconstrucción de la cintura pélvica y miembro posterior en saurópodos Saltosaurinae

La cintura pélvica de los saurópodos saltosaurinos es una de las estructuras anatómicas más interesantes, puesto que posee rasgos particulares no presentes en otros Sauropoda (Salgado et al., 1997; Wilson & Carrano, 1999; Carrano, 2005; Otero & Vizcaíno, 2008; Otero, 2010a). Entre los saurópodos, el ilion de los saltosaurinos se caracteriza por poseer una amplia lámina dorsal, con lóbulos pre-y postacetabulares muy desarrollados, siendo entre un 40 y un 60 % del largo del fémur, respectivamente, mostrando en *Rocasaurus* los valores más bajos (RA y

RP=0,4, 40%, Tabla 7.1) (Figura 7.4). El lóbulo preacetabular se orienta lateralmente respecto del eje del cuerpo, condición compartida sólo con otros saltasáuridos (e. g. *Alamosaurus*, *Opisthocoelicaudia*). El pedicelo púbico tiene un gran desarrollo, mientras que el pedicelo isquiático está reducido, como en todos los saurópodos (Salgado et al. 1997; Wilson, 2002). En sauropodomorfos basales, así como en algunos saurópodos no saltasaurinos (e. g., *Barapasaurus*, *Dicraeosaurus*), si se orienta el ilion con ambos pedicelos apoyados sobre la horizontal, el eje mayor de la lámina ilíaca apunta cranealmente. Por el contrario, en los saltasaurinos, bajo esa misma configuración, el eje mayor del ilion apunta craneodorsalmente. Esto se debe al pobre desarrollo del pedicelo isquiático de estos últimos, lo que genera que, al orientar el ilion sobre la horizontal, el eje mayor apunte dorsalmente (Salgado et al., 1997). Como ocurre en todos los titanosaurios, el pubis es más largo que el isquion (Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002). En *Saltasaurus* y *Rocasaurus* esta condición es llevada al extremo, siendo el pubis un 30 % más largo que el isquion. El contacto puboisquial es extenso, variando entre un 30-40 % la longitud del pubis.

La zona acetabular es amplia, y cuando los tres huesos que la conforman se encuentran articulados, queda determinado un acetábulo que excede el volumen de la cabeza femoral. Es probable que toda la zona acetabular haya estado cubierta por una cápsula cartilaginosa conteniendo el fémur en el acetábulo. La presencia de cartílago en las articulaciones de los miembros es conocida para elefantes actuales (Weissengruber et al., 2006) y ha sido citada recientemente para saurópodos (Schwarz et al., 2007a). En este sentido, los movimientos de la cabeza femoral de los saltasaurinos, al igual que en el resto de los saurópodos, habrían estado condicionados por la presencia de dicha cápsula articular. Esto significa que los movimientos del fémur en el acetábulo no pueden ser inferidos con 100% de confiabilidad a través de restricciones osteológicas (Wilhite, 2003). Sin embargo, los límites osteológicos determinan un límite máximo para este propósito (Bonnan, 2003; Senter & Robins, 2005; Senter, 2006). La disposición y cambios en la línea de acción y longitud de la musculatura implicada contribuyen, además, a establecer valores más ajustados para los movimientos en la articulación acetabular (ver Discusión en este Capítulo).

En los últimos años, el fémur de los saltosaurinos ha recibido mucha atención, desde lo anatómico (Otero, 2009, 2010a) y funcional (Wilson & Carrano, 1999; Otero & Vizcaíno, 2006, 2008). Entre las características más sobresalientes desde el punto de vista funcional se pueden mencionar la desviación medial de la diáfisis, la extrema excentricidad de la sección media, el gran desarrollo de la comba lateral, y cóndilos distales expandidos sobre la porción craneal de la diáfisis. Estas peculiaridades, en conjunto, tienen implicancia directa en la postura y la biomecánica de la locomoción.

Primitivamente, el fémur de los saurópodos no posee curvatura, siendo un hueso recto, más allá de la proyección medial de la cabeza femoral (Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002). En los saltosaurinos, el fémur se desvía del patrón netamente columnar característico de los saurópodos y experimenta un desvío medial de la diáfisis. A diferencia de lo que ocurre en saurisquios basales, en donde la diáfisis misma se curva, en los saltosaurinos, dicho desvío se produce por una modificación en la manera en que los cóndilos distales articulan con la tibia. En vista craneal, el fémur presenta una asimetría en los cóndilos distales, siendo mayor el cóndilo fibular, por lo que, si se orienta el fémur verticalmente, la línea que pasa por los extremos distales de ambos cóndilos no es horizontal, sino que se orienta dorsomedialmente, aproximadamente 10° . El resultado es que cuando se articula el fémur con la tibia, y el plano articular entre ambas estructuras queda horizontal, la diáfisis femoral se inclina medialmente (Salgado et al., 1997; Wilson & Carrano, 1999; Wilson, 2002; Otero & Vizcaíno, 2008; Otero, 2010a). Esto determina un ángulo femoropélvico de 10° . El rango de movimiento protracción-retracción máximo (craneocaudal) está dado por los límites osteológicos que impone el pedicelo púbico cranealmente, y el pedicelo isquiático caudalmente. En *Neuquensaurus* es de 82° , en *Rocasaurus* es de 85° , mientras que en *Saltasaurus* es de 87° (Figura 7.5).

El cuarto trocánter se ubica caudomedialmente, a una distancia variable de la terminación proximal del fémur. En *Saltasaurus* dicha distancia es un 51-54% la longitud total del fémur, mientras que en *Neuquensaurus*, *Rocasaurus* y *Bonatitan* varía entre un 42-47%. Esto indica que el taxón de Salta posee el cuarto trocánter ubicado más distalmente a lo largo de la diáfisis femoral. El M. caudofemoralis longus, por lo tanto, tiene una inserción más alejada del punto de

rotación, incrementando su brazo de momento respecto del mismo y, en consecuencia, el índice de protracción (Tabla 7.2).

Al igual que con la articulación femoroacetabular, los movimientos de la articulación femorotibial pueden ser aproximados, en buena medida, a través de restricciones osteológicas (Wilhite, 2003). En este sentido, el tamaño y la forma de los cóndilos distales del fémur limitan los rangos de movimientos de la articulación entre éste y la tibia. Los cóndilos distales del fémur de los saltosaurinos se encuentran expandidos cranealmente sobre la diáfisis del fémur (Wilson, 2002), de manera que, vistos lateralmente, poseen una gran expansión craneocaudal. El rango de movimiento de flexión-extensión está dado por los límites osteológicos que impone la superficie de los cóndilos distales femorales. En *Neuquensaurus* el ángulo es de 60° , en *Saltasaurus* es de 72° mientras que en *Rocasaurus* es de 66° (Figura 7.6).

Mecánica de la locomoción

Los resultados del análisis mecánico se exponen en las Figuras 7.7 a 7.11 y las Tablas 7.3 a 7.12. Las Tablas 7.3, 7.5, 7.7, 7.9 y 7.11 detallan la obtención de los brazos de momento para los músculos en sus componentes de protracción (Tabla 7.3), retracción (Tabla 7.5), extensión (Tabla 7.7), flexión (Tabla 7.9) y aducción (7.11). La contribución parcial de cada músculo se detalla en las Tablas 7.4, 7.6, 7.8, 7.10 y 7.12, respectivamente.

Los músculos protractores analizados fueron el M. iliotibialis (IT) en su porción craneal y el M. puboischiofemoralis internus 2 (PIFI2) (Tabla 7.3) (Figura 7.7). La porción craneal del IT exhibe el mayor valor de brazo de momento en los taxones sudamericanos *Rocasaurus muniozi* y *Saltasaurus loricatus* (23,6 y 28,2, respectivamente), si bien *Opisthocoelicaudia* y *Diplodocus* muestran valores cercanos (20,4 y 21,8, respectivamente). Para el otro músculo protractor considerado, el PIFI2, el mayor brazo de momento corresponde a *Opisthocoelicaudia* (16,1), seguido de *Diplodocus* (15,8) y *Camarasaurus* (14,4). En cuanto a la suma de los brazos de momento que contribuyen a la protracción total de estos músculos, los mayores brazos de momento totales se presentan en

Saltasaurus (39,7), seguido por *Diplodocus* (37,6), *Rocasaurus* (36) y *Opisthocoelicaudia* (36,5). La contribución de cada músculo a la protracción total muestra valores polarizados entre los taxones sudamericanos y el resto. Mientras que en los saurópodos no saltasaurinos la contribución del IT y el PIFI2 a la protracción total es aproximadamente equivalente, en *Rocasaurus* y *Saltasaurus* muestra valores mayores para el IT (Tabla 7.4). Esto indica que la mayor parte de la protracción en estos últimos taxa está dada por la porción craneal del IT.

Tabla 7.3

Taxón	Ángulo	Subángulo	MIT1	MIT2	MIT3	MIT4	MIT5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	13	3,25	1	7	12,5	21	30	71,5	14,3
<i>Diplodocus</i>	16	4	5	8	23	32	41	109	21,8
<i>Neuquensaurus</i>	18,5	4,6	5	14	24	33	42	118	23,6
<i>Saltasaurus</i>	31	7,7	2	7,5	28	43,5	60	141	28,2
<i>Apatosaurus</i>	18	4,5	0,5	8	19	28	33	88,5	17,7
<i>Opisthocoelicaudia</i>	16	4	4	12	20	28	38	102	20,4
Taxón	Ángulo	Subángulo	MPIFI2-1	MPIFI2-2	MPIFI2-3	MPIFI2-4	MPIFI2-5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	19	4,75	13,5	14	14	14,5	15	71	14,2
<i>Diplodocus</i>	11	2,75	15,5	15,5	15,5	16	16,5	79	15,8
<i>Neuquensaurus</i>	8	2	12	12	12,5	12,5	13	62	12,4
<i>Saltasaurus</i>	2	0,5	11,5	11,5	11,5	11,5	11,5	57,5	11,5
<i>Apatosaurus</i>	10	2,5	12,5	12,5	13	13	13,5	64,5	12,9
<i>Opisthocoelicaudia</i>	13	3,25	15,5	16	16	16,5	16,5	80,5	16,1

Tabla 7.3. Detalle de la obtención de los brazos de momento de los músculos iliotibiales (MIT) y puboischiofemoralis internus 2 (MPIFI2), en la componente de protracción, tomados entre los extremos más craneal y más caudal del origen. En el caso del M. iliotibialis, se consideró desde el extremo más craneal del origen hasta la altura del acetábulo, el cual corresponde a la porción cuya componente es protractora.

Tabla 7.4

Taxón	MPIFI2	%MP	MIT	%MP	MPr
<i>Camarasaurus</i>	14,2	49,8	14,3	50,2	28,5
<i>Diplodocus</i>	15,8	42	21,8	58	37,6
<i>Neuquensaurus</i>	12,4	34,4	23,6	65,6	36
<i>Saltasaurus</i>	11,5	28,9	28,2	71,1	39,7
<i>Apatosaurus</i>	12,9	42,1	17,7	57,9	30,6
<i>Opisthocoelicaudia</i>	16,1	44,1	20,4	55,9	36,5

Tabla 7.4. Brazos de momento de la componente protractor de los músculos iliотibiales (MIT) y puboischiofemoralis internus 2 (MPIFI2), y contribución de cada músculo (%) a la retracción total (MPr).

Los principales músculos analizados involucrados en la retracción son el M. caudofemoralis longus (CFL) y el M. caudofemoralis brevis (CFB) (Tabla 7.5) (Figura 7.8). En líneas generales, el CFL muestra brazos de momento similares para todos los taxa analizados (40-45), siendo *Opisthocoelicaudia* el taxón que se aleja levemente de estos valores (49,7). En el caso del CFB ocurre una situación similar, variando entre 22 y 26 en todos los taxa, menos en *Opisthocoelicaudia*, donde se eleva a 30,6. Los saltosaurinos muestran valores similares entre sí (~23). Los valores máximos de retracción total corresponden a *Opisthocoelicaudia* (80,3), siendo similares los brazos de momento totales para el resto de los taxa (Tabla 7.6). El músculo que más contribuye a la retracción total es el CFL, con valores por encima del 60% en todos los casos.

Tabla 7.5

Taxón	Ángulo	Subángulo	MCFL1	MCFL2	MCFL3	MCFL4	MCFL5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	40	10	38	43,5	47	50	51	229,5	45,9
<i>Diplodocus</i>	40	10	38	43	47	49	50	227	45,4
<i>Neuquensaurus</i>	40	10	40	44	47	48	48	227	45,4
<i>Saltasaurus</i>	25	6,25	40	43	44	45	45	217	43,4
<i>Apatosaurus</i>	26	6,5	38,5	40	41	41,5	41	202	40,4
<i>Opisthocoelicaudia</i>	35	8,75	45	48,5	51	52	52	248,5	49,7
Taxón	Ángulo	Subángulo	MCFB1	MCFB2	MCFB3	MCFB4	MCFB5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	7	1,75	20	21	23	24	26	114	22,8
<i>Diplodocus</i>	8	2	17,5	19	20,5	22,5	24	103,5	20,7
<i>Neuquensaurus</i>	12	3	19,5	22	24	26	28	119,5	23,9
<i>Saltasaurus</i>	15	3,75	19	21	23	26	28	117	23,4
<i>Apatosaurus</i>	11	2,75	23,5	25	26,5	28	29,5	132,5	26,5
<i>Opisthocoelicaudia</i>	7	1,75	28	29	30,5	32	33,5	153	30,6

Tabla 7.5. Detalle de la obtención de los brazos de momento de los músculos retractores caudofemoralis longus (MCFL) y caudofemoralis brevis (MCFB), tomados entre los extremos más craneal y más caudal del origen.

Tabla 7.6

Taxón	MCFB	%MR	MCFL	%MR	MR
<i>Camarasaurus</i>	22,8	33,1	45,9	66,8	68,7
<i>Diplodocus</i>	20,7	31,3	45,4	68,6	66,1
<i>Neuquensaurus</i>	23,9	34,4	45,4	65,5	69,3
<i>Saltasaurus</i>	23,4	35	43,4	64,9	66,8
<i>Apatosaurus</i>	26,5	39,6	40,4	60,3	66,9
<i>Opisthocoelicaudia</i>	30,6	38,1	49,7	61,8	80,3

Tabla 7.6. Brazos de momento de los músculos retractores caudofemoralis longus (MCFL) y caudofemoralis brevis (MCFB), y contribución de cada músculo (%) a la retracción total (MR).

En cuanto a la extensión, el M. iliotibialis (IT), en sus porciones correspondientes al IT2 e IT3, y el M. ambiens (AMB) son los principales encargados de esta acción (Figura 7.9). Ambos músculos muestran valores similares en todos los taxa, con brazos de momento que varían entre 8-11 para el IT, y 11-15 para el AMB (Tabla 7.7). La contribución parcial de cada músculo a la extensión total también es pareja entre ambos músculos, siendo levemente superior la contribución del AMB (Tabla 7.8).

Tabla 7.7

Taxón	Ángulo	Subángulo	MIT1	MIT2	MIT3	MIT4	MIT5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	28	7	7	9	11	13	14,5	54,5	10,9
<i>Diplodocus</i>	33	8,25	7	8,5	10,5	12,5	13,5	52	10,4
<i>Neuquensaurus</i>	40	10	5,5	7	8,5	10	11	42	8,4
<i>Saltasaurus</i>	47	10,5	6	8	11	13	15	53	10,6
<i>Apatosaurus</i>	36	9	7	10	12	14,5	16	59,5	11,9
<i>Opisthocoelicaudia</i>	18	4,5	10	10,5	11,5	12,5	13,5	58	11,6
Taxón	Ángulo	Subángulo	MAMB1	MAMB2	MAMB3	MAMB4	MAMB5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	1	0,25	15	15	15,5	15,5	15,5	76,5	15,3
<i>Diplodocus</i>	11	0,25	13	13	13,5	13,5	13,5	66,5	13,3
<i>Neuquensaurus</i>	2	0,5	11	11	11,5	11,5	12	57	11,4
<i>Saltasaurus</i>	2	0,5	12	12	12,5	12,5	13	62	12,4
<i>Apatosaurus</i>	1	0,25	13	13	13,5	13,5	14	67	13,4
<i>Opisthocoelicaudia</i>	1	0,25	13	13	13,5	13,5	14	67	13,4

Tabla 7.7. Detalle de la obtención de los brazos de momento de los músculos extensores iliotibiales (MIT) en la componente de extensión, y ambiens (MAMB), tomados entre los extremos más craneal y más caudal del origen.

Tabla 7.8

Taxón	MIT	%IT	MAMB	%AMB	ME
<i>Camarasaurus</i>	10,9	41,6	15,3	58,3	26,2
<i>Diplodocus</i>	10,4	43,8	13,3	56,1	23,7
<i>Neuquensaurus</i>	8,4	42,4	11,4	57,5	19,8
<i>Saltasaurus</i>	10,6	46	12,4	53,9	23
<i>Apatosaurus</i>	11,9	47	13,4	52,9	25,3
<i>Opisthocoelicaudia</i>	11,6	46,4	13,4	53,6	25

Tabla 7.8. Brazos de momento de los músculos extensores iliotibiales (MIT) en su componente de extensión y ambiens (MAMB), y contribución de cada músculo (%) a la extensión total (ME).

El M. iliofibularis (ILFB) y el M. flexor tibialis externus (FTE) son los músculos flexores más importantes (Figura 7.10). *Opisthocoelicaudia* exhibe el brazo de momento más alto (12), seguido por *Rocasaurus*, *Saltasaurus* y *Diplodocus* (9,8); para el FTE, *Camarasaurus* y *Neuquensaurus* son los taxa que presentan valores más altos (18,2 y 15,6, respectivamente) (Tabla 7.9). Los mayores momentos para la flexión total pertenecen a *Rocasaurus* (25,4%), seguido de *Opisthocoelicaudia* (23,4%) y *Camarasaurus* (22,6%).

Tabla 7.9

Taxón	Ángulo	Subángulo	MILFB1	MILFB2	MILFB3	MILFB4	MILFB5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	2	0,5	4	4	4,5	4,5	5	22	4,4
<i>Diplodocus</i>	2	0,5	9	9	10,5	10,5	10	49	9,8
<i>Neuquensaurus</i>	2,5	0,6	9	9	10,5	10,5	10	49	9,8
<i>Saltasaurus</i>	2	0,5	9	9	10,5	10,5	10	49	9,8
<i>Apatosaurus</i>	2	0,5	5	5,5	6	6,5	7	30	6
<i>Opisthocoelicaudia</i>	3	0,75	11	11,5	12	12,5	13	60	12
Taxón	Ángulo	Subángulo	MFTE1	MFTE2	MFTE3	MFTE4	MFTE5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	3	0,75	18	18	18	18,5	18,5	91	18,2

<i>Diplodocus</i>	3	0,75	11	11	11	11,5	11,5	56	11,2
<i>Neuquensaurus</i>	3	0,75	15	15,5	15,5	16	16	78	15,6
<i>Saltasaurus</i>	3	0,75	11,5	11,5	11,5	11,5	11,5	57,5	11,5
<i>Apatosaurus</i>	3	0,75	13,5	13,5	13,5	13,5	14	68	13,6
<i>Opisthocoelicaudia</i>	4	1	11	11	11,5	11,5	12	57	11,4

Tabla 7.9. Detalle de la obtención de los brazos de momento de los músculos flexores iliofibularis (MILFB) y flexor tibialis externus (MFTE), tomados entre los extremos más craneal y más caudal del origen.

Tabla 7.10

Taxón	MILFB	%MF	MFTE	%MF	MF
<i>Camarasaurus</i>	4,4	19,4	18,2	80,6	22,6
<i>Diplodocus</i>	9,8	46,6	11,2	53,4	21
<i>Neuquensaurus</i>	9,8	38,5	15,6	61,5	25,4
<i>Saltasaurus</i>	9,8	46	11,5	54	21,3
<i>Apatosaurus</i>	6	30,6	13,6	69,4	19,6
<i>Opisthocoelicaudia</i>	12	51,2	11,4	48,8	23,4

Tabla 7.10. Brazos de momento de los músculos flexores iliofibularis (MILFB) y flexor tibialis externus (MFTE), y contribución de cada músculo (%) a la flexión total (MF).

Finalmente, los músculos aductores femores (ADD) fueron analizados para evaluar la aducción en los ejemplares bajo estudio (Figura 7.11). Tanto para el ADD1, como para el ADD2, *Saltasaurus* como *Neuquensaurus* muestran los valores más altos y constantes (40-60, aproximadamente), seguidos por *Apatosaurus*. *Opisthocoelicaudia*, taxón que generalmente muestra valores similares a *Neuquensaurus* y *Saltasaurus*, exhibe aquí los valores más bajos. La contribución parcial es equivalente en ambos músculos.

Tabla 7.11

Taxón	Ángulo	Subángulo	MADD1-1	MADD1-2	MADD1-3	MADD1-4	MADD1-5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	15	3,75	31	35	38,5	42	46,5	193	38,6
<i>Diplodocus</i>	19	4,75	19	26	30	35	38	148	29,6
<i>Neuquensaurus</i>	26	6,5	31,5	36	41	45	49	202,5	40,5
<i>Saltasaurus</i>	21	5,25	61	62	62	62,5	62	309,5	61,9
<i>Apatosaurus</i>	21	5,25	36	41	46	51	55	229	45,8
<i>Opisthocoelicaudia</i>	18	4,5	5	15	21	26	31	98	19,6
Taxón	Ángulo	Subángulo	MADD2-1	MADD2-2	MADD2-3	MADD2-4	MADD2-5	Sumatoria	x
<i>Camarasaurus</i>	13	3,25	27	30	34	39	40	170	34
<i>Diplodocus</i>	15	3,75	16	19	22	26	30	113	22,6
<i>Neuquensaurus</i>	14	3,5	41	43	45	47	49	225	45
<i>Saltasaurus</i>	7	1,75	62	62	62,5	62,5	62,5	311,5	62,3
<i>Apatosaurus</i>	21	5,25	22	26	31	36	41	156	31,2
<i>Opisthocoelicaudia</i>	13	3,25	15	19	23,5	27	31	115,5	23,1

Tabla 7.11. Detalle de la obtención de los brazos de momento de los músculos aductores adductor 1 (MADD1) y adductor 2 (MDD2), tomados entre los extremos más craneal y más caudal del origen.**Tabla 7.12**

Taxón	MADD1	%ADD1	MADD2	%ADD2	MAD
<i>Camarasaurus</i>	38,6	53,1	34	46,8	72,6
<i>Diplodocus</i>	29,6	56,7	22,6	43,2	52,2
<i>Neuquensaurus</i>	40,5	47,3	45	52,6	85,5
<i>Saltasaurus</i>	61,9	49,8	62,3	50,1	124,2
<i>Apatosaurus</i>	45,8	59,4	31,2	40,5	77
<i>Opisthocoelicaudia</i>	19,6	45,9	23,1	54	42,7

Tabla 7.12. Brazos de momento de los músculos aductores adductor 1 (MADD1) y adductor 2 (MADD2), y contribución de cada músculo (%) a la aducción total (MAD).

Discusión

Postura del miembro posterior y análisis de las articulaciones

A diferencia de la cintura pectoral, la pelvis está firmemente anclada al sacro, por lo que la orientación del ilion está determinada por la orientación misma del esqueleto axial. En saurópodos, los elementos que tradicionalmente se han tenido en cuenta a la hora de orientar la pelvis en la postura de reposo son el pedicelo púbico y el eje del sacro (Bakker, 1971b; Salgado et al., 1997). En diplodocoideos, el pedicelo púbico apunta craneoventralmente cuando el eje del ilion se orienta craneocaudalmente, es decir que entre los ejes de estas dos estructuras queda delimitado un ángulo menor a 90° . En Titanosauriformes, por el contrario, si se orienta el eje del sacro horizontalmente, el pedicelo púbico queda orientado perpendicularmente respecto a este último. Este patrón determina una interferencia para los movimientos de protracción del fémur (Bakker, 1971b; Salgado et al., 1997). Frente a esto último, se ha propuesto una alternativa a la orientación del eje del sacro y, consecuentemente, de la pelvis, que eliminaría dicha interferencia. Si el eje del sacro se dispone apuntado craneodorsalmente, el pedicelo púbico dejaría de apuntar ventralmente, para hacerlo craneoventralmente, con lo que permitiría al fémur optimizar los rangos de movimientos inherentes a la protracción (Bakker, 1971b; Salgado et al., 1997). Powell (2003) propuso esto último como una ventaja para la postura sobre las patas traseras.

Más allá de esta restricción osteológica impuesta por una incorrecta orientación pelviana, existe una restricción miológica que aparece si se orienta erróneamente el sacro. El M. iliotibialis, en su porción craneal, se origina del borde dorsal del lóbulo preacetabular del ilion (ver Capítulo 5) y se inserta en la cresta cnemial de la tibia. Al contraerse, ejerce una acción de extensión sobre la articulación femorotibial, sobre una componente preponderantemente

craneocaudal. Si la orientación del sacro en titanosaurios fuese la misma que en diplodocoideos, es decir, orientado craneocaudalmente, con el pedicelo púbico dispuesto ventralmente, la línea de acción de este músculo quedaría interrumpida por el propio lóbulo preacetabular, debido a que este último, en titanosaurios, particularmente en saltosaurinos, se encuentra orientado hacia los laterales y con su cara externa apuntando dorsalmente. La manera de revertir esta restricción al libre movimiento muscular es, precisamente, orientando el sacro craneodorsalmente (Figura 7.12). En definitiva, existen restricciones tanto osteológicas como miológicas que determinan posturas mecánicamente diferentes entre los saurópodos titanosaurios y el resto de los neosaurópodos.

A diferencia del miembro anterior, los rangos de las articulaciones en el miembro posterior muestran valores equivalentes si se comparan los taxa analizados respecto de trabajos previos en otros saurópodos. La Tabla 7.11 muestra los valores de los rangos de movimiento de los saltosaurinos, *Opisthocoelicaudia* y neosaurópodos norteamericanos obtenidos en el presente estudio. El ángulo correspondiente al movimiento del fémur en el acetábulo muestra valores similares para los saltosaurinos y *Diplodocus*, aunque el valor máximo corresponde a *Apatosaurus* y, el valor mínimo pertenece a *Opisthocoelicaudia*. Estos valores, si bien no deben ser tomados como los ángulos reales de los rangos de movimiento posibles, sí dan una medida de los movimientos del fémur máximos relativos entre cada uno de los taxa, en tanto muestran el ángulo máximo en el cual la cabeza humeral se puede desplazar en el acetábulo. Para los rangos de movimiento de flexión-extensión, los valores arrojados en todos los taxa son aún más similares entre sí, a excepción de *Apatosaurus* y *Diplodocus*, que presentan valores por debajo del resto (Tabla 7.11). Los valores obtenidos aquí para los neosaurópodos norteamericanos son similares a los obtenidos por Wilhite (2003: Figs. 5.14, 5.15) a través de restricciones de la musculatura inferida.

Tabla 7.11

Taxón	protracción-retracción	extensión-flexión
<i>Neuquensaurus</i>	82°	60°
<i>Rocasaurus</i>	85°	66°
<i>Saltasaurus</i>	87°	72°
<i>Camarasaurus</i>	67°	60°
<i>Diplodocus</i>	85°	52°
<i>Apatosaurus</i>	110°	50°
<i>Opisthocoelicaudia</i>	62°	75°

Tabla 7.11. Valores de ángulos correspondientes a los pares antagónicos protracción-retracción y extensión-flexión para algunos neosaurópodos

Si se comparan los valores de los rangos de movimiento para los pares protracción-retracción y extensión-flexión respecto de los brazos de momento calculados para esos mismos pares, se observa que entre los saurópodos saltasaurinos y el resto de los taxa utilizados para comparación (*Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Camarasaurus* y *Opisthocoelicaudia*) no existen diferencias significativas.

Huellas, arquitectura pélvica y carga sobre el miembro posterior

Las huellas aportan buena evidencia para reconstruir la postura en animales extintos (Wilson & Carrano, 1999; Paul & Christiansen, 2000). En este sentido, cualquier esfuerzo por restaurar y comprender la postura de los miembros en alguna especie extinta, requiere de la congruencia entre articulación de los huesos y la evidencia que proviene de las huellas.

Las huellas de los dinosaurios saurópodos han sido discriminadas en dos categorías fundamentales: huellas angostas, donde las impresiones de las manos y

pies se encuentran muy juntas o, incluso, se interceptan en la línea media de la rastrillada; y por otro lado, las huellas anchas, donde las impresiones se ubican alejadas de la línea media de la rastrillada (Farlow, 1992; Wilson & Carrano, 1999). Esto da como resultado dos patrones de postura para los saurópodos. Uno de ellos corresponde a los saurópodos no titanosaurios, donde los miembros se disponen como pilares debajo del cuerpo (e. g., *Diplodocus*). El otro patrón es típico de los titanosaurios, en el que los huesos muestran una postura menos columnar, y los miembros no se ubican inmediatamente por debajo de la pelvis, sino que adquieren una configuración en arco. Si se tiene en cuenta la manera en cómo el fémur articula con el acetábulo, puede observarse que en elefantes el acetábulo se orienta ventralmente, determinando un plano de contacto horizontal con la cabeza femoral. Como ocurre con las columnas del tipo griego, el peso del cuerpo es transmitido a los miembros de manera vertical, produciendo regímenes compresivos. En saurópodos, el acetábulo se orienta lateralmente, con lo que el fémur articula en ese sentido, y no de manera ventral como ocurre en elefantes actuales. Bajo este patrón, los miembros no se encuentran inmediatamente por debajo del cuerpo del animal, sino que se ubican lateralmente. De esta manera, los miembros de los saurópodos no actúan estrictamente como columnas, debido a que también actúan fuerzas lateromediales de flexión (Wilson & Carrano, 1999; Otero & Vizcaíno, 2008). Si bien existen fuerzas lateromediales en todos los saurópodos, éstas actúan de manera diferente en los distintos grupos, con la consecuente modificación en la arquitectura de la cintura y los miembros (Figura 7.13).

Más allá de la manera en cómo articula el fémur con el acetábulo, los elementos de los miembros de los elefantes actuales y los saurópodos no-titanosaurios se encuentran alineados con la fuerza de reacción del sustrato, reduciendo así los momentos de flexión y el riesgo de fractura (Rubin & Lanyon, 1982; Biewener, 1983a, 1989; Fariña et al., 1997; Hutchinson & Gatesy, 2006). Cabe preguntarse ahora qué ocurre con la postura ancha de los titanosaurios y, en particular, los saltosaurinos. Para responder esto es necesario analizar la geometría del fémur. Como fuera mencionado más arriba, el fémur de los titanosaurios exhibe una sección elíptica. Como una barra en “I”, la sección elíptica contrarresta las fuerzas lateromediales creadas por la geometría en arco de la cintura y miembros posteriores. Esto demuestra que los miembros posteriores de los

titanosaurios no actúan de la misma manera que los saurópodos no-titanosaurios o los elefantes actuales, debido a que están sujetos a mayores fuerzas lateromediales de flexión. La principal consecuencia de esta deflexión medial del fémur es que los miembros apoyan en el sustrato con un patrón de huellas ancho (wide-gauge, Farlow et al., 1989; Lockley et al., 1994; Wilson & Carrano, 1999). Estas particularidades en la cadera (i. e., lóbulos preacetabulares del ilion lateralmente orientados) y en el fémur (i. e., deflexión medial de la diáfisis) condicionan la postura de estos dinosaurios, desviándola del típico patrón columnar conocido para los grandes saurópodos no-saltosaurinos, en el cual los huesos de los miembros se encuentran alineados con la fuerza de reacción del sustrato para disminuir los momentos sobre las articulaciones (Carrano, 2005). En consecuencia, los miembros posteriores de los saltosaurinos se encuentran sometidos a un momento producido por la flexión lateromedial impuesta por la desviación del fémur en ese sentido.

La facultad de cavar

Con todo lo expuesto, es evidente que el rasgo más importante y llamativo del complejo apendicular posterior de los saltosaurinos es el grado de abducción de los miembros. En términos funcionales, tradicionalmente, se ha propuesto o sugerido esta particularidad, apoyada por otros caracteres como la presencia de una pelvis ancha, la ausencia del complejo hipósforo-hipantro en las vértebras dorsales, y la cola relativamente corta y flexible, entre otros, como relacionada a la capacidad de este grupo de saurópodos de incorporarse sobre sus patas traseras (Wilson & Carrano, 1999). Este tipo de capacidades ha sido citada y discutida para saurópodos desde principios del siglo 20 (Hatcher, 1901; Hay, 1908; 1911). Años más tarde, varios autores han interpretado este tipo de postura a la luz de dichas peculiaridades (Borsuk-Bialynicka, 1977; Wilson & Carrano, 1999; Powell, 2003). Como se ha interpretado previamente, el hecho de poseer miembros con postura más ancha o abducida de lo normal brinda mayor soporte (Wilson & Carrano, 1999). Ésta es, por lo tanto, la interpretación funcional. Cualquier especulación que se haga respecto de las capacidades locomotoras a la luz de esa función (mayor soporte) representa un *rol biológico o facultad* para dicha función (ver Capítulo 1).

El hecho de que los miembros posteriores posean un mayor soporte probablemente tenga que ver con la posibilidad de adquirir una postura bípeda. Esta interpretación tiene en cuenta solamente las particularidades del miembro posterior o, en el mejor de los casos, de la parte posterior del animal, si se toman también los rasgos de las vértebras dorsales (por ejemplo, ausencia de hipósfeno-hipantro, procelia caudal, etc.).

Ahora bien, si se pasan en limpio las novedades morfológicas presentes en los titanosaurios, los rasgos más característicos se concentran en el esqueleto apendicular. Recapitulando lo analizado en el Capítulo 5 podemos decir que la función más importante del miembro anterior en los saurópodos saltosaurinos es el alto rango de movilidad, particularmente la alta capacidad de flexión en las articulaciones. Estas funciones, a la luz del rol biológico podrían optimizar las capacidades cavadoras por encima del promedio de los saurópodos. Entre los caracteres más relevantes asociados con esta función podemos citar el extremo desarrollo de las placas esternales, la cresta deltopectoral, y el olecranon, que brindan amplia superficie de anclaje para la musculatura, así como la presencia de cóndilo distales del húmero expandidos sobre la superficie craneal de la diáfisis y fosa olecraneana. Asimismo, el miembro posterior posee una pelvis expandida lateralmente orientada craneodorsalmente y miembros con postura ancha extrema, mientras que las vértebras dorsales y caudales optimizan el movimiento por la pérdida de las articulaciones extra hipósfeno-hipantro, en las primeras (Apesteguía, 2005), y la presencia de centros procélicos en las segundas. El rol biológico interpretado tradicionalmente para la función de soporte de los miembros posteriores es, como se dijo, la capacidad de erigirse sobre las patas traseras. Si bien este hecho ciertamente no sería imposible, se brinda aquí una interpretación alternativa a la postura “extremadamente ancha” de los titanosaurios saltosaurinos. En este sentido, propongo interpretar el rol biológico de la función de soporte a la luz de la facultad de cavar atribuida al miembro anterior. Apesteguía (2004) propone ciertos atributos presentes en los titanosaurios saltosaurinos como favorables para los hábitos cavadores en el contexto de la construcción de nidos para la reproducción. Entre ellos cita el extremo desarrollo del olecranon, que incrementa la movilidad del miembro anterior, la expansión lateral de la pelvis, y la pérdida de articulaciones extra en las vértebras dorsales, lo que genera el arqueamiento de la columna, favoreciendo una

postura sub-bípeda para cavar. Esto último resulta en el desplazamiento del centro de gravedad hacia la región de la pelvis, incrementando la carga sobre los miembros posteriores. En este contexto, la postura ancha de los miembros posteriores podría atribuirse como la respuesta a la necesidad de generar mayor soporte ante el incremento de la carga sobre la pelvis, generando mayor estabilidad a la hora de adoptar la postura semi-bípeda para la construcción de los nidos.

Conclusiones

Se presentaron los resultados del estudio morfológico y anatómico de la cintura pélvica, evidencia icnológica y articulaciones de los miembros posteriores de los titanosaurios saltosaurinos con el fin de interpretar la correcta postura y capacidades locomotoras.

El estudio funcional revela que estos titanosaurios desarrollaron un repertorio postural que se aleja del típico patrón columnar, en el cual se englobaban tradicionalmente a los saurópodos. Específicamente, la arquitectura pélvica y del miembro posterior de los saltosaurinos sugiere una postura más abierta que en otros saurópodos no titanosaurios, lo cual es el resultado de los lóbulos preacetabulares del ilion lateralmente orientados y la deflexión medial de la diáfisis femoral.

A diferencia de lo que ocurre en el miembro anterior, los valores de los rangos de movimientos y los brazos de momento obtenidos para el miembro posterior en los pares protracción-retracción y extensión-flexión en los saurópodos saltosaurinos arrojan valores similares respecto de otros neosaurópodos. En cuanto a los valores de aducción, los saltosaurinos presentan los mayores valores en respuesta quizás, al mayor grado de abducción de los miembros que estos titanosaurios presentan.

El mayor grado de abducción de los miembros posteriores es el rasgo más sobresaliente y distintivo de los saurópodos Saltosaurinae. En términos funcionales, la postura ancha de los miembros posteriores habría surgido como respuesta a la necesidad de generar mayor estabilidad a la hora de adoptar la

postura semi-bípeda para la realización de determinadas facultades, como la construcción de nidos.

- Capítulo 8 -

DISCUSIÓN GENERAL

Capítulo 8

DISCUSIÓN GENERAL

Los Saltosaurinae fueron un enigmático grupo de saurópodos del Cretácico Superior de América del Sur, no sólo por su reducido tamaño corporal alcanzado, sino también por la presencia de ciertos atributos en el esqueleto apendicular que los diferencian claramente del resto de los saurópodos. Si bien constituyeron un componente común de las faunas del Cretácico Superior en Argentina, son escasos los estudios paleobiológicos cuantitativos que se han hecho en torno a ellos. En este sentido, este trabajo representa el primer aporte comparativo del esqueleto apendicular de este grupo de saurópodos.

La presente contribución incluyó el análisis anatómico de la musculatura apendicular de arcosaurios actuales (cocodrilos y aves), que constituyeron el marco filogenético de comparación. Se estudió la musculatura apendicular de *Caiman latirostris* (Crocodylia, Alligatoridae), *Gallus gallus* (Aves, Galliformes), *Nothura darwinii* (Aves, Tinamiformes) y *Tyto alba* (Aves, Strigiformes). Los resultados obtenidos y la comparación con otros estudios reflejan diferencias en las interpretaciones de los orígenes e inserciones, así como en la presencia de algunos músculos. En este contexto, destaca la ausencia del M. flexor tibialis internus 4 en los ejemplares analizados de *C. latirostris*, si bien, no se descarta la posibilidad que esto último pueda deberse a variación individual. Sin dudas, la diferencia anatómica más significativa del esquema global de la musculatura apendicular estudiada, tiene que ver con la disposición del origen del M. caudofemoralis longus. El anclaje accesorio de este músculo sobre las caras laterales de los arcos hemales en *C. latirostris* difiere del patrón descrito previamente para *Alligator mississippiensis*. En este sentido, el arreglo muscular del esqueleto apendicular de *C. latirostris* exhibe cierta variación interespecífica entre los especímenes analizados y otros Crocodylia.

Si se comparan los esquemas musculares de Crocodylia y Neornithes, varios músculos relacionados a la cintura escapular han experimentado una

multiplicación en el número de sus cabezas respecto del esquema reptiliano (e. g., *M. latissimus dorsi*, *M. pectoralis*, *M. subscapularis*, *M. scapulohumeralis*, *M. coracobrachialis*, *M. coracoantebrachialis*, *M. rhomboideus*), lo cual se ve reflejado en los materiales estudiados en la presente contribución. Ello se debe, fundamentalmente, a la extrema modificación que han sufrido las aves en relación al vuelo (Meyers, 1992). Asimismo, el esquema anatómico que presentan las aves en la cintura pélvica y miembro posterior, donde los elementos pélvicos se encuentran fusionados en diferentes grados, la extrema reducción y transformación de la cola en un pigostilo y la adopción de una postura parasagital determinan ausencias y multiplicaciones musculares, asociadas con el tipo de marcha. Así, la locomoción bípeda, la postura erecta con los miembros netamente aducidos y movimientos de los miembros posteriores en el plano sagital, son factores determinantes en el esquema locomotor de las aves. La modificación de la cola, sumado a la reducción, incluso desaparición, del cuarto trocánter femoral son factores definitivos que minimizan la acción retractora del atrofiado *M. caudofemoralis longus*, priorizando la flexión de los miembros. A diferencia de lo que ocurre en cocodrilos, la abducción del miembro posterior es menor, debido a la postura parasagital, por lo que es la aducción tiene que ser controlada, a través del *M. iliotrochantericus medius* y el *M. iliotrochantericus caudalis*, derivados del *M. iliofemoralis* y el *M. puboischiofemoralis internus 2* crocodriliano.

En cuanto al estudio osteológico, los saurópodos saltasaurinos poseen atributos en el esqueleto apendicular que los diferencian claramente del resto de los saurópodos y corroboran la hipótesis 1 de este trabajo. Este grupo de titanosaurios exhibe una combinación de caracteres derivados dentro de Sauropoda, así como reversiones de caracteres primitivos dentro de Archosauria. Entre las características osteológicas más relevantes se pueden mencionar los lóbulos preacetabulares del ilion orientados lateralmente, la diáfisis femoral inclinada medialmente, una excentricidad extrema de esta última, y la presencia de la tuberosidad lateral de la fibula muy desarrollada, los cuales corresponden a caracteres derivados dentro de Sauropoda. La presencia del prominente olecranon, la repisa trocantérica y la tuberosidad isquial representan reversiones de estados de caracteres primitivos. Por otra parte, la línea intermuscularis cranialis presente en el fémur es un carácter novedoso dentro de Sauropoda y es propuesto aquí como una sinapomorfía de Saltosaurinae. Otros caracteres que se

presentan en este grupo son el gran desarrollo de la cresta deltopectoral y los cóndilos distales cranealmente expuestos del húmero, la forma semilunar y el gran desarrollo de las placas esternales.

Teniendo en cuenta los materiales originalmente referidos a *Neuquensaurus australis* y *N. robustus* y la reinterpretación ofrecida aquí, se concluye que varios de los múltiples elementos apendiculares correspondientes a *Neuquensaurus australis*, entre otros, ulna, radio, fémur y tibia, son asignables a *N. robustus*, teniendo en cuenta su similitud con el lectotipo de esta especie. De la misma manera, algunos elementos originalmente asignados a *N. robustus* guardan estrecha similitud con aquellos correspondientes a *N. australis*, entre otros, una placa esternal y un húmero.

Las particularidades anteriormente mencionadas, analizadas a la luz de un enfoque funcional, sugieren arreglos musculares y capacidades locomotoras diferentes de las de otros saurópodos. Considerando el patrón musculoesquelético presente en cocodrilos y aves actuales, es posible la inferencia de dicho patrón en el taxón extinto de interés, a través de la metodología de inferencia filogenética (Bryant & Russell, 1991; Witmer, 1995, 1997). La mayor parte de la musculatura apendicular inferida para los saurópodos saltasaurinos corresponde a la presente en arcosaurios actuales. El caso particular de los orígenes de la musculatura pectoral, y los orígenes e inserciones sobre el pubis e isquion, cuyos Niveles de Inferencia caen mayormente en las categorías II y II', se debe a numerosas ausencias de estos músculos en Neornithes. La metodología del Soporte Filogenético Viviente, por otro lado, permitió reconstruir músculos ausentes en previas reconstrucciones miológicas en saurópodos (e. g., *M. ischiotrochantericus*, *M. flexor tibialis internus 1*, *M. flexor tibialis internus 2*, *M. flexor tibialis internus 4*, *M. puboischiofemoralis externus 1*, *M. puboischiofemoralis internus 2* y *M.* en este grupo y corroborando la hipótesis 2 de esta contribución.

El estudio morfológico y anatómico del esqueleto apendicular, la evidencia icnológica y el análisis de las articulaciones de los miembros posteriores, arroja novedosa información paleobiológica acerca de este clado terminal de titanosaurios. La metodología de inferencia filogenética, sumada a la información obtenida del registro fósil, permitió la reconstrucción de estructuras comúnmente no preservables en saurópodos, como las clavículas, el cartílago supraescapular y el

cartílago articular. El análisis de las articulaciones y los brazos de momento de las líneas de acción de los principales músculos involucrados arroja nueva luz al conocimiento de la postura de reposo y función del miembro anterior y posterior, la cual se habría alejado del típico plan columnar conocido para animales graviportales (como el resto de los saurópodos y los elefantes actuales) a la vez que corrobora la hipótesis que señala a este grupo de saurópodos como los responsables del patrón de huellas ancho (Lockley et al., 1994; Wilson & Carrano, 1999). Entre los atributos que sostienen esta afirmación se pueden citar la orientación caudoventral de la fosa glenoidea, el gran desarrollo y la orientación craneocaudalmente oblicua de las placas esternales, el mayor rango de movimientos en las articulaciones gleno-humeral y húmero-braquial, y el gran desarrollo del olecranon de la ulna. Por otro lado, en los titanosaurios el M. pectoralis presenta mayor ventaja mecánica en la componente aductora, lo que contribuye a contrarrestar la postura abierta del miembro anterior, mientras que los músculos flexores y extensores presentan los mayores brazos de momento calculados. De manera tal que, para el par flexión-extensión, los saurópodos titanosaurios analizados aquí presentan mayor ventaja mecánica que los saurópodos no titanosaurios.

Teniendo en cuenta lo antedicho, los tópicos más discutidos con relación a los saltosaurinos y los que han generado más conjeturas e hipótesis, son aquellos vinculados al repertorio locomotor y la manera en cómo habrían utilizado el sustrato.

Wilson & Carrano (1999: 262) proponen ciertos atributos en el esqueleto apendicular de los titanosaurios, en particular de los saltosaurinos, como “adaptaciones para la movilidad”, en tanto habrían incrementado la capacidad de movimiento respecto de otros saurópodos. Entre otros citan, por ejemplo, el desarrollo hacia los laterales de los lóbulos preacetabulares del ilion, lo que habría alineado las líneas de acción de los músculos protractores en la dirección anteroposterior, y la presencia del pubis más largo que el isquion (aunque no fundamentan por qué esto constituye una adaptación para la movilidad). Por otro lado, esos autores plantean la presencia de superficies articulares amplias en los cóndilos distales del fémur, lo que habría incrementado el rango de movimientos en la articulación femorotibial. En cuanto a la cintura pectoral, citan la posesión de

cóndilos distales del húmero expandidos y la presencia de olecranon como atributos que reducen la postura columnar en estos saurópodos (Wilson & Carrano, 1999: 264, 265; ver también Bonnan, 2003; Wilson, 2005).

Si bien existe un consenso más o menos generalizado en que estas características habrían contribuido en gran medida a modificar la postura de estos titanosaurios (Wilson & Carrano, 1999; Bonnan, 2003; Carrano, 2005; Wilson, 2005; Otero, 2010b), la forma en cómo este grupo habría utilizado el sustrato no ha sido analizada con mayor desarrollo ni profundidad. Tradicionalmente se ha vinculado a los saltasaurinos con la capacidad de incorporarse sobre sus patas traseras para la realización de determinadas actividades potenciales, como la defensa, la alimentación y la reproducción. Esta concepción, sin embargo, no es nueva, ya que ha sido propuesta para saurópodos desde principios de 1900 (Hatcher, 1901; Huene, 1929).

Se han propuesto características que habrían favorecido la incorporación de los saurópodos sobre sus patas traseras, si bien esto no indica necesariamente una postura netamente erguida. Huene (1929: 47) propone una postura “tripodal” para *Neuquensaurus australis* teniendo en cuenta la configuración biconvexa de la primera vértebra caudal, lo que le habría otorgado a la cola la movilidad necesaria para utilizarla como un tercer punto de soporte cuando el animal se incorporaba sobre sus patas traseras. Borsuk-Bialynicka (1977: 51; ver también Powell, 2003: 68) enumera una serie de características presentes en *Opisthocoelicaudia* como favorables para la adopción de una postura bípeda o del tipo “*Megatherium*” para la realización de ciertas actividades, como la alimentación. Entre ellas menciona, también, la utilización de la cola como soporte adicional del cuerpo en la postura tripodal. Las expansiones hacia los laterales de los lóbulos preacetabulares del ilion y la fusión de la sínfisis púbica, son estructuras que la autora supone vinculadas al sostén de las vísceras cuando el animal se yergue sobre sus patas traseras.

Wilson & Carrano (1999) y Wilson (2005) presentan algunos rasgos adicionales que habrían favorecido una postura bípeda. La presencia de olecranon habría generado un brazo de palanca al miembro anterior en el acto de impulsarse para elevar la parte anterior del tronco, como fuera postulado recientemente para gliptodontes (Milne et al., 2009). Por otro lado, la ausencia de articulaciones extra

hipófeno-hipantro en las vértebras dorsales de los saltosaurinos les habría brindado mayor libertad de movimientos para erguirse sobre sus patas traseras.

Pese a que estas características habrían contribuido en mayor o menor medida para la adopción de una postura bípeda, al menos en algún punto, no se ha profundizado hasta el momento en la correlación entre el acto de incorporarse en dos patas y el uso del sustrato en sí mismo.

Apesteuguía (2004) brindó al respecto una hipótesis paleobiológica contrastable. Propuso que los saltosaurinos habrían desarrollado la facultad de cavar para construir los nidos en la época reproductiva. Esta acción habría implicado la adopción de una postura semi-bípeda.

Los titanosaurios son los únicos saurópodos reportados que habrían sido capaces de construir nidadas para la reproducción. Estas estructuras, construidas mediante la excavación del sustrato, poseían forma circular, elíptica o alargada. Las dos primeras fueron reportadas en el sitio de nidificación Auca Mahuevo, en la Patagonia Argentina (Chiappe et al., 2000; Chiappe et al., 2004; Salgado et al., enviado). Si bien se han propuesto hipótesis alternativas que explicarían la forma de excavación de los nidos utilizando los pies (Vila et al., 2010), esta explicación se aplica sólo a los nidos de geometría alargada.

Apesteuguía (2004) menciona una serie de características presentes en los saltosaurinos que habrían favorecido el acto de cavar en el contexto de la construcción de nidos. Entre ellas se destacan: la adquisición del olecranon, lo que habría incrementado la movilidad del miembro anterior; el alargamiento del sacro y el desarrollo de los lóbulos preacetabulares del ilion hacia los laterales, lo que habría servido de anclaje de la musculatura encargada de curvar la porción anterior del torso y curvarse para excavar, como ocurre en armadillos actuales (complejo iliopsoas sensu Apesteuguía, 2004). Otros atributos citados por el autor son la pérdida de articulaciones vertebrales del tipo hipófeno-hipantro, lo que habría brindado movilidad a la zona dorsal y la configuración del metacarpo en forma de “U”.

Teniendo en cuenta las particularidades apendiculares presentes en los saurópodos saltosaurinos, y considerando la hipótesis de excavación de Apesteuguía (2004), es posible inferir un probable uso del sustrato por parte de este grupo de titanosaurios. Esto último no significa, sin embargo, que los mencionados

atributos hayan sido modelados por la selección natural con el fin de, o sean adaptaciones para excavar. Simplemente se pretende aquí establecer una relación causal-funcional entre la anatomía de este grupo de dinosaurios y el patrón icnológico atribuido a este último.

Un buen ejemplo de comparación lo proveen los xenartros tanto fósiles como actuales. Algunas especies de armadillos (e. g., *Tolypeutes matacus*, *Cabassous centralis*) son capaces de desplazarse sobre sus patas traseras, apoyando sólo los extremos de las garras de sus patas delanteras. Este tipo de conducta bípeda, aunque no totalmente erecta, juega un papel fundamental en el acto de cavar, ya que libera los miembros anteriores de la función de soporte (Bargo et al., 2000; Vizcaíno & Milne, 2002; Milne et al., 2009). Por otro lado, Vizcaíno et al. (1999) y Bargo et al. (2000) demostraron que existe una relación directa entre el desarrollo relativo del olecranon y la ventaja mecánica del M. tríceps, extensor del antebrazo en armadillos y perezosos, indicando que, a mayor desarrollo del olecranon, mayor es la fuerza que este músculo puede ejercer, denotando así, capacidades fosoriales que son más acentuadas o no dependiendo, entre otros parámetros, de las proporciones de los miembros (op. cit.).

Si se extrapolan estas características a los saltosaurinos se obtiene un patrón funcional que es equivalente con el de los xenartros, tanto en el miembro anterior como en el posterior, que corrobora la hipótesis 3 de este trabajo. Por un lado, el miembro anterior presenta características esperables en organismos con hábitos cavadores, al menos, facultativos. En líneas generales, el diseño de la cintura escapular y el miembro anterior de los saltosaurinos presenta una constitución en extremo robusta si se los compara con otros saurópodos e, incluso, otros titanosaurios. La zona glenoidea de la escápula presenta sus bordes notablemente engrosados para la articulación con el húmero; las placas esternales, de gran desarrollo en este grupo, constituyen un amplio sitio de anclaje para la musculatura pectoral. El húmero presenta un gran desarrollo en sus porciones proximal y distal, así como en la cresta deltoidea, mientras que los cóndilos distales están expuestos sobre la superficie craneal de la diáfisis, lo que habría incrementado el rango de movimientos de flexión-extensión (ver Capítulo 6). Sin lugar a dudas, el rasgo más notable es el desarrollo del olecranon, correlato directo de la musculatura extensora del antebrazo y principal indicador de potenciales

hábitos cavadores. La configuración del autopodio, ausente de falanges y con el metacarpo dispuesto en forma de “U” en vista proximal, podría haber constituido un importante elemento removedor de sedimento. La orientación dorsocraneal del sacro y la ausencia de articulaciones hipósfeno-hipantro le confieren a este grupo la posibilidad de arquear la zona dorsal durante la incorporación en sus patas traseras en el acto de cavar.

Finalmente, la posición del centro de gravedad es otro factor importante a tener en cuenta cuando se considera la posibilidad de sostenerse sobre las patas traseras, sobre todo en animales de gran tamaño. Bargo et al. (2000) señalaron que la posición del centro de gravedad prácticamente a nivel de los miembros posteriores en milodóntidos, les habría favorecido en la adquisición de una postura bípeda, con sólo desplazar el peso del cuerpo sobre su mitad trasera (Bargo et al., 2000: 608). Considerando el patrón de huellas ancho atribuido a titanosaurios, es posible establecer una correlación entre éste y una potencial postura bípeda. Al igual que en perezosos fósiles, la separación entre ambas patas traseras acercaría el centro de gravedad hacia el nivel de los miembros posteriores. De manera tal que, con sólo desplazar el peso del cuerpo hacia atrás, se favorecería la postura bípeda.

- Capítulo 9 -

CONCLUSIONES GENERALES

Capítulo 9

CONCLUSIONES GENERALES

Se realizó un análisis anatómico de la musculatura apendicular de arcosaurios actuales, para luego inferir y reconstruir dicho patrón en los taxones extintos bajo estudio. Finalmente, se combinaron los datos osteológicos y de musculatura para el análisis e interpretación de la función del esqueleto apendicular.

Se exponen a continuación las principales conclusiones obtenidas.

- El arreglo muscular del esqueleto apendicular de *Caiman latirostris* exhibe cierta variación interespecífica entre los especímenes analizados y otros Crocodylia. Los resultados presentados aquí y la comparación con otros estudios reflejan diferencias en las interpretaciones de los orígenes e inserciones, así como en la presencia de algunos músculos.
- En las aves analizadas, varios músculos tanto de la cintura pectoral como de la pélvica se encuentran ausentes o sufrieron modificaciones respecto de aquellos presentes en cocodrilos. La identificación de la gran mayoría de cada uno de ellos se debe al menor grado de controversia que existe entre los autores en cuanto a la nomenclatura.
- Si se comparan los esquemas musculares de Crocodylia y Neornithes, varios músculos relacionados a la cintura escapular de estos últimos han experimentado una multiplicación en el número de sus cabezas respecto del esquema reptiliano primitivo, lo cual se ve reflejado en los materiales estudiados en la presente contribución. La locomoción bípeda, la postura erecta con los miembros netamente aducidos y movimientos de los miembros posteriores en el plano sagital, son factores determinantes en el esquema locomotor de las aves.
- Los saurópodos saltasaurinos poseen atributos osteológicos en el esqueleto apendicular que los diferencian claramente del resto de los saurópodos. Asimismo, este grupo de titanosaurios exhibe una combinación de

caracteres derivados dentro de Sauropoda, así como reversiones de caracteres primitivos dentro de Archosauria. Se propone aquí, además, a la cresta femorotibial del fémur como una sinapomorfía de Saltosaurinae.

- Varios de los múltiples elementos apendiculares correspondientes a *Neuquensaurus australis* fueron reasignados, teniendo en cuenta su similitud con el lectotipo de *N. robustus*. De la misma manera, algunos elementos originalmente asignados a *N. robustus* guardan estrecha similitud con aquellos correspondientes a *N. australis*.
- Se reconstruyó la musculatura de las cinturas y miembros de los saurópodos Saltosaurinae, utilizando niveles de especulación para cada origen e inserción de los músculos inferidos. Un total de 47 músculos fueron reconstruidos: 23 correspondientes a la cintura escapular y miembro anterior, y 24 a la cintura pélvica y miembro posterior. La mayor parte de la musculatura apendicular inferida para los saurópodos saltosaurinos corresponde a la presente en arcosaurios actuales. El caso particular de los orígenes de la musculatura pectoral, y los orígenes e inserciones sobre el pubis e isquion, cuyos Niveles de Inferencia caen mayormente en las categorías II y II', se debe a numerosas ausencias de estos músculos en Neornithes. La metodología del Soporte Filogenético Viviente, por otro lado, permitió reconstruir músculos ausentes en previas reconstrucciones miológicas en saurópodos, ampliando el conocimiento de los tejidos blandos en este grupo.
- La metodología de inferencia filogenética, sumada a la información obtenida del registro fósil, permitió la reconstrucción de estructuras comúnmente no preservadas en saurópodos, como las clavículas, el cartílago supraescapular y el cartílago articular.
- El análisis de las articulaciones y los brazos de momento de las líneas de acción de los principales músculos involucrados, arroja nueva luz al conocimiento de la postura de reposo y función del miembro anterior y posterior, la cual se habría alejado del típico plan columnar conocido para animales graviportales, como el resto de los saurópodos y los elefantes actuales, a la vez que corrobora la hipótesis que señala a este grupo de saurópodos como los responsables del patrón de huellas ancho.

- En términos funcionales, la postura ancha de los miembros posteriores habría surgido como respuesta a la necesidad de generar mayor estabilidad a la hora de adoptar la postura semi-bípeda para la realización de determinadas facultades, como la construcción de nidos.

BIBLIOGRAFÍA

- ALEXANDER, R. McN. 1971. *Animal mechanics*. Sidgwick and Jackson, London. 344 pp.
- ALEXANDER, R. McN. 1976. Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature* 261: 129-130.
- ALEXANDER, R. McN. 1985. Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 83: 1-25.
- ALEXANDER, R. McN. 1989. *Dynamics of dinosaurs and other extinct giants*. Columbia University Press, New York. 167 pp.
- ALEXANDER, R. MCN. & POND, C. 1992. Locomotion and bone strength of the white rhinoceros, *Ceratotherium simum*. *Journal of Zoology* 227: 63-69.
- ANDERSON, J. F., HALL-MARTIN, A. & RUSSELL, D. A. 1985. Long bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. *Journal of Zoology* 207: 53-61.
- APESTEGUÍA, S. 2004. Sauropod anatomy and nest-excavation behavior. *Ameghiniana* 41: 33R.
- APESTEGUÍA, S. 2005. The evolution of the hyosphene-hypantrum complex within Sauropoda. En: Tidwell, V. & Carpenter, K. (Eds.). *Thunder-Lizards: The Sauropodomorph Dinosaurs*. Pp. 248-267.
- BAKKER, R.T. 1971a. Dinosaur physiology and the origin of mammals. *Evolution* 25: 636-658.
- BAKKER, R. T. 1971b. Ecology of the Brontosaurus. *Nature* 229: 172-174.
- BALLMAN, P. 1969. Les oiseaux miocènes de la Grive-Saint-Alban (Isère). *Geobios* 2: 157-204.
- BANKS, W. J. 1996. *Histología Veterinaria Aplicada*. Segunda Edición. El Manual Moderno, Mexico. 750 pp.
- BARGO, M. S., VIZCAÍNO, S. F., ARCHUBY, F. M. & BLANCO, R. E. 2000. Limb bone proportions, strength and digging in some lujanian (Late Pleistocene - Early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 601-610.
- BARSBOLD, R. 1983. Carnivorous dinosaurs from the Cretaceous of Mongolia. *Trudy, Sovmestnaya Sovetsko-mongol'skaya Palaeontogicheskaya Ekspeditsiya* 19: 1-117.

- BARSBOLD, R. & OSMÓLSKA, H. 1990. Ornithomimosauria. En: Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds). *The Dinosauria*. Berkeley: University of California Press. Pp. 225-244.
- 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.
- BENJAMIN, M., TOUMI, H., RALPHS, J. R., BYDDER, G., BEST, T. M. & MILZ, S. 2006. Where tendons meet bone: attachment sites ('entheses') in relation to exercise and/or mechanical load. *Journal of Anatomy* 208: 471-490.
- BENTON, M. J. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 84: 97-164.
- BENTON, M. J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria. En: Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.). *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley. Pp 7-19.
- BENTON, M. J. 2005. *Vertebrate Palaeontology*. Third Edition. Blackwell Publishing. Pp. 455.
- BENTON, M. J. & CLARK, J. M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. En: Benton, M. J. (Ed.). *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volume 1: Amphibians, Reptiles, Birds*. Clarendon Press, Oxford. Pp. 295-338.
- BIEWENER, A. A. 1983a. Locomotory stresses in the limb bones of two small mammals: the ground squirrel and chipmunk. *Journal of Experimental Biology* 103: 131-154.
- BIEWENER, A. A. 1983b. Allometry of quadrupedal locomotion: the scaling of duty factor, bone curvature and limb orientation to body size. *Journal of Experimental Biology* 105: 147-171.
- BIEWENER, A. A. 1989. Scaling Body Support in Mammals: Limb Posture and Muscle Mechanics. *Science* 245: 45-48.
- BIEWENER, A. A. 1990. Biomechanics of terrestrial mammalian locomotion. *Science* 250: 1097-1103.
- BLOB, R. W. 2000. Interspecific scaling of the hindlimb skeleton in lizards, crocodylians, felids and canids: does limb bone shape correlate with limb posture? *Journal of Zoology* 250: 507-531.
- BLOB, R. W. 2001. Evolution of hindlimb posture in nonmammalian therapsids: biomechanical tests of paleontological hypotheses. *Paleobiology* 27: 14-38.

- BLOB, R. W. & BIEWENER, A. A. 1999. *In vivo* locomotor strain in the hindlimb bones of *Alligator mssissippiensis* and *Iguana iguana*): implications for the evolution of limb bone safety factor and non-sprawling limb posture. *The Journal of Experimental Biology* 202: 1023-1146.
- BLOB, R. W. & BIEWENER, A. A. 2001. Mechanics of limb bone loading during terrestrial locomotion in the green iguana (*Iguana iguana*) and American alligator (*Alligator mssissippiensis*). *The Journal of Experimental Biology* 204: 1099-1122.
- BOCK, W. Y VON WAHLERT, G. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19: 269-299.
- BONAPARTE, J. F. 1969. Dos nuevas "faunas" de reptiles triásicos de Argentina. *I Gondwana Symposium*. Mar del Plata Ciencias Tierra 2: 283-306.
- BONAPARTE, J. F. 1978. *Coloradia brevis* n. g. et n. sp. (Saurischia Prosauropoda), dinosaurio Plateosauridae de la Formación Los Colorados, Triásico Superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 15: 327-332.
- BONAPARTE, J. F. 1979. Dinosaurs: a Jurassic assemblage from Patagonia. *Science* 205: 1377-1379.
- BONAPARTE, J. F. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. En: Pfeil, F. & Arratia, G. (Eds.). *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*, pp. 73-130. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)* 30.
- BONAPARTE, J. F. & GASPARINI, Z. B. 1978. Los saurópodos de los grupos Neuquén y Chubut, y sus relaciones cronológicas. *Actas V Congreso Geológico Argentino*, Neuquén Vol. 2: 393-406.
- BONAPARTE, J. F. & POWELL, J. E. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, North-Western Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves), *Mémoires de la Société Géologique de France*, Nouvelle Série 139: 19-28.
- 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, Los Angeles County* 416: 1-42.
- BONAPARTE, J. F. & CORIA, R. A. 1993. Un nuevo y gigantesco sauropodo titanosaurio de la Formación Rio Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquen, Argentina. *Ameghiniana* 30: 271-282.
- BONAPARTE, J. F., WOLF-DIETER, H. & WILD, R. 2000. Review of *Janenschia* WILD, with the description of a new sauropod from the Tendaguru beds of Tanzania and a discussion

- on the systematic value of procoelous caudal vertebrae in the sauropoda. *Palaeontographica* Abt. A 256: 25-76.
- BONNAN, M. F. 2003. The evolution of manus shape in sauropod dinosaurs: implications for functional morphology, forelimb orientation, and phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 595-613.
- BONNAN, M. F. 2004. Morphometric analysis of humerus and femur shape in Morrison sauropods: implications for functional morphology and paleobiology. *Paleobiology* 3: 444-470.
- BONNAN, M. F., PARRISH, M. J., STEVENS, K. A., GRABA, J. & SENTER, P. 2005. Scapular position and function in the Sauropodomorpha (Reptilia: Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 38A.
- BONNAN, M. F. & SENTER, P. 2007. Were the basal sauropodomorph dinosaurs *Plateosaurus* and *Massospondylus* habitual quadrupeds? *Special Papers in Palaeontology* 77: 139-155.
- BONNAN, M. F. & YATES, A. Y. 2007. A new description of the forelimb of the basal sauropodomorph *Melanorosaurus*: implications for the evolution of pronation, manus shape, and quadrupedalism in sauropod dinosaurs. En: Barrett, P.M. & Batten, D. J. (Eds.), *Evolution and Paleobiology of Early Sauropodomorph Dinosaurs. Special Papers in Palaeontology* 77: 157-168.
- BORSUK-BIALYNICKA, M. 1977. A new camarasaurid sauropod *Opisthocoelicaudia skarzynskii*, gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 37: 1-64.
- BROWN, B. & SCHLAIKJER, E. M. 1940. The structure and relationships of *Protoceratops*. *Annals of the New York Academy of Sciences* 40: 133-266.
- 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. N. & 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.
- BRYANT, H. N. & RUSSELL, A. P. 1993. The occurrence of clavicles within Dinosauria: implications for the homology of the avian furcula and the utility of negative evidence. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 171-184.
- BRYANT, H. N. & RUSSELL, A. P. 1995. Carnassial functioning in nimravid and felid sabertooths: theoretical basis and robustness of inferences. En: Thomason, J. J. (Ed.).

- Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. Pp. 116-135.
- CALVO, J. O., & J. F. BONAPARTE. 1991. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28: 303-310.
- CALVO, J. O., & L. SALGADO. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. a new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of Diplodocidae. *Gaia* 11: 13-33.
- CALVO, J. O. & MAZZETTA, G. V. 2004. Nuevos hallazgos de huellas de dinosaurios en la Formación Candeleros (Albiano-Cenomaniano), Picún Leufú, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 41: 545-554.
- CAMP, C. L. 1936. A new type of small bipedal dinosaur from the Navajo Sandstone of Arizona. *University of California Publications in Geological Sciences* 24: 39-56.
- CANUDO, J. I, ROYO-TORRES, R. & CUENCA-BESCÓS, G. 2008. A new sauropod: *Tastavinsaurus sanzi* gen. et sp. Nov. from the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 712-731.
- CARRANO, M. T. 1998. Locomotion in non-avian dinosaurs: integrating data from hindlimb kinematics, in vivo strains, and bone morphology. *Paleobiology* 24: 450-469.
- CARRANO, M. T. 1999. What, if anything, is a cursor? Categories versus continua for determining locomotor habit in mammals and dinosaurs. *Journal of Zoology* 247: 29-42.
- CARRANO, M. T. 2000. Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion. *Paleobiology* 26: 489-512.
- CARRANO, M. T. 2001. Implications of limb bone scaling, curvature and eccentricity in mammals and non-avian dinosaurs. *Journal of Zoology* 254: 41-55.
- CARRANO, M. T. 2005. The evolution of Sauropod locomotion: Morphological diversity of a secondarily quadrupedal radiation. En: Curry Rogers, K. A. & Wilson, J. A. (Eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley, pp. 229-249.
- CARRANO, M. T. & BIEWENER, A. A. 1999. Experimental Alteration of Limb Posture in the Chicken (*Gallus gallus*) and Its Bearing on the Use of Birds as Analogs for Dinosaur Locomotion. *Journal of Morphology* 240: 237-249.
- CARRANO, M. T. & HUTCHINSON, J.R. 2002. Pelvic and Hindlimb musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Morphology* 253: 207-228.

- CHIAPPE, L., DINGUS, L., JACKSON, F., GRELLET-TINNER, G., ASPINALL, R., CLARKE, J., CORIA, R., GARRIDO, A. & LOOPE, D. 2000. Sauropod eggs and embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *First International Symposium on dinosaur eggs and babies*.
- CHIAPPE, L., SCHMITT, J. G., JACKSON, F., GARRIDO, A., DINGUS, L. & GRELLET-TINNER, G. 2004. Nest structure for sauropods: sedimentary criteria for recognition of dinosaur nesting traces. *Palaios* 19: 89-95.
- CHRISTIANSEN, P. 1997. Locomotion in sauropod dinosaurs. *Gaia* 14: 45-75.
- CHURE, D. J. & MADSEN, J. H. On the presence of furculae in some non-maniraptoran theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 573-577.
- CLAESSENS, L. P. A. M. 2004. Dinosaur gastralia: origin, morphology, and function. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 89-106.
- COLBERT, E. H. 1970. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *American Museum Novitates* 2405: 1-39.
- CONG, L., HOU, L., WU X-C., & HOU, J. 1998. *The gross anatomy of Alligator sinensis Fauvel*. Beijing, Science Press.
- COOMBS, Jr., W. P. 1975. Sauropod habits and habitats. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 17: 1-33.
- COOMBS, Jr., W. P. 1978. Forelimb muscles of the Ankylosauria (Reptilia, Ornithischia). *Journal of Paleontology* 52: 642-657.
- COOMBS, Jr., W. P. 1979. Osteology and myology of the hindlimb in the Ankylosauria (Reptilia, Ornithischia). *Journal of Paleontology* 53: 666-684.
- COOPER, M. R. A. 1981. The prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen from Zimbabwe: its biology, mode of life and phylogenetic significance. *Occasional Papers of the National Museums and Monuments of Rhodesia B, Natural Sciences* 6: 689-840.
- COOPER, M. R. A. 1984. A reassessment of *Vulcanodon karibaensis* Raath (Dinosauria: Saurischia) and the origin of the Sauropoda. *Palaeontologia Africana* 25: 203-231. Johannesburg.
- CURREY, J. 1984. The mechanical adaptations of bones. Princeton University Press, New Jersey. Pp. 294.
- CURRY ROGERS, K. 2005. Titanosauria. En: Curry Rogers, K. A. & Wilson, J. A. (Eds.). *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley, pp. 50-103.

- CURRY ROGERS, K. 2009. The postcranial osteology of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1046-1086.
- CURRY ROGERS, K. & FORSTER, C. A. 2001. The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature* 412: 530-534.
- D'EMIC, M. D. & WILSON, J. A. EN PRENSA. New remains attributable to the holotype of *Neuquensaurus australis*, with implications for saltasaurine systematic. *Acta Palaeontologica polonica*.
- DESOJO, J. B. & VIZCAÍNO, S. F. 2009. Jaw biomechanics in the South American aetosaur *Neoaetosauroides engaeus*. *Paläontologische Zeitschrift* 83: 499-510.
- DONG, Z., ZHOU, S. & ZHANG, Y. 1983. The dinosaurian remains from Sichuan Basin, China. *Palaeontologia Sinica*, series C 23: 139: 145.
- DONG, Z. & TANG, Z. 1984. Note on a new mid-Jurassic sauropod (*Datousaurus bashanensis* gen. et sp. Nov.) from Sichuan Basin, China. *Vertebrata Palasiatica* 22: 69-74.
- EWER, R. F. 1965. The anatomy of the thecodont reptile *Euparkeria capensis* Broom. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* (series B) 248: 379-435.
- FARIÑA, R. A. & VIZCAÍNO, S. F. & BLANCO, E. R. 1997. Scaling of the Indicator of Athletic Capability in Fossil and Extant Land Tetrapods. *Journal of Theoretical Biology* 185: 441-446.
- FARLOW, J. O. 1992. Sauropod tracks and trackmakers: integrating the ichnological and skeletal records. *Zubía* 10: 89-138.
- FARLOW, J. O., PITTMAN, J. G. & HAWTHORNE. 1989. *Brontopodus birdi*, Lower Cretaceous dinosaur footprints from the U.S. Gulf Coastal Plain. En: Gillette, D. D & Lockley, M. G. (Eds.). *Dinosaur tracks and traces*. Cambridge University Press. Pp. 371-394.
- 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.
- FEDUCCIA, A. 1982. Osteología de las aves. En: Sisson, S. & Grossman, J. D. (Eds.). *Anatomía de los animales domésticos*, Vol. 2. Salvat. Pp. 1960-1972.
- FISHER, H. J. & GOODMAN, D. C. 1955. The myology of the Whooping Crane, *Grus Americana*. *Illinois Biological Monographs* 24: 1-127.
- FLEAGLE, J. G. 1979. *Primate adaptation and evolution*. New York: Academic Press.

- FÜRBRINGER, M. 1876. Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln – 3. Teil, Capitel IV: Saurier und Crocodile. *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch* 1: 636-816.
- GADOW, H. 1891. *Vögel*. En: Bronn H. G. (Ed.). Klassen und Ordnungen des Thies-Reichs. Teil 6, Abteilung 4. Leipzig: C. F. Winter'sche Verlagshandlung, pp. 1-1008.
- GALLINA, P. A. & OTERO, A. 2009. Anterior caudal transverse processes in sauropod dinosaurs: morphological, phylogenetic and functional aspects. *Ameghiniana* 46: 165-176.
- GALLUP, M. R. 1989. Functional morphology of the hindfoot of the Texas sauropod *Pleurocoelus* sp. Indet. En: Farlow, J. O. (Ed.). *Paleobiology of dinosaurs*. Boulder, Colorado, Geological Society of America Special Paper 238.
- GALTON, P. M. 1969. The pelvic musculature of the dinosaur *Hypsilophodon* (Reptilia: Ornithischia). *Postilla* 131: 64 pp.
- GALTON, P. M. 1976. Prosauropod dinosaurs (Reptilia: Saurischia) of North America. *Postilla* 169: 1-98.
- GALTON, P. M. 1990. Basal sauropodomorpha-Prosauropoda. En: Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.). *The Dinosauria*. Berkeley: University of California Press. Pp. 320-344.
- GALTON, P. M. 2001. The prosauropod dinosaur *Plateosaurus* Meyer, 1837 (Saurischia: Sauropodomorpha; Upper Triassic). II. Notes on the referred species. *Revue de Paléobiologie* 20: 435-502.
- GALTON, P. M. & UPCHURCH, P. 2004. Prosauropoda. En: Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.). *The Dinosauria* (Segunda Edición). Berkeley: University of California Press. Pp. 232-258.
- GANGL, D., WEISSENGRUBER, G. E., EGERBACHER, M. & FORSTENPOINTNER, G. 2004. Anatomical Description of the Muscles of the Pelvic Limb in the Ostrich (*Struthio camelus*). *Anatomy, Histology, Embriology*. 33: 100-114.
- GATESY, S. M. 1990. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology* 16: 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. En: Thomason, J. J., (Ed.). *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. Pp. 219-234.
- GATESY, S. M. 2002. Locomotor evolution on the line to modern birds. En: Witmer, L. M. & Chiappe, L. M. (Eds.). *Mesozoic Birds: Above the Heads of the Dinosaurs*. New York: Academic Press.

- GATESY, S. M., BÄKER, M. & HUTCHINSON, J. R. 2009. Constraint-based exclusion of limb poses for reconstructing theropod dinosaur locomotion. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 535-544.
- GAUTHIER, J. A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. En: Padian, K. (Ed.). *The origin of Birds and the Evolution of Flight*. Memoirs of the California Academy of Sciences 8: 1-55.
- GETTY, R. 1982. Miología de los rumiantes. En: Sisson, S. & Grossman, J. D. (Eds.). *Anatomía de los animales domésticos*, Vol. 1. Salvat. Pp. 878-956.
- GILMORE, C. W. 1922. A new sauropod dinosaur from Ojo Alamo Formation of New Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 72: 1-9.
- GILMORE, C. W. 1925. A nearly complete articulated skeleton of *Camarasaurus*, a saurischian dinosaur from the Dinosaur National Monument, Utah. *Memoirs of the Carnegie Museum* 10: 347-384.
- GILMORE, C. W. 1936. Osteology of *Apatosaurus* with special reference to specimens in the Carnegie Museum. *Memoirs of the Carnegie Museum* 11: 175-300.
- GILMORE, C. W. 1946. Reptilian fauna of the North Horn formation. *United States Geological Survey* 210C: 1-15.
- GOMANI, E. M. 2005. Sauropod dinosaurs from the Early Cretaceous of Malawi, Africa. *Palaeontologia Electronica* 8: 1-37.
- GONZÁLEZ RIGA, B. J., PREVITERA, E. & PIRRONE, C. A. 2009. *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of mendoza, Argentina. *Cretaceous Research* 30: 135-148.
- GOÜYE T. 1688. Description anatomique de trois crocodiles. *Observations physiques. pour servir a l'histoire naturelle*. Paris, 1-47.
- HAINES, R. W. 1969. Epiphyses and sesamoids. En: Gans, C. (Ed.) *Biology of the Reptilia*, Vol. 1. Pp. 81-115.
- HARRIS, J. D. 2004. Confusing dinosaurs with mammals: tetrapod phylogenetics and anatomical terminology in the world of homology. *The Anatomical Record* 281A: 1240-1246.
- HATCHER, J. B. 1901. *Diplodocus* (Marsh): Its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoirs of the Carnegie Museum* 1: 347-355.
- HATCHER, J. B. 1902. Structure of the forelimb and manus of *Brontosaurus*. *Annals of Carnegie Museum* 1: 356-376.

- HATCHER, J. B. 1903. Additional remarks on *Diplodocus*. *Memoirs of the Carnegie Museum* 2: 72-75.
- HAUGHTON, S. 1866. On the muscular anatomy of the crocodile. *Proceedings of the Royal Irish Academy Dublin* 9: 268-277.
- HAY, O. P. 1908. On the habits and pose of the sauropodous dinosaurs, especially *Diplodocus*. *The American Naturalist* 42: 672-681.
- HAY, O. P. 1911. Further observations on the pose of the sauropodous dinosaurs. *The American Naturalist* 45: 398-412.
- HENDERSON, D. 1999. Estimating the masses and centers of mass of extinct animals by 3-D mathematical slicing. *Paleobiology* 25: 88-106.
- HENDERSON, D. 2006. Burly gaits: centers of mass, stability, and the trackways of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 907-921.
- HILDEBRAND, M. 1988. *Analysis of vertebrate structure*. (3^o ed.). John Wiley & Sons, Inc. 701 pp.
- HOLLAND, W. J. 1910. A review of some recent criticisms of the restorations of sauropod dinosaurs existing in the museums of the United States, with special reference to that of *Diplodocus carnegiei* in the Carnegie museum. *American Naturalist* 44: 259-283.
- HOLLIDAY, C. M., RIDGELY, R. C., SEDLMAYR, J. C. & WITMER, L. M. 2001. The articular cartilage of extant archosaur limb bones: implications for dinosaur functional morphology and allometry. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 62A.
- HOLLIDAY, C. M. & WITMER, L. M. 2007. Archosaur adductor chamber evolution: integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology* 268: 457-484.
- HOLLIDAY, C. M., RIDGELY, R. C., SEDLMAYR, J. C. & WITMER, L. M. 2010. Cartilaginous epiphyses in extant archosaurs and their implications for reconstructing limb function in dinosaurs. *PLOS ONE* 9: 1-16.
- HUENE, F. VON. 1922. Über einen Sauropoden im oberen Malm des Berner Jura. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 17: 80-94.
- HUENE, F. VON. 1926. Vollständige Osteologie eines Plateosauriden aus der Schwäbischen Trias. *Geologische und palaeontologische Abhandlungen* 15: 129-179.
- HUENE, F. VON. 1929. Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretáceo Argentino. *Museo de la Plata, Anales* Vol. 3: 194 pp.
- HUENE, F. VON. 1932. Die fossil Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. *Monographien zur Geologie und Palaeontologie* 4. Pp. 361.

- HUTCHINSON, J. R. 2001a. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological 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). *Zoological 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 Physiology Part A* 133: 1051-1086.
- HUTCHINSON, J. R. 2004. Biomechanical Modeling and Sensitivity Analysis of Bipedal Hability. II. Extinct Taxa. *Journal of Morphology* 262: 441-461.
- HUTCHINSON, J. R. 2006. The evolution of locomotion in archosaurs. *Comptes Rendus Paleovol* 5: 519-530.
- HUTCHINSON, J. R. & GATESY, S. M. 2000. Adductors, abductors, and the evolution of archosaur locomotion. *Paleobiology* 26: 734-751.
- HUTCHINSON, J. R. & GATESY, S. M. 2006. Beyond the bones. *Nature* 440: 292-294.
- HUTCHINSON, J. R. & ALLEN, V. 2009. The evolutionary continuum of limb function from early theropods to birds. *Naturwissenschaften* 96: 423-448.
- JAIN, S. L. & BANDYOPADHYAY, S. 1997. New titanosaurid (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous of Central India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 114-136.
- JANENSCH, W. 1914. U" bersicht u" ber der Wirbeltierfauna der Tendaguru- Schichten nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgef" uhrten Arten von Sauropoden. *Archiv fur Biontologie* 3:81-110.
- 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: 301-344.
- JOHNSON, R. E. & OSTROM, J. H. 1995. The forelimb of Torosaurus and an analysis of the posture and gait of ceratopsians. En: Thomasson, J. (Ed.). *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge University Press, New York. Pp. 205-218.
- KEIDEL, J. 1917. U" ber das patagonische Taffeland das patagonische Ger" oll und ihre Beziehungen zu den geologischen Erscheinungen im argentinischem Andengebiet und Litoral. *Zeitschrift des Deutschen Wissenschaftlichen Vereins* 3: 311-333.
- KUBO, T. & BENTON, M. J. 2007. Evolution of limb posture in Archosaurs: limb stresses in extinct vertebrates. *Palaeontology* Vol. 50, Part 6: 1519-1529.
- LANGER, M. C. 2003. The pelvic and hind limb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *PaleoBios* 23: 1-30.

- LANGER, M. C. & BENTON, M. J. 2006. Early dinosaurs: a phylogenetic study. *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 309-358.
- LAUDER, G. V. 1995. On the inference of function from structure. En: Thomason, J. J., (Ed.). *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge University Press, New York. Pp. 1-18.
- LECUONA, A. 2007. Osteología y musculature del miembro posterior de *Gracilisuchus stipanicorum* Romer, 1972 (Amniota: Crurotarsi). Tesis de Licenciatura Inédita. Universidad de Buenos Aires. Pp. 181.
- LOCKLEY, M. G., FARLOW, J. O. & MEYER, C. A. 1994. *Brontodopus* and *Parabrontopodus* ichnogen. nov. and the significance of wide- and narrow-gauge sauropod trackways. *Gaia* 10: 135-145.
- LONG, J. A. & MCNAMARA, K. M. 1997. Heterochrony: The key to Dinosaur Evolution. *DinoFest International*, pp. 113-123.
- LUCAS, S. P. & HUNT, A. G. 1989. *Alamosaurus* and the sauropod hiatus in the Cretaceous of the North American Western Interior. En: Farlow, J. O. (Ed.). *Paleobiology of the dinosaurs*. Geological Society of America Special Paper 238: 75-85.
- LYDEKKER, R. 1893. The dinosaurs of Patagonia, *Anales Museo de La Plata* Vol. 2.
- MAKOVICKY, P. J. & CURRIE, P. J. 1998. The presence of a furcula in tyrannosaurid theropods, and its phylogenetic and functional implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 143-149.
- MARSH, O. C. 1883. Principal Characters of American Jurassic Dinosaurs, Part VI: Restoration of *Brontosaurus*. *American Journal of Science* 152: 81-85.
- MARTINELLI, A. & FORASIEPI, A. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6: 257-305.
- MATTHEW, W. D. 1910. The pose of sauropodous dinosaurs. *American Naturalist* 44: 547-560.
- MAZZETTA, G. V. 1999. *Mecánica Locomotora de Dinosaurios Saurisquios del Cretácico Sudamericano*. Tesis de Maestría (inédita). Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo. Pp. 76.
- MAZZETTA, G. V. & BLANCO, E. R. 2001. Speeds of dinosaurs from the Albian-Cenomanian of Patagonia and sauropod stance and gait. *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 235-246.
- MAZZETTA, G. V., CHRISTIANSEN, P. & FARIÑA, R. A. 2004. Giants and bizarres: Body size of some southern South American Cretaceous dinosaurs. *Historical Biology* 2004: 1-13.

- MCINTOSH, J. S. 1990. Sauropoda. En: Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds). *The Dinosauria*. Berkeley: University of California Press. Pp. 345-401.
- MCKITRICK, M. C. 1991. Forelimb myology of loons (Gaviiformes), with comments on the relationship of loons and tubenoses (Procellariiformes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 102: 115-152.
- MEERS, M. B. 2003. Crocodylian Forelimb Musculature and Its Relevance to Archosauria. *The Anatomical Record Part A* 274 A: 892-916.
- MEYERS, R. A. 1992. Morphology of the shoulder musculature of the American kestrel, *Falco sparverius* (Aves), with implications for gliding flight. *Zoomorphology* 112: 91-103.
- MILNE, N. VIZCAÍNO, S. F. & FERNICOLA, J. C. 2009. A 3D geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulated humerus. *Journal of Zoology* 278: 48-56.
- MIVART, G. 1867. Notes on the myology of *Iguana tuberculata*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1867: 766-797.
- NESBITT, S. J., IRMIS, R. B., PARKER, W. G., SMITH, N. D., TURNER, A. H. & ROWE, T. 2009. Hindlimb osteology and distribution of basal dinosauromorphs from the Late Triassic of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 498-516.
- 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.
- NOVAS, F. E. 1992. Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae. *Paleontology* 35: 51-62.
- NOVAS, F. E. 1993. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 400-423.
- NOVAS, F. E. 1996. Dinosaur monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 723-741.
- OSBORN, H. F. 1898. Additional characters of the great herbivorous dinosaur *Camarasaurus*. *Bulletin American Museum of Natural History* 10: 233.
- OSBORN, H. F. 1899. A skeleton of *Diplodocus*. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1: 191-214.
- OSBORN, H. F. 1924. *Psittacosaurus* and *Protiguanodon*: two lower Cretaceous iguanodonts from Mongolia. *American Museum Novitates* 127: 1-16.

- OSBORN, H. F. & MOOK, C. C. 1921. *Camarasaurus, Amphicoelias* and other sauropods of Cope. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 3: 247-387.
- OSTROM, J. H. 1976. *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 8: 91- 182.
- OTERO, A. 2009. El fémur de los saurópodos Saltosaurinae. *Ameghiniana* 46: 88R.
- OTERO, A. 2010a. The appendicular skeleton of *Neuquensaurus*, a Late Cretaceous saltosaurine sauropod from Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 299-326.
- OTERO, A. 2010b. Orientation of the pectoral girdle and forelimb posture in *Neuquensaurus* (Sauropoda, Titanosauria). *9th International Congress of Vertebrate Morphology* (Punta del Este, Uruguay).
- OTERO, A. & VIZCAÍNO, S. F. 2006. Hindlimb musculature of *Neuquensaurus australis* (Lydekker) (Sauropoda, Titanosauria). *9^o Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Córdoba). Academia Nacional de Ciencias, Resúmenes p. 135.
- 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. L. 2010. Pelvic musculature and function of *Caiman latirostris* (Crocodylia, Alligatoridae). *Herpetological Journal* 20: 173-184.
- OWEN, R. 1942. Report on British fossil reptiles, part II. *Report of the British Association for the Advancement of Science* 11:60-204.
- PARRISH, M. J. 1986. Locomotor adaptations in the hindlimb and pelvis of the Thecodontia. *Hunteria* 1: 1-35.
- PICASSO, M. B. J. 2010. The hindlimb muscles of *Rhea Americana* (Aves, palaeognathae, Rheidae). *Anatomia, Histologia, Embryologia* 39: 462-472.
- PAUL, G. S. 1998. Terramegathermy and Cope's Rule in the land of titans. *Modern Geology* 23: 179-217.
- PAUL, G. S. & CHRISTIANSEN, P. 2000. Forelimb posture in neoceratopsian dinosaurs: implications for gait and locomotion. *Paleobiology* 26: 450-465.
- POWELL, J. E. 1986. *Revisión de los titanosáuridos de América del Sur*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Tucumán.
- POWELL, J. E. 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda-Titanosauridae) del Cretácico Superior del Noroeste Argentino. En: Sanz, J. L. y Buscalioni, A. D. *Los Dinosaurios y su entorno biótico*. Actas del Segundo Curso de Paleontología de Cuencas-Instituto 'Juan De Valdés'-----Cuencas, pp. 165-230.

- POWELL, J. E. 2003. Revision of South American Titanosaurid dinosaur: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum* 111, Launceston. Pp. 173.
- RAATH, M. A. 1972. Fossil vertebrate studies in Rhodesia: a new dinosaur (Reptilia: Saurischia) from near the Trias-Jurassic boundary. *Arnoldia* 5:1-37.
- RADINSKY, L. B. 1987. *The Evolution of Vertebrate Design*. The University of Chicago Press.
- RAUHUT, O. W. M. 2005. Osteology and relationships of a new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Patagonia. *Palaeontology* 48, part 1: 87-110.
- RAUP, D. M. & STANLEY, S. M. 1971. *Principles of Paleontology*. Freeman & Co., San Francisco. Pp. 388.
- REILLY, S. M. & ELIAS, J. A. 1998. Locomotion in *Alligator mississippiensis*: kinematic effects of speed and posture and their relevance to the sprawling-to-erect paradigm. *The Journal of Experimental Biology* 201: 2559-2574.
- REISZ, R. R., SCOTT, D., SUES, H.-D., EVANS, D. C. & RAATH, M. A. 2005. Embryos of an early prosauropod dinosaur and their evolutionary significance. *Science* 309: 761-764.
- REMES, K. 2008. *Evolution of the pectoral girdle and forelimb in Sauropodomorpha (Dinosauria, Saurischia): Osteology, myology and function*. Tesis Doctoral Inédita. Universität München. Pp. 352.
- RICH, T. H., P. VICKERS-RICH, O. GIMÉNEZ, R. CÚNEO, P. PUERTA, & R. VACCA. 1999. A new sauropod dinosaur from Chubut Province, Argentina. En: Tomida, Y., Rich, T. H. & Vickers-Rich, P. (Eds.). *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*. National Science Museum Monograph 15: 61-84.
- RIGGS, E. S. 1903. *Brachiosaurus altithorax*, the largest known dinosaur. *American Journal of Science* 15: 299-306.
- 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*, 58: 533-552.
- ROMER, A. S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. Chicago: University of Chicago Press. Pp. 772.
- ROWE, T. 1986. Homology and evolution of the deep dorsal thigh musculature in birds and other Reptilia. *Journal of Morphology* 189: 327-346.
- RUBIN, C. T. & LANYON, L. E. 1982. Limb mechanics as a function of speed and gait: a study of functional strains in the radius and tibia of horse and dog. *Journal of Experimental Biology* 101: 187-211.

- RUDWICK, M. J. S. 1964. The function of zig zag deflexions in the commisures of fossil brachiopods . *Palaeontology* 7: 135-171.
- SALGADO, L. 2000. *Evolución y paleobiología de los saurópodos Titanosauridae*. Tesis Doctoral inédita. Universidad Nacional de La Plata. Pp. 300.
- SALGADO, L. & BONAPARTE, J. F. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae, *Amargasaurus cazauí* gen. et sp. nov. de la Formación La Amarga, Neocomiano de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28: 333-346.
- SALGADO, L. & CORIA, R. A. 1993. El género *Aeolosaurus* (Sauropoda, Titanosauridae) en la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) de la Provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 30: 119-128.
- SALGADO, L., CORIA, R. A. & CALVO, J. O. 1997. Evolution Of Titanosaurid Sauropods. I: Phylogenetic Análisis Base on the Postcranial Evidence. *Ameghiniana* 34: 3-32.
- SALGADO, L. & AZPILICUETA, C. 2000. Un nuevo saltosaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina, *Ameghiniana* 37: 259-264.
- SALGADO, L. & GARCÍA, R. 2002. Variación morfológica en la secuencia de vértebras caudales de algunos saurópodos titanosaurios. *Revista Española de Paleontología* 17, 211-216.
- SALGADO, L., APESTEGUÍA, S. & HEREDIA, S. E. 2005. A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous Saltosaurinae titanosaur from North Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 623-634.
- SALGADO, L. & BONAPARTE, J. F. B. 2007. Sauropodomorpha. En: Gasparini, Z., Salgado, L. & Coria, R. A. (Eds.) *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Bloomington: Indiana University Press. Pp: 374.
- SALGADO, L., GARCÍA, R. A. FERNÁNDEZ, M. S., CERDA, I. A., CARABAJAL, A. P., OTERO, A., CORIA, R. & FIORELLI, L. Enviado. Titanosaur biology: whay we know. *Palaeontologia Electronica*.
- SANZ, J. L., POWELL, J. E., LE LOEUFF, J., MARTÍNEZ, R. & SUBERBIOLA, X. P. 1999. Sauropod remains from the Upper Cretaceous of Laño (northcentral Spain). Titanosaur phylogenetic relationships. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* 14, Número Especial 1: 235-255.
- SCHWARZ, D., WINGS, O. & MEYER, C. A. 2007a. Super sizing the giants: first cartilage preservation at a sauropod dinosaur limb joint. *Journal of the Geological Society* 164: 61-65.

- SCHWARZ, D., FREY, E. & MEYER, C. A. 2007b. Novel Reconstruction of the Orientation of the Pectoral Girdle in Sauropods. *The Anatomical Record* 290: 32-47.
- SEELEY, H. G. 1883. On the classification of the fossil animals commonly called Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society, London* 43:165-171.
- SENER, P. 2005. Function of the stunted forelimbs of *Mononykus olecranus* (Theropoda), a dinosaurian anteater. *Paleobiology* 31: 373-381.
- SENER, P. 2006. Comparison of forelimb function between *Deinonychus* and *Bambiraptor* (Theropoda: Dromaeosauridae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 897-906.
- SENER, P. & ROBINS, J. H. 2005. Range of motion in the forelimb of the theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis*, and implications for predatody behaviour. *Zoological Journal of London* 266: 307-318.
- SERENO, P. C. 1990. Psittacosauridae. . En: Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds). *The Dinosauria*. Berkeley: University of California Press. Pp. 579-592.
- SERENO, P. C. 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 2. Pp. 53.
- SERENO, P. C. 1993. The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 425-450.
- SERENO, P. C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 25: 435-489.
- SERENO, P. C. 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 210: 41-83.
- SERENO, P. C. 1999. The Evolution of Dinosaurs. *Science* 284: 2137-217.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. 1990. The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlung* 180: 21-52.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. 1993. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Lagerpeton chanarensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 385-399.
- SERENO, P. C. & ARCUCCI, A. B. 1994. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 53-73.
- SHIN-ICHI, F. 2009. A reevaluation of the manus structure in *Triceratops* (Ceratopsida: Ceratopsidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1139-1147.
- SISSON, S. 1982. Miología de los equinos. En: Sisson, S. & Grossman, J. D. (Eds.) *Anatomía de los animales domésticos* Vol. 1. Salvat. Pp. 423-507.

- SMITH, N. C., WILSON, A. M., JESPER, K. J. & PAINE, R. C. 2006. Muscle architecture and functional anatomy of the pelvic limb of the ostrich (*Struthio camelus*). *Journal of Anatomy* 209: 765-779.
- STANLEY, S. M. 1970. Relation of shell form to life habits in the Bivalvia. *Memoirs of the Geological Society of America* 125: 1-296.
- STANNIUS, H. 1854. *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere*. Berlin.
- STERNBERG, C. M. 1981. A new *Ornithomimus* with complete abdominal cuirass. *Canadian Field-Naturalist* 47: 79-83.
- TAYLOR, M. P. 2009. A re-evaluation of *Brachiosaurus altithorax* Riggs 1903 (Dinosauria, Sauropoda) and its generic separation from *Giraffatitan brancai* (Janensch, 1914). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 787-806.
- TORNIER, G. 1909. Wie war der *Diplodocus carnegii* wirklich gebaut? *Sitz-ber Gessell Naturf Freunde Berlin* 4: 194-209.
- THULBORN, R. A. 1984. The avian relationships of *Archaeopteryx*, and the origin of birds. *Zoological Journal of the Linnean Society* 82: 119-158.
- UPCHURCH, P. 1994. Manus claw function in sauropod dinosaurs. *Gaia* 10: 161-171.
- UPCHURCH, P. 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 349: 365-390.
- UPCHURCH P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 124: 43-103.
- UPCHURCH, P., BARRET, P. & DODSON, P. 2004. Sauropoda. En: Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.). *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, pp. 259-322.
- VANDEN BERGE, J. C. 1982. Miología de las aves. En: Sisson, S. & Grossman, J. D. (Eds.) *Anatomía de los animales domésticos*, Vol. 2. Salvat. Pp. 1973-2025.
- 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 Nuttall Ornithological Club 23. Pp. 189-250.
- VILA, B., JACKSON, F. D., FORTUNY, J., SELLÉS, A. G. & GALOBART, A. 2010. 3-D modelling of megaloolithid clutches: insights about nest construction and dinosaur behavior. *PLoS ONE* 5: e10362.

- VIZCAÍNO, S. F., DE IULLIS, G. & BARGO, M. S. 1998. Skull shape, masticatory apparatus, and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae): when anatomy constrains destiny. *Journal of Mammalian Evolution* 5: 291-322
- VIZCAÍNO, S. F., FARIÑA, R. A. & MAZZETTA, G. V. 1999. Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos. *Acta Theriologica* 44: 309-320.
- VIZCAÍNO, S. F. & MILNE, N. 2002. Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Journal of Zoology* 257: 117-127.
- VIZCAÍNO, S. F., MILNE, N. & BARGO, M. S. 2003. Limb reconstruction of *Eutatus seguini* (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). Paleobiological implications. *Ameghiniana* 40: 89-101.
- WEISSENGRUBER, G. E., FUSS, F. K., EGGER, G., STANEK, G., HITTMAIR, K. M. & FORSTENPOINTNER, G. 2006. The elephant knee joint: morphological and biomechanical considerations. *Journal of Anatomy* 208: 59-72.
- WEISHAMPEL, D. B. 1995. Fossils, function, and phylogeny. En: Thomason, J. J. (Ed.). *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. Pp. 34-54.
- WILHITE, R. 2003. *Biomechanical reconstruction of the appendicular skeleton in three North American Jurassic Sauropods*. Ph. D. dissertation. Louisiana State University, Baton Rouge. Pp. 185.
- WILSON, J. A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 217-276.
- WILSON, J. A. 2006. Anatomical nomenclature of fossil vertebrates: standardized terms or 'Lingua franca'? *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 511-518.
- WILSON, J. A. & SERENO, P. C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 5. Pp. 68.
- WILSON, J. A. & CARRANO, M. T. 1999. Titanosaurs and the origin of "wide-gauge" trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology* 25: 252-267.
- WILSON, J. A. & UPCHURCH, P. 2003. A revision of *Titanosaurus* Lydekker (Dinosauria – Sauropoda), the first dinosaur genus with a 'Gondwanan' distribution. *Journal of Systematic Palaeontology* 1: 125-160.
- WIMAN, C. 1929. Die Kreide-Saurier aus Shantung. *Palaeontologica Sinica*, Series C 6: 1-67.
- WITMER, L. M. 1995. The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. En: Thomason, J. J. (Ed.). *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. Pp. 19-33.

- WITMER, L. M. 1997. The evolution of the antorbital cavity in 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., RIDGELY, R. C., DUFEAU, D. L. & SEMONES, M. C. 2008. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs. En: Endo, H. & Frey, R. (Eds.). *Anatomical Imaging: Towards a new morphology*. Springer, Japan. Pp. 67-87.
- WITMER, L. M. & RIDGELY, R. C. 2009. New insights into the brain, braincase, and ear region of tyrannosaurus (Dinosauria, theropoda), with implications for sensory organization and behavior. *The Anatomical Record* 292: 1266-1296.
- WOODWARD, H. N. 2005. Bone histology of the titanosaurid sauropod *Alamosaurus sanjuanensis* from the Javelina Formation, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 132A.
- WU, X.-CH. & RUSSELL, A. P. 1997. Functional Morphology. En: *Encyclopedia of Dinosaurs*. Currie, P. J. & Padian, K. (Eds.). Academic Press, San Diego. Pp. 258-268.
- YATES, A. Y. & VASCONCELOS, C. C. 2005. Furcula-like clavicles in the prosauropod dinosaur *Massospondylus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 466-468.
- YATES, A. M., BONNAN, M. F., NEVELING, J., CHINSAMY, A. & BLACKBEARD, M. G. 2010. A new transitional sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and the evolution of sauropod feeding and quadrupedalism. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 787-794.
- YOUNG, C. C. 1941. A complete osteology of *Lufengosaurus huenei* Young. *Palaeontologia Sinica* C 7: 1-53.
- YOUNG, C. C. 1958. The dinosaurian remains of Laiyang, Shantung. *Palaeontologia Sinica*, New Series C 16: 1-138.
- ZAAF, A., HERREL, A., AERTS, P. & DE VREE, F. 1999. Morphology and morphometrics of the appendicular musculature in geckoes with different locomotor habits (Lepidosauria). *Zoomorphology* 119: 9-22.
- ZHANG, Y. 1988. The Middle Jurassic dinosaur fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan. Vol. 1, Sauropod dinosaurs (1) *Shunosaurus*. *Sichuan Publishing House of Science and Technology*, Chengdu.

FIN TOMO I