

**ANATOMÍA Y BIOMECÁNICA CRANIODENTAL DE LOS
DICRAEOSAURIDAE (DINOSAURIA, SAUROPODA) Y SUS
IMPLICANCIAS EN EL COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO DE
LOS DIPLODOCOIDEOS**



**UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
LIC. JUAN PABLO GARDERES**

2023



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

**ANATOMÍA Y BIOMECÁNICA CRANIODENTAL DE LOS
DICRAEOSAURIDAE (DINOSAURIA, SAUROPODA) Y SUS
IMPLICANCIAS EN EL COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO DE
LOS DIPLODOCOIDEOS**

TOMO 2

Tesis presentada para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales por

Lic. Juan Pablo Garderes

Directores de Tesis:

Dr. Pablo Ariel Gallina (CCNAA-UMAI – CONICET)

Dr. Néstor Toledo (FCNyM-UNLP – CONICET)

Año 2023

TOMO 2

ÍNDICE

CAPÍTULO I: Introducción	1
I-1. Figuras	1
I-2. Tablas	4
I-3. Apéndice: Metodologías detalladas	7
CAPÍTULO II: Osteología craneana de <i>Bajadasaurus pronuspinax</i>	14
II-1. Figuras	14
II-2. Tablas	48
CAPÍTULO III: La dentición de <i>Bajadasaurus pronuspinax</i>	51
III-1. Figuras	51
III-2. Tablas	58
CAPÍTULO IV: Reconstrucción muscular	63
IV-1. Figuras	63
CAPÍTULO V: Biomecánica craniomandibular	79
V-1. Figuras	79
V-2. Tablas	84
V-3. Funciones generadas	89
CAPÍTULO VI: Biomecánica cervicocraneal	97
VI-1. Figuras	97
VI-2. Tablas	102
CAPÍTULO VII: Paleoecología	106
VII-1. Figuras	106
VII-2. Tablas	112

CAPÍTULO I: Introducción

I-1. Figuras

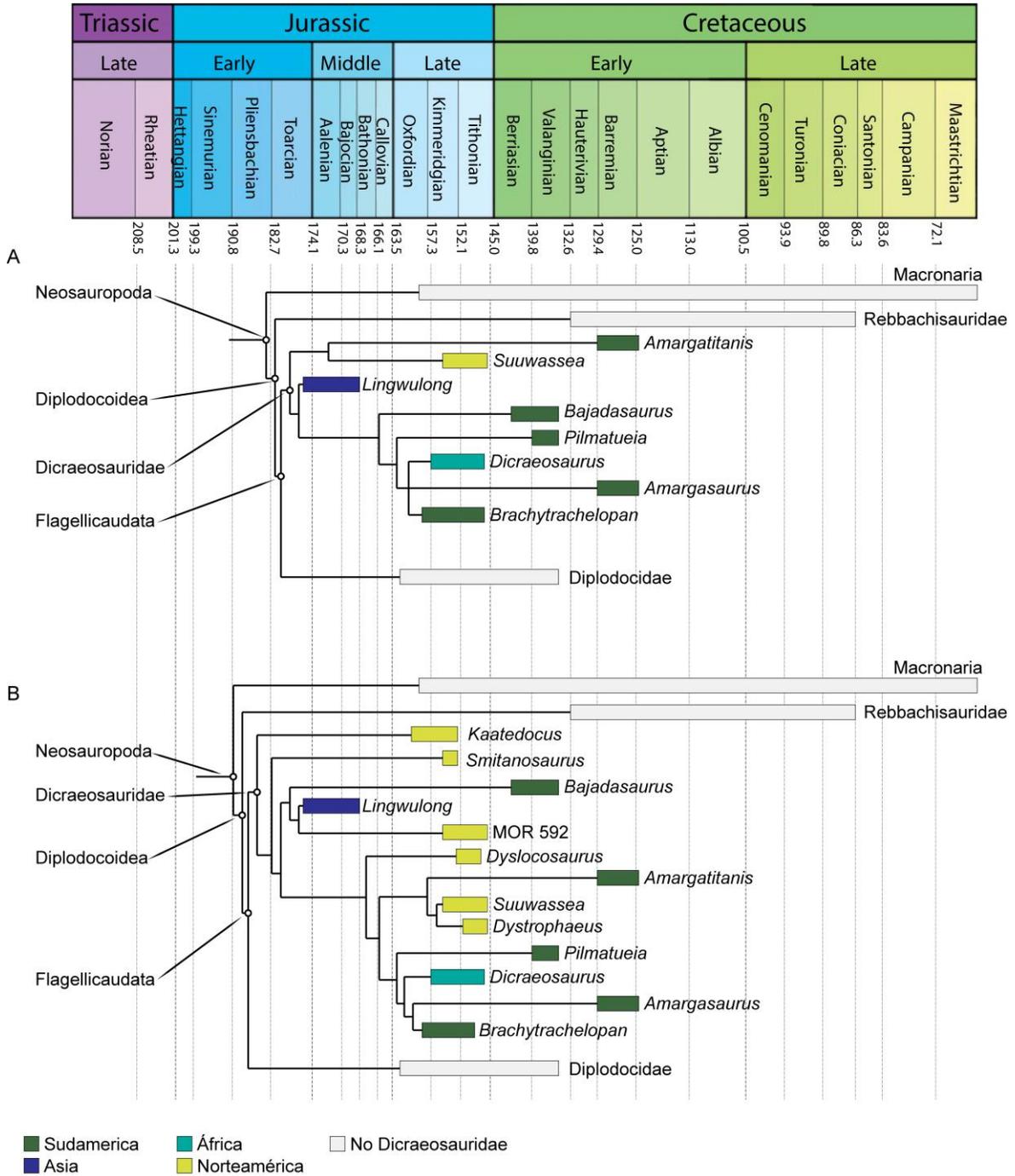


Figura 1-1. Hipótesis filogenéticas calibradas recientes que recuperan a Dicraeosauridae como un clado (modificada de Gallina et al., 2022). A, hipótesis en Gallina et al. (2019, 2022). B, modificado de Whitlock y Wilson Mantilla (2020). La primera hipótesis (A) recupera a Bajadasaurus

como taxón hermano de todos los Dicraeosauridae gondwánicos excepto *Amargatitanis*. La segunda hipótesis (B) recupera a *Bajadasaurus* dentro de un subgrupo de Dicraeosauridae junto con *Lingwulong* y el Dicraeosauridae indet MOR 592. La modificación realizada en esta filogenia responde a la inclusión de *Dystrophaeus* y *Dyslocosaurus* en posiciones recuperadas por Tschopp *et al.* (2015).

A

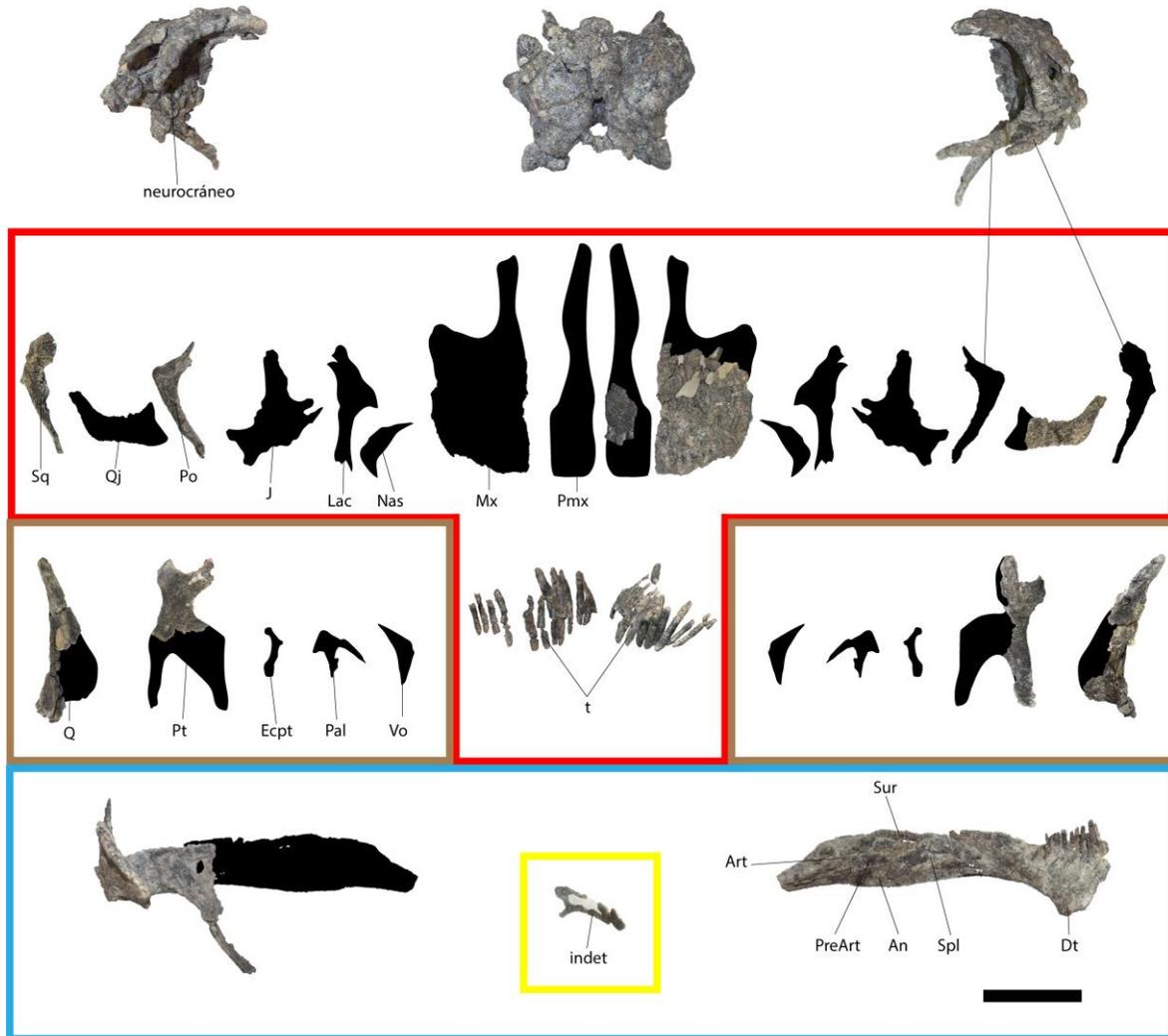


Figura 1-2. Restos craneanos de MMCh-Pv 75. Porciones derechas del cráneo a la izquierda de la figura, en vista lateral, excepto la quijada inferior, en vista medial (abajo, izquierda). Porciones izquierdas del cráneo a la derecha de la figura, en vista lateral, excepto la quijada inferior, en vista medial (abajo, derecha). Recuadro rojo, elementos alostósicos de la arcada externa y región temporal; Recuadro pardo, elementos de la arcada interna; Recuadro azulado, quijada inferior; Recuadro amarillo, elemento indeterminado. Escala = 10 cm.

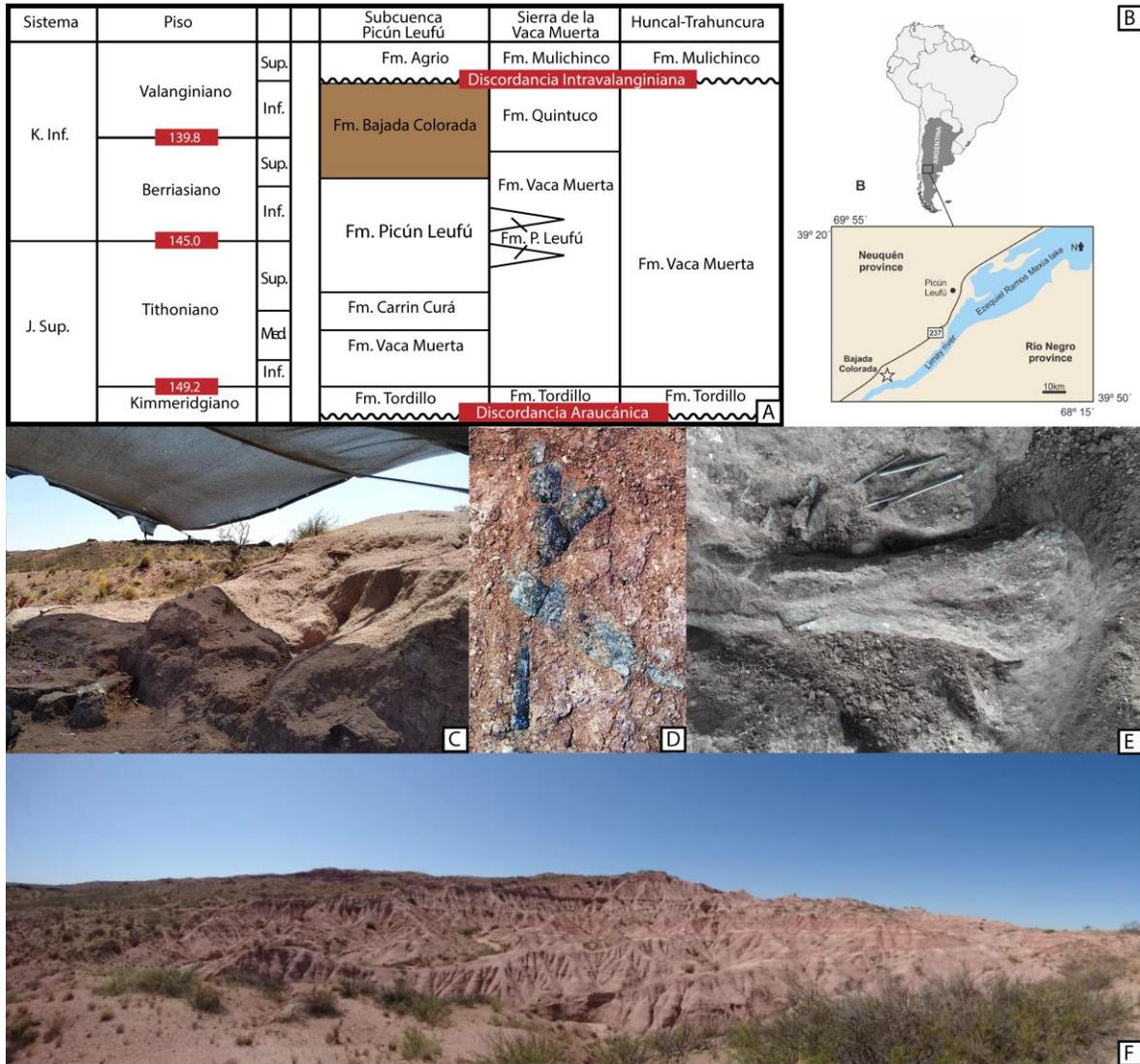


Figura 1-3. Aspectos geológicos de la Formación Bajada Colorada. A, correlación cronoestratigráfica; B, ubicación geográfica de los afloramientos de la Fm. Bajada Colorada; C, detalle de la excavación; D y E, detalle de la coloración de los restos *in situ*; F, afloramientos de la Fm. Bajada Colorada. A es modificada de Leanza *et al.* (2011); en esta se mantiene la separación de las Fm. Bajada Colorada y Mulichinco por medio de la discordancia Intravalanginiana, pero se considera a parte de la Fm. Mulichinco como sincrónica a las porciones superiores de la Fm. Bajada Colorada. Sin escalas.

I-2. Tablas

Tabla 1-1. Taxa a nivel genérico y materiales innominados ordenados por orden de aparición en la tesis, a excepción de *Bajadasaurus*, puesto arbitrariamente en primera posición. En las referencias se seleccionaron los estudios más citados a lo largo del estudio y, en ocasiones, la primera mención del taxón.

Taxón	Grupo supragenérico	Proveniencia	Referencia
<i>Bajadasaurus</i>	Dicraeosauridae	Fm. Bajada Colorada	Este estudio; Gallina <i>et al.</i> , 2019
<i>Nigersaurus</i>	Rebbachisauridae	Fm. Elrhaz	Sereno y Wilson, 2005; Sereno <i>et al.</i> , 1999, 2007
<i>Lavocatisaurus</i>	Rebbachisauridae	Fm. Rayoso	Canudo <i>et al.</i> , 2018
<i>Demandasaurus</i>	Rebbachisauridae	Fm. Castillo la Reina	Torcida-Fernández Baldor <i>et al.</i> , 2011
<i>Diplodocus</i>	Diplodocidae	Fm. Morrison	Marsh, 1878; Holland, 1924; Whitlock <i>et al.</i> , 2010; Woodruff <i>et al.</i> , 2018
<i>Tornieria</i>	Diplodocidae	Fm. Tendaguru	Fraas, 1908; Janensch, 1935-36
<i>Leinkupal</i>	Diplodocidae	Fm. Bajada Colorada	Gallina <i>et al.</i> , 2014
<i>Dicraeosaurus</i>	Dicraeosauridae	Fm. Tendaguru	Janensch, 1914, 1935-36; Schwarz <i>et al.</i> , 2015
<i>Dystrophaeus</i>	Dicraeosauridae	Fm. Morrison	Cope, 1877
<i>Amargasaurus</i>	Dicraeosauridae	Fm. La Amarga	Salgado y Bonaparte, 1991; Salgado y Calvo, 1992; Paulina-Carabajal <i>et al.</i> , 2014
<i>Dyslocosaurus</i>	Dicraeosauridae	Fm. Morrison	McIntosh <i>et al.</i> , 1992
<i>Suuwassea</i>	Dicraeosauridae	Fm. Morrison	Harris y Dodson, 2004; Whitlock y Harris, 2010
<i>Brachyrachelopan</i>	Dicraeosauridae	Fm. Cañadón Calcáreo	Rauhut <i>et al.</i> , 2005
<i>Amargatitanis</i>	Dicraeosauridae	Fm. La Amarga	Apesteguía, 2007
<i>Kaatedocus</i>	Dicraeosauridae	Fm. Morrison	Tschopp y Mateus, 2013
<i>Lingwulong</i>	Dicraeosauridae	Fm. Yanan	Xu <i>et al.</i> , 2018
<i>Pilmatueia</i>	Dicraeosauridae	Fm. Mulichinco	Coria <i>et al.</i> , 2019
<i>Smitanosaurus</i>	Dicraeosauridae	Fm. Morrison	Whitlock y Wilson Mantilla, 2020
<i>Camarasaurus</i>	Macronaria	Fm. Morrison	D’Emic <i>et al.</i> , 2013; Wiersma y Sander, 2016
<i>Giraffatitan</i>	Macronaria	Fm. Tendaguru	Janensch, 1935-36

<i>Apatosaurus</i>	Diplodocidae	Fm. Morrison	Berman y McIntosh, 1978; Peterson <i>et al.</i> , 2022
<i>Sarmientosaurus</i>	Macronaria	Fm. Bajo Barreal	Martínez <i>et al.</i> , 2016
<i>Erlikosaurus</i>	Therizinosauria	Fm. Bayan Shireh	Lautenschlager, 2013, 2015; Lautenschlager <i>et al.</i> , 2014, 2016
<i>Galeamopus</i>	Diplodocidae	Fm. Morrison	Tschopp y Mateus, 2017
<i>Limaysaurus</i>	Rebbachisauridae	Fm. Candeleros	Calvo y Salgado, 1995; Paulina-Carabajal y Calvo, 2021
<i>Katepensaurus</i>	Rebbachisauridae	Fm. Bajo Barreal	Ibiricu <i>et al.</i> , 2015
<i>Tapuiasaurus</i>	Nemegtosauridae	Fm. Quiricó	Zaher <i>et al.</i> , 2011; Wilson <i>et al.</i> , 2016
<i>MMCh-Pv 71</i>	Rebbachisauridae	Fm.	Paulina-Carabajal <i>et al.</i> , 2016
<i>Bellusaurus</i>	Eusauropoda	Fm. Shishugou	Moore <i>et al.</i> , 2018
<i>Shunosaurus</i>	Eusauropoda	Fm. Xiashaximiao	Chatterjee y Zheng, 2002
<i>Phuwiangosaurus</i>	Euhelopodidae	Fm. Sao Khua	Wiersma y Sander, 2016
<i>Rapetosaurus</i>	Nemegtosauridae	Fm. Maevarano	Curry Rogers y Forster, 2004
<i>Nemegtosaurus</i>	Nemegtosauridae	Fm. Subashi	Wilson, 2005
<i>Bonitasaura</i>	Titanosauria	Fm. Bajo de la Carpa	Apesteguía, 2004; Gallina, 2011
<i>Ninjatitan</i>	Titanosauria	Fm. Bajada Colorada	Gallina <i>et al.</i> , 2021
<i>Abydosaurus</i>	Brachiosauridae	Fm. Cedar Mountain	Chure <i>et al.</i> , 2010
<i>Alligator</i>	Crocodylia	---	Holliday y Witmar, 2007; Bona y Desojo, 2011; Latuenschlager, 2015; Smith-Paredes y Bullar, 2019; Lessner y Holliday, 2020
<i>Plateosaurus</i>	Plateosauridae	Fm. Trossingen	Button <i>et al.</i> , 2014, 2016; Lautenschlager <i>et al.</i> , 2016
<i>Sphenodon</i>	Rhynchocephalia	---	Jones <i>et al.</i> , 2009
<i>Salvator</i>	Teiidae	---	Gröning <i>et al.</i> , 2013
<i>Psittacosaurus</i>	Ceratopsia	Fm. Qingshan	Taylor <i>et al.</i> , 2017
<i>Buteo</i>	Accipitridae	---	Lautenschlager <i>et al.</i> , 2013
<i>Coragyps</i>	Cathartidae	---	Este estudio
<i>Massospondylus</i>	Massospondylidae	Fm. Upper Elliot	Holliday, 2009

<i>Daspletosaurus</i>	Tyrannosauridae	Fm. Oldman	Snively y Russell, 2007a
<i>Hippopotamus</i>	Hippopotamidae	---	Hieronimus, 2009
<i>Camelus</i>	Camelidae	---	Peters y Von Driesch, 1996
<i>Didelphys</i>	Didelphidae	---	Thomason, 1991
<i>Tyrannosaurus</i>	Tyrannosauridae	Fm. Hell Creek	Snively y Russell, 2007a, 2007b, 2007c, Snively <i>et al.</i> , 2013a, 2013b; Tsuihiji, 2010; Lautenschlager, 2015; Cost <i>et al.</i> , 2019
<i>Allosaurus</i>	Allosauridae	Fm. Morrison y Lourinhã	Rayfield <i>et al.</i> , 2001; Rayfield, 2007; Foster, 2003; Snively y Russell, 2007b; Lautenschlager, 2015
<i>Eoraptor</i>	Sauropodomorpha	Fm. Ischigualasto	Sakamoto, 2022
<i>Gallimimus</i>	Ornithomimidae	Fm. Nemegt	Sakamoto, 2022
<i>Garudimimus</i>	Ornithomimidae	Fm. Bayan Shireh	Sakamoto, 2022
<i>Ornithomimus</i>	Ornithomimidae	Fm. Horseshoe Canyon	Sakamoto, 2022
<i>Struthiomimus</i>	Ornithomimidae	Fm. Oldman	Sakamoto, 2022
<i>Nemegtomaia</i>	Oviraptoridae	Fm. Nemegt	Sakamoto, 2022
<i>Incisivosaurus</i>	Oviraptorosauria	Fm. Yixian	Sakamoto, 2022
<i>Lesothosaurus</i>	Genasauria	Fm. Upper Elliot	Sakamoto, 2022
<i>Stegosaurus</i>	Stegosauridae	Fm. Morrison	Foster, 2003, 2020; Lautenschlager <i>et al.</i> , 2016
<i>Haplocanthosaurus</i>	Diplodocoidea	Fm. Morrison	Benson <i>et al.</i> , 2018
<i>Barosaurus</i>	Diplodocidae	Fm. Morrison	Benson <i>et al.</i> , 2018
<i>Podocarpoxylon</i>	Podocarpaceae	Fm. Mulichinco	Gnaedinger <i>et al.</i> , 2017
Stegosauria indet.	Stegosauria	Fm. Bajada Colorada	Riguetti <i>et al.</i> , 2022
Ornithopoda indet.	Ornithopoda	Fm. Mulichinco	Coria <i>et al.</i> , 2013
Coelurosauria indet.	Coelurosauria	Fm. Bajada Colorada	Canale <i>et al.</i> , 2017
Noosauridae indet.	Noosauridae	Fm. Bajada Colorada	Canale <i>et al.</i> , 2017
<i>Vespersaurus</i>	Noosauridae	Fm. Rio Paraná	Gonzalez Barbosa <i>et al.</i> , 2023
<i>Masiakasaurus</i>	Noosauridae	Fm. Maevarano	Frederickson <i>et al.</i> , 2019
<i>Lajasvenator</i>	Carcharodontosauridae	Fm. Mulichinco	Coria <i>et al.</i> , 2019b
Allosauroida indet.	Allosauroida	Fm. Bajada Colorada	Canale <i>et al.</i> , 2017
Megalosauroida indet.	Megalosauroida	Fm. Bajada Colorada	Canale <i>et al.</i> , 2017

Abelisauridae indet.	Abelisauridae	Fm. Bajada Colorada	Canale <i>et al.</i> , 2017
Diplodocidae indet.	Diplodocidae	Fm. Mulichinco	Gallina <i>et al.</i> , 2022
<i>Supersaurus</i>	Diplodocidae	Fm. Lourinhã	Mateus, 2006
Dicraeosauridae indet.	Dicraeosauridae	Fm. Mulichinco	Gallina <i>et al.</i> , 2022
<i>Dryosaurus</i>	Ornithopoda	Fm. Morrison	Foster, 2003
<i>Kentrosaurus</i>	Stegosauridae	Fm. Tendaguru	Mannion <i>et al.</i> , 2019
<i>Dysalotosaurus</i>	Ornithopoda	Fm. Tendaguru	Mannion <i>et al.</i> , 2019
<i>Paranthodon</i>	Stegosauria	Fm. Kirkwood	McPhee <i>et al.</i> , 2016
<i>Elaphrosaurus</i>	Noasauridae	Fm. Morrison y Tendaguru	Foster, 2003; Mannion <i>et al.</i> , 2019
<i>Megalosaurus</i>	Megalosauridae	Fm. Tendaguru	Mannion <i>et al.</i> , 2019
<i>Compsognathus</i>	Coelurosauria	Fm. Lourinhã	Mateus, 2006

I-3. Apéndice: Metodologías detalladas

Capítulo 2

Digitalización de los materiales craneanos de *Bajadasaurus*: para esto, se cargaron las tomografías computarizadas previamente obtenidas en el software. Una vez cargadas, se procedió a realizar la segmentación de los materiales, es decir, la discriminación de las porciones de diferentes elementos, tanto entre ellos, como del sedimento circundante, principalmente mediante la diferenciación por densidad de materiales. Finalmente, tras la segmentación, se da el proceso de generación de los modelos tridimensionales, los cuales para el caso de *Bajadasaurus* sufrieron de procesamiento posterior, tanto a modo de alisamiento (“*smoothing*”) como de deformación plástica y frágil.

Capítulo 3

Erickson (1996)

El conteo de líneas incrementales de Von Ebner en la sección fina de las piezas dentales permite calcular la cantidad de días en los que se formó dicha pieza dental, bajo el supuesto *a priori* de que cada línea de Von Ebner equivale a lo depositado diariamente. En base a esto, se puede estimar la tasa de reemplazo dental al sustraer a la cantidad de líneas de Von Ebner contadas para un diente la cantidad de las mismas líneas para el diente de reemplazo que lo sucederá.

D’Emic *et al.* (2013)

Con base en la metodología anterior (Erickson, 1996), se desarrollaron ecuaciones de estimación de tasas de formación dental (TFD) para analizar taxa con dientes con coronas tanto anchas como angostas, de manera tal que no se deba proceder a la aplicación de técnicas de corte histológico. Las tasas de formación para dientes de corona ancha se estimaron bajo la ecuación

$$TFD_{\text{ancha}} = -0,0078x^2 + 2,6771x + 109,44$$

Las tasas de formación para dientes de corona angosta se estimaron bajo la ecuación

$$TFD_{angosta} = -0,0393x^2 + 5,403x + 5,5891$$

(ecuación aplicada para el estudio de *Bajadasaurus*). De la misma manera que en Erickson (1996), la tasa de reemplazo (TRD) se calculó sustrayendo los tiempos de formación para dientes sucesivos. Finalmente, la tasa de reemplazo volumétrica (TRDV) se estima mediante la división del volumen total de un diente funcional erupcionado por la tasa de reemplazo dental (TRD).

Upchurch (1998)

El índice de angostura (S.I. por sus siglas en inglés a partir de “*slenderness index*”) se estima bajo la razón entre la longitud de la corona dental dividido por el máximo ancho mesiodistal del mismo.

Saegusa y Tomida (2011)

El análisis de facetas de desgaste propuesto por estos autores discrimina a las mismas en cuatro variantes. En el tipo 1 las facetas se forman en los márgenes distales y mesiales de los dientes y ambas facetas se unen en el ápice formando una faceta general en forma de V. En el tipo 2 una de las facetas (ya sea en la cara mesial o distal) se encuentra alargada mientras que la otra se encuentra reducida (pero aún presente); la faceta es alargada en sentido apicobasal (bajo ángulo), corta en sentido labiolingual (alto ángulo) y se orienta a 45° con respecto al eje mesiodistal. En el tipo 3 sólo se observa una única faceta de desgaste, ya sea en la cara mesial o distal; la faceta es alargada en sentido apicobasal y mesiodistal (bajo ángulo) y corta en sentido labiolingual (alto ángulo). El tipo 4 la faceta se encuentra en el centro del diente; la faceta es alargada en sentido apicobasal (bajo ángulo) y corta en sentido labiolingual (alto ángulo), pero no cruza el eje mesiodistal.

Capítulo 4

Lautenschlager *et al.* (2014)

Siguiendo con la metodología aplicada en el Capítulo 2, al modelo tridimensional digital se le aplicaron las modificaciones sugeridas por Lautenschlager *et al.* (2014), las cuales implican el relleno de grietas en los elementos fracturados, la especulación de las porciones bilaterales mejor preservadas y la articulación de los elementos generados.

Bryant y Russell (1992), Witmer (1995) y Holliday (2009)

La reconstrucción de estructuras no preservadas se puede basar tanto en un enfoque de extrapolación de funciones de estructuras preservadas (Bryant y Russell, 1992) como en un enfoque filogenético (Bryant y Russell, 1992; Witmer, 1995). La reconstrucción de musculatura (y otras estructuras no preservadas) desde un enfoque filogenético se basa en la metodología propuesta por Witmer (1995), la cual propone realizar inferencias de presencia-ausencia de estructuras basándose en la presencia de dichas estructuras en los grupos más próximamente emparentados al taxón (o grupo) de estudio. En esta metodología se proponen seis niveles de inferencia divididos en dos grupos. El primer grupo se divide en tres niveles inferenciales y la estructura no preservada se infiere en base a la presencia de un correlato y la estructura presentes en (nivel I) el taxón de estudio y ambos grupos cercanamente emparentados, (nivel II) el taxón de estudio y uno de los grupos cercanamente emparentados o, (nivel III) el taxón de estudio -pero no en los grupos cercanamente emparentados-. El segundo grupo (detallado adecuadamente en Holliday, 2009) se divide en tres niveles inferenciales menos robustos, estimando la presencia de una estructura que en grupos emparentados no presenta correlatos osteológicos (correlato también ausente en el taxón de estudio), siendo que (nivel I') el

taxón de estudio y los grupos emparentados presentan la estructura, (nivel II') el taxón de estudio y uno de los grupos emparentados presentan la estructura o, (nivel III') el taxón de estudio presenta la estructura, a pesar de su ausencia en grupos cercanamente emparentados.

Lautenschlager (2013)

Lautenschlager (2013) toma las metodologías de la sección anterior, jerarquizando y detallando los pasos a seguir para realizar reconstrucciones de estructuras no preservadas en modelos tridimensionales digitales. En dicho estudio se propone (paso 1) el mapeo de musculatura basado en la presencia de correlatos osteológicos y estructuras de superficie evidentes asociadas a la musculatura. Para anclajes cuyas superficies no son claramente reconocibles se aplica (paso 2) un criterio topológico, limitando la extensión de un músculo en función de la extensión de otros músculos adyacentes. Posteriormente, se aplica (paso 3) un criterio neurovascular para limitar los anclajes y los volúmenes musculares, con base a pasajes de nervios y vasos altamente conservativos. Si los pasos anteriores fallan para delimitar la extensión de un músculo, se reconstruye (paso 4) la musculatura en base a un criterio de homologías inferenciales (siguiendo a Witmer, 1995; Holliday, 2009). Una vez obtenidos los anclajes musculares, se procede (paso 5) a conectar las superficies de origen e inserción con cilindros simplificados para estimar la morfología simplificada del haz muscular. Finalmente, (paso 6) en base a los pasos anteriores y a las limitantes espaciales dadas tanto por la musculatura estimada como por otras estructuras (tanto óseas como otras estructuras inferidas), se modelan los músculos ocupando todo el espacio disponible por medio de una segmentación y modelización tridimensional.

Capítulo 5

Vizcaíno *et al.* (1998)

La estimación de brazos de momento por medio de un enfoque geométrico requiere del cálculo promediado de dichos brazos generados por las líneas de acción en los puntos más rostrales y caudales de un músculo. Inicialmente (pasos 1, 2 y 3) se estiman las líneas de acción entre distintos puntos señalados a lo largo de los anclajes musculares. Una vez obtenidas estas líneas de acción, los brazos de momento son calculados respecto a la unión temporomandibular (paso 4); este brazo de momento representa la menor distancia entre el punto de pivote (unión temporomandibular) y la línea de acción estimada. Sucesivamente, (paso 5) se calcula el promedio aritmético de los brazos de momento, lo que representa los momentos generados en la parte central de la musculatura. Los pasos posteriores (6 y 7), refieren a la repetición de la metodología para distintos puntos en el origen de un músculo.

Cassini y Vizcaíno (2012)

Este estudio pule la metodología anterior (Vizcaíno *et al.* 1998) utilizando landmarks tridimensionales para el cálculo de brazos de momento. Para esto se define un triángulo R3 definido por un punto fijo en el pivote (P) y dos puntos móviles -uno en alguna porción de la superficie de origen (O_n), el otro en alguna porción de la superficie de inserción (I_n)-. Se generan luego el vector u (O_nP) y el vector w (O_nI_n) los cuales se utilizan para calcular la distancia perpendicular (h , es decir, el brazo de momento que ingresa al sistema) entre el pivote (P) y el vector w (la línea de acción muscular). El brazo de momento estimado promedio se calcula a partir del promedio de todos los brazos de momento estimados respecto al pivote de puntos (O e I) seleccionados.

Los brazos de momento de salida, por su parte, se calculan como la distancia perpendicular desde el pivote a diferentes vectores perpendiculares al plano oclusal de los dientes de la quijada (los

puntos de aplicación de las fuerzas). El plano oclusal se define como aquel que contiene los bordes distal y mesial de los dientes para cada hemimandíbula. La distancia entre el punto de aplicación seleccionado y el pivote se calcula como la distancia paralela al plano oclusal.

Thomason (1991)

El proceso de cálculo de fuerzas propuesto en este estudio implica diversos pasos. Inicialmente, se obtiene una fuerza muscular estimada, a través del cálculo del área en sección cruzada de la musculatura (o individualmente para cada músculo) la cual se multiplica por una tensión muscular máxima por unidad estimada (300 MPa). Posteriormente se utiliza la dirección del vector de la fuerza estimado y se lo multiplica por el brazo de palanca correspondiente a dicho vector (*inlever*). Este producto se duplica (en caso de realizarse estimaciones bilaterales) y se lo divide por el brazo de palanca de salida (*outlever*), obteniendo finalmente la fuerza de mordida.

$$F_i = CSA_i \times 300 \text{ MPa}$$

$$B_M = 2 \times (F_i \times I_i) / O$$

B_M , fuerza de mordida basada en la musculatura; CSA , área de sección transversal del músculo; F_i , fuerza muscular; I_i , brazo de palanca de ingreso (*inlever*); O , brazo de palanca de salida (*outlever*).

Young et al. (2012)

En línea con la metodología de Thomason (1991), Young et al. (2012) proponen el cálculo del área de sección fisiológica transversal muscular por medio de la estimación del volumen de un músculo tridimensionalmente digitalizado. El volumen del paquete muscular (frústulo) se estima como

$$V = L / 3 (A_1 + [A_1 + A_2]^{(1/2)} + A_2) *$$

$$V = L \times (A_1 + [A_1 + A_2]^{(1/2)} + A_2) / 3 **$$

(*fórmula expresada en el estudio original; **fórmula aplicada en la tesis). A_1 , área del origen; A_2 , área de la inserción; L , longitud del frústulo; V , volumen del frústulo. En base al volumen calculado digitalmente, en base a la función presentada se estima el área de sección fisiológica transversal al dividir el volumen (V) por la longitud del frústulo (L). Posteriormente se aplica esta área estimada en las ecuaciones de Thomason (1991).

Lautenschlager (2013)

Al igual que Young et al. (2012), Lautenschlager (2013) basa sus procedimientos en Thomason (1991) y la estimación del área de sección fisiológica transversal respecto al músculo digitalizado. En este caso, la fuerza muscular (F_{mus}) se estima

$$F_{mus} = CSA \times 0.3 \text{ N/mm}^2$$

A la fuerza muscular obtenida se le aplica un factor de corrección incrementándola en 1,5 a fin de compensar la incapacidad de estimar adecuadamente la pinnación en los paquetes musculares. Posteriormente se estima una fuerza resultante (F_{res}), la cual resulta de la fuerza muscular corregida multiplicada por el efecto de la inclinación del eje principal del músculo respecto al plano sagital (a) y al plano coronal (b)

$$F_{res} = F_{mus} \times \text{Cosa} \times \text{Cosb}$$

Finalmente, la fuerza de mordida se estima siguiendo la relación entre los brazos de palanca

$$F_{bite} \times L_{outlever} = F_{res} \times L_{inlever}$$

$$F_{bite} = F_{res} \times L_{inlever} / L_{outlever}$$

Siendo F_{bite} la fuerza de mordida, $L_{outlever}$ el brazo de palanca de salida, $L_{inlever}$ el brazo de palanca de entrada y F_{res} la fuerza resultante previamente obtenida.

Capítulo 6

La metodología específica de este capítulo es exclusiva del mismo, por lo que está detalladamente expresada en la sección **VI-2. Materiales y métodos** del Tomo 1.

Capítulo 7

Vizcaíno *et al.* (2016)

El paradigma forma-función para el estudio de la paleobiología de un taxón propuesto por los autores involucra la utilización de un protocolo de estudio de tres aspectos fundamentales en la ecología: tamaño corporal, uso del sustrato y hábitos alimentarios. Para el tamaño corporal, en esta Tesis se utilizaron las metodologías de Mazzetta *et al.* (2004), Campione y Evans (2012) y Benson *et al.* (2018). El uso del sustrato no se estimó a lo largo de la Tesis. Los hábitos alimentarios se analizaron en base a las metodologías utilizadas en los Capítulos previos y en base a las metodologías utilizadas en este Capítulo, propuestos por Fiorillo (1998) y Whitlock (2011).

Mazzetta *et al.* (2004)

El cálculo de masa estimada propuesta por los autores involucra rectas de regresión diversas en función de las medidas que se pueden tomar en los elementos apendiculares. Todas estas ecuaciones presentan el formato general

$$\log BM = v \log X + \log u$$

Siendo BM la masa corporal, v la pendiente de la recta, u el factor de corrección y X la medición tomada respecto a la variable seleccionada. v y u varían en función de X , que puede ser, entre otras (y se listan aquí las variables utilizadas en la tesis), largo del fémur (fl), largo de tibia (tl), ancho distal de fémur a lo largo de los cóndilos (fw), perímetro de la diáfisis del fémur (fp) o perímetro de la diáfisis de la tibia (tp).

Campione y Evans (2012)

Un análisis alternativo de la masa corporal, basado exclusivamente en la circunferencia de los elementos apendiculares fémur y húmero es propuesta por estos autores para taxa cuadrúpedos. En esta estimación utiliza el perímetro mínimo de la diáfisis de estos dos elementos, bajo la ecuación

$$\text{massQ} = (10^{(2,749 \times \log_{10} (FC + HC) - 1,104)}) / 1000$$

siendo massQ la masa estimada para cuadrúpedos, FC la circunferencia mínima de la diáfisis femoral y HC la circunferencia mínima de la diáfisis humeral.

Benson *et al.* (2018)

Siguiendo a Campione y Evans (2012), en este estudio se propuso una estimación de la circunferencia del húmero para taxa cuadrúpedos para los cuales se preservó el fémur (pero no el húmero). La circunferencia humeral predicha se estima bajo

$$\log_{10} HC = 0,969 \times \log_{10} (FC)$$

siendo HC la circunferencia humeral predicha y FC la circunferencia femoral medida. Una vez obtenidos tanto HC como FC, se procede a utilizar la ecuación de cálculo de masa para taxa cuadrúpedos de Campione y Evans (2012).

Fiorillo (1998)

En base a fotografías obtenidas por medio de un microscopio electrónico de barrido, el autor propone el análisis de estructuras de microdesgaste como medio para analizar movimientos en la alimentación. Divide a las marcas de microdesgaste en rayones (“*scratches*”) con orientación preferencial -que indican la dirección de movimiento del cráneo- y sin orientación preferencial -resultado de fuerzas compresivas-.

Whitlock (2011)

Con base en lo propuesto por Fiorillo (1998), Whitlock (2011) propone una expansión del desarrollo de la metodología de análisis de los patrones de microdesgaste sumando, a los rayones (“*scratches*”), dos nuevas categorías: hoyos (“*pits*”) y mellas (“*gouges*”). Los primeros son marcas de contorno definido, circular y de pequeño tamaño (aunque profundos), generados por la interacción de la pieza dental con sedimentos o estructuras de pequeño tamaño. Los segundos son marcas de contorno irregular y de gran tamaño, generados por la interacción de la pieza dental con estructuras de gran tamaño (ej., semillas). En función de la densidad y proporciones de las marcas observadas en la faceta de desgaste y de la orientación preferencial de los rayones se pueden inferir tanto el estrato herbáceo preferencial de alimentación de un taxón como su grado de selectividad.

Otras métricas paleoautoecológicas propuestas en este estudio (que son utilizadas en la Tesis) son el índice premaxilo-maxilar (PMI, por sus siglas en inglés “*Premaxilla-maxillary index*”) y el índice de arcada superior (uAI, por sus siglas en inglés “*upper arcade index*”). Para estimar el PMI, se debe orientar al cráneo de manera tal que la mayor longitud del mismo se ubique en el plano de medición; una vez orientado, se traza una línea (a) perpendicular al plano sagital medio y tangente al punto más rostral del cráneo; posteriormente, se traza una segunda (b) línea que sea paralela al plano sagital y tangente a la poción más ancha del hocico; se traza una tercera línea (c) -originada en la intersección entre el plano sagital y la primera línea- orientada a 26° del eje longitudinal del cráneo, conectando las líneas (a) y (b) y se calcula el área de la porción del cráneo ubicada dentro del triángulo (a) (b) (c). Por su parte, para la estimación del índice uAI se calcular la razón entre el ancho de la arcada (A_w ; en una única hemimandíbula superior) y la profundidad de dicha arcada (A_d ; es decir, la ubicación del diente más caudal).

$$uAI = A_w / A_d$$

Estas dos métricas permiten analizar la morfología del hocico, estando los hocicos rectangulares correlacionados con hábitos generalistas y los hocicos redondeados con hábitos selectivos.

Kay et al. (2012) y Vizcaíno et al. (2016)

Para el estudio de la paleosinecología se utilizaron indicadores que, si bien no son propuestos por estos autores en estos estudios, sí son estandarizados como metodologías específicas para el

análisis paleosinecológico. Dado que las faunas estudiadas en esta tesis están principalmente compuestas por taxa Dinosauria, no se han utilizado todos los índices propuestos por estos autores. De entre ellos, se utilizaron (de manera adaptada) el índice de riqueza específica y el coeficiente depredador/presa. Se define al índice de riqueza específica (“*species richness*”) como el número de especies en una comunidad. El segundo índice aplicado en la Tesis, el coeficiente depredador/presa, expresa la proporción de consumidores secundarios respecto al total de consumidores primarios en una comunidad.

CAPÍTULO II: Osteología craneana de *Bajadasaurus pronuspinax*

II-1. Figuras

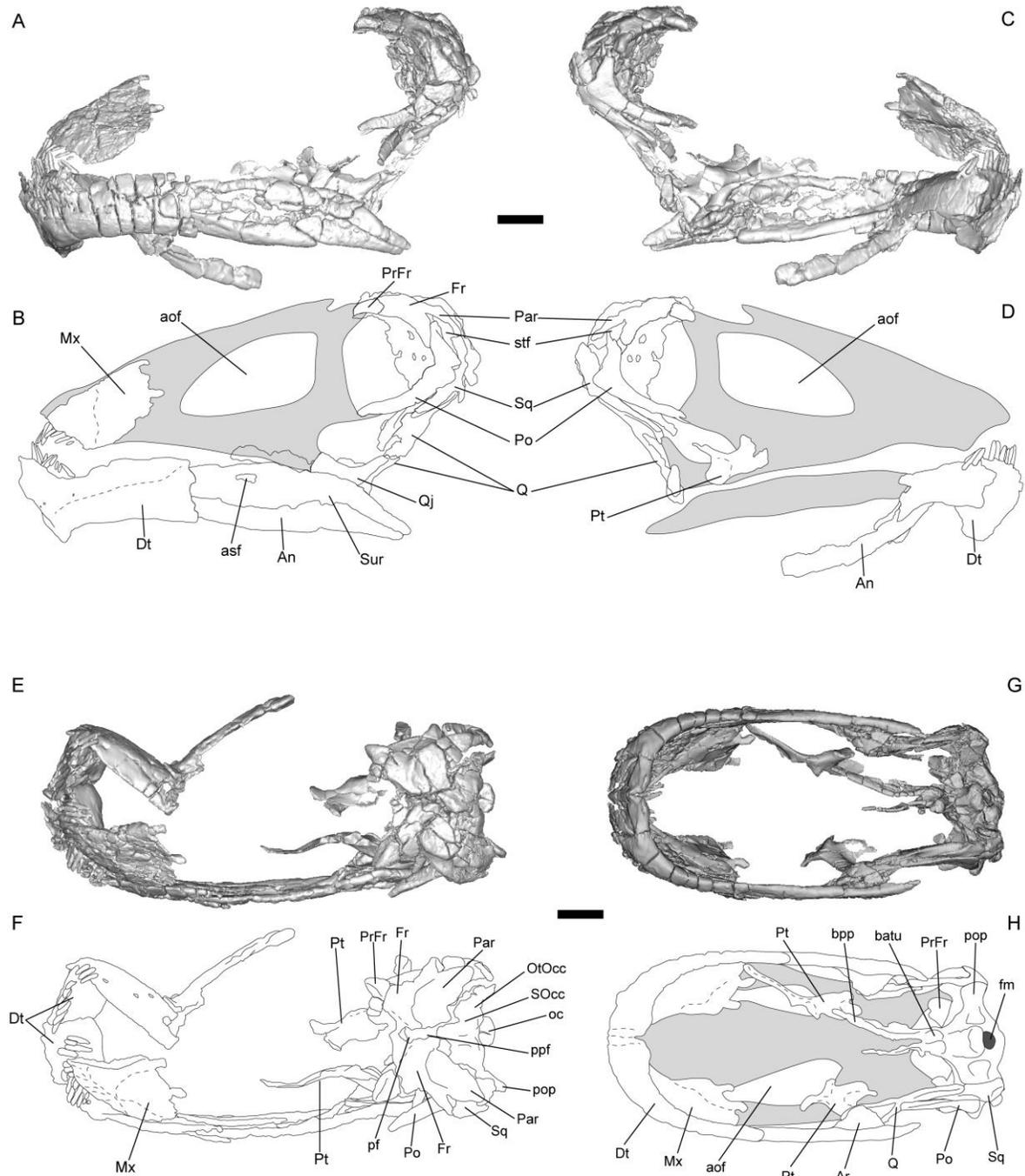


Figura 2-1. Cráneo preservado de *Bajadasaurus pronuspinax* articulado digitalmente. A-B, vista lateral izquierda; C-D, vista lateral derecha; E-F, vista dorsal, G-H, vista ventral (con quijas)

reflejadas). aof, fenestra anterorbitaria; An, angular; asf, foramen surangular anterior; batu, tuberosidad basal; bpp, proceso basipterigoideo del basisfenoides; Dt, dentario; Fr, frontal; Mx, maxilar; oc, cóndilo occipital; OtOcc, otooccipital; Par, parietal; pf, fenestra parietal; Po, postorbital; pop, proceso paroccipital; ppf, fenestra postparietal; PrFr, prefrontal; Pt, pterigoides; Q, cuadrado; QJ, cuadradoyugal; SOcc, supraoccipital; Sq, escamoso; stf, fenestra supratemporal; Sur, surangular. Escala = 5 cm.

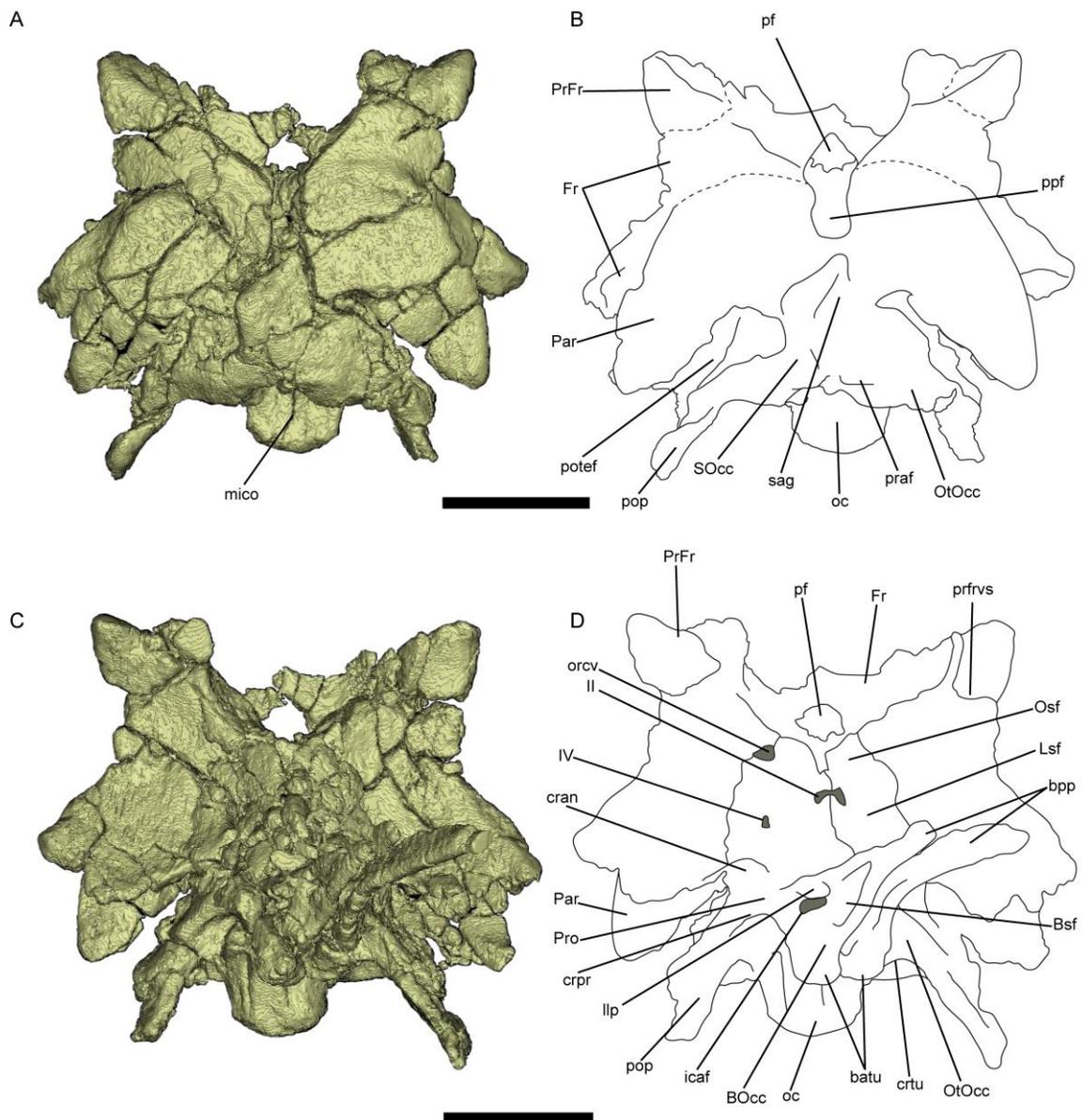
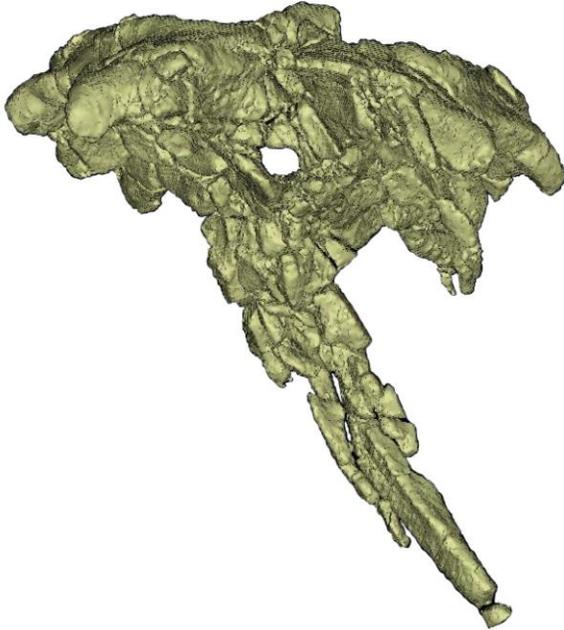


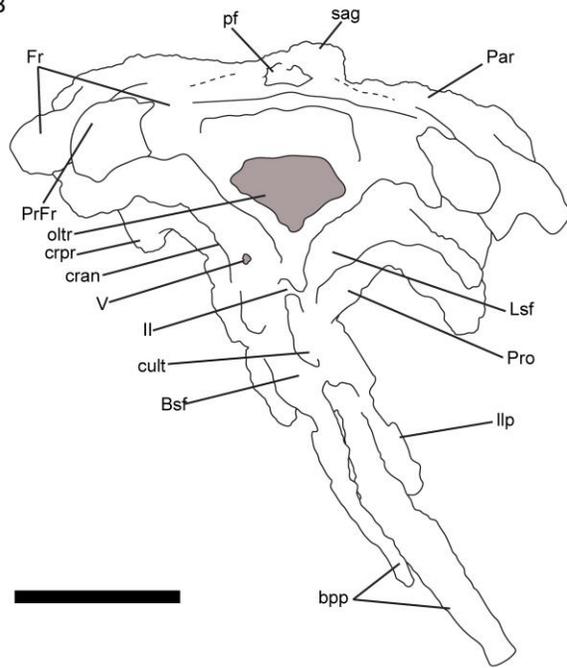
Figura 2-2. Caja craneana en vistas dorsal y ventral. A-B, vista dorsal; C-D, vista ventral. batu, tuberosidad basal; BOcc, basioccipital; bpp, proceso basipterigoideo; Bsf, basisfenoides; cran, crista antótica; crpr, crista proótica; crtu, crista tuberalis; Fr, frontal; icaf, foramen para la arteria carótida interna; llp, proceso foliforme (*leaf-like process*) del proótico; Lsf, laterosfenoides; mico, concavidad

de la línea media; oc, cóndilo occipital; Osf, orbitosfenoides; OtOcc, otooccipital; Par, parietal; pf, fenestra parietal; pop, proceso paroccipital; potef, fenestra post-temporal; ppf, fenestra postparietal; praf, faceta proatlantal; PrFr, prefrontal; prfrvs, excrecencia ventral del prefrontal; Pro, proótico; sag, cresta sagital; SOcc, supraoccipital; Nervios craneanos II, IV. Escala = 5 cm.

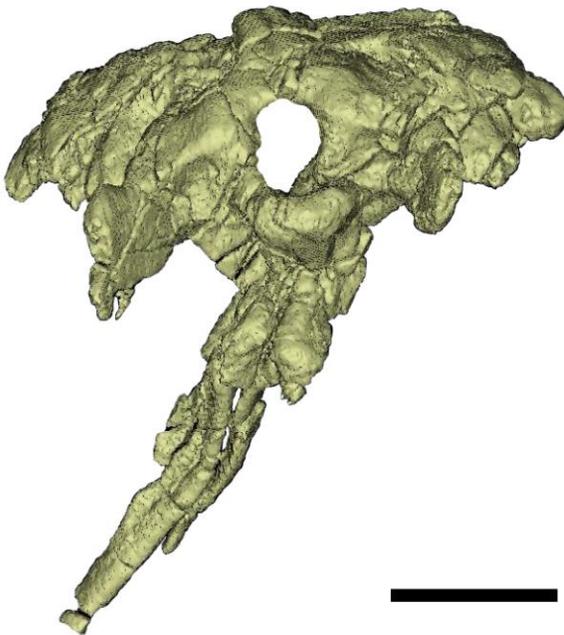
A



B



C



D

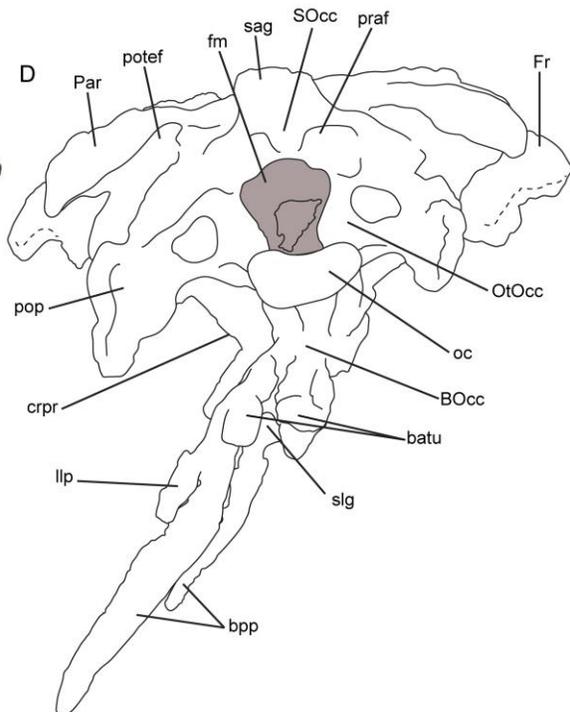


Figura 2-3. Caja craneana en vistas rostral y caudal. A-B, vista rostral; C-D, vista caudal. batu, tuberosidad basal; BOcc, basioccipital; bpp, proceso basipterigoideo; Bsf, basisfenoides; cran, crista antótica; crpr, crista proótica; cult, proceso cultriforme; fm, foramen mangum; Fr, frontal; llp, proceso foliforme (*leaf-like process*) del proótico; Lsf, laterosfenoides; oc, cóndilo occipital; oltr, abertura del tracto olfatorio; orcv, vena orbitocerebral; Osf, orbitosfenoides; OtOcc, otooccipital; Par, parietal; pf, fenestra parietal; pop, proceso paroccipital; potef, fenestra post-temporal; praf, faceta proatlantal; PrFr, prefrontal; Pro, proótico; sag, cresta sagital; slg, surco en forma de ranura (*slot-like groove*); SOcc, supraoccipital; Nervios craneanos II, V. Escala = 5 cm.

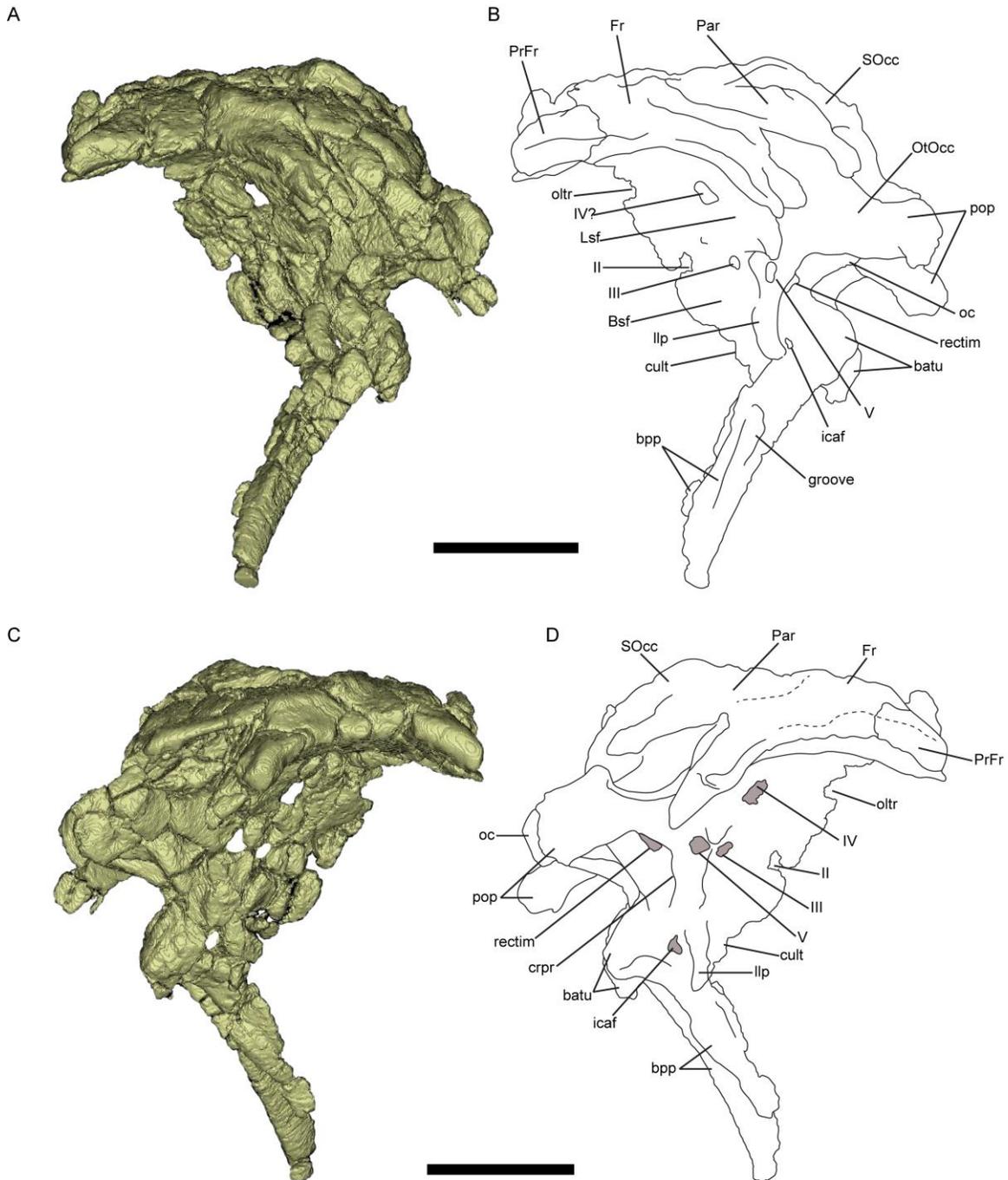


Figura. 2-4. Caja craneana en vistas laterales. A-B, vista lateral izquierda; C-D, vista lateral derecha. batu, tuberosidad basal; bpp, proceso basipterigoideo; crpr, crista proótica; cult, proceso cultriforme; Fr, frontal; groove, surco lateral del proceso basipterigoideo; icaf, foramen para la arteria carótida interna; llp, proceso foliforme (*leaf-like process*) del proótico; Lsf, laterosfenoides; oc, cóndilo occipital; oltr, foramen para el tracto olfatorio; OtOcc, otooccipital; Par, parietal; pop, proceso

paroccipital; PrFr, prefrontal; rectim, receso timánico; SOcc, supraoccipital; Nervios craneanos II, III, IV, V. Escala = 5 cm.

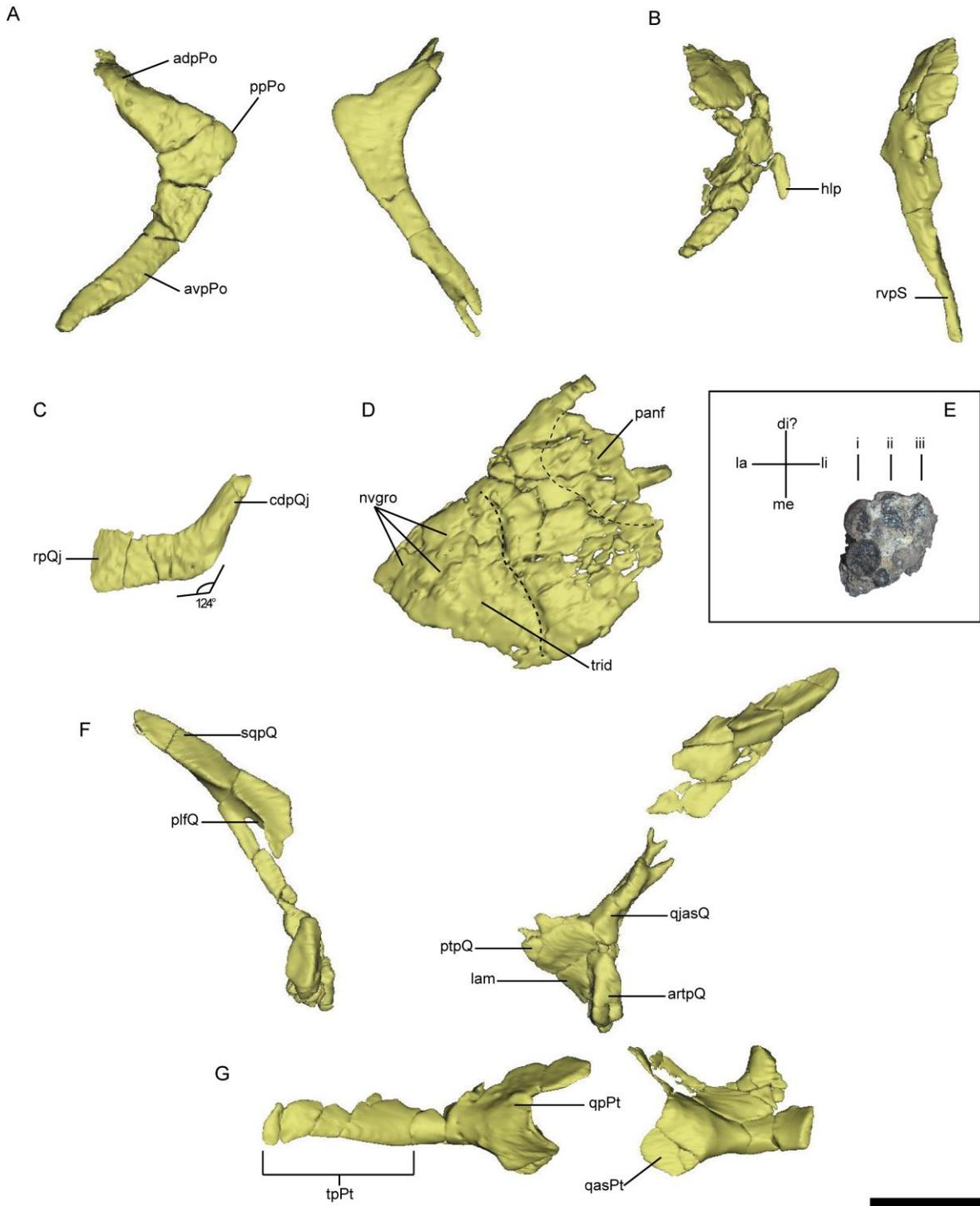


Figura 2-5. Dermatocráneo y elementos palatales. A, postorbitales; B, escamosos; C, cuadradoyugal; D, maxilar; E, fragmento de premaxilar; F, cuadrados; G, pterigoides. adpPo, proceso

anterodorsal del postorbital; artpQ, proceso articular del cuadrado; avpPo, proceso “anteroventral” del postorbital; cdpQj, proceso caudodorsal del cuadradoyugal; hlp, proceso ganchoso (*hook-like process*) del escamoso; lam, lámina conectando los procesos articular y pterigoideo del cuadrado; nvgr, surco neurovascular; panf, fosa preanterorbitaria; plfQ, fosa “posterolateral” del cuadrado; ppPo, proceso “posterior” del postorbital; ptpQ, proceso pterigoideo del cuadrado; qasPt, superficie de articulación para el cuadrado en el pterigoides; qjasQ, superficie de articulación para el cuadradoyugal en el cuadrado; qpPt, proceso cuadrado del pterigoides; rpQj, proyección rostral del cuadradoyugal; rvpSq, proceso rostroventral del escamoso; sqpQ, proceso escamoso del cuadrado; tpPt, proceso transverso (= ectopterigoideo) del pterigoides; trid, depresión triangular del maxilar. Orientaciones en E: dl?, ¿distal?; la, lateral; li, lingual; me?, ¿medial?. Orden de los dientes de reemplazo en E: I-III, primer-tercer diente de reemplazo. Escala = 2 cm.

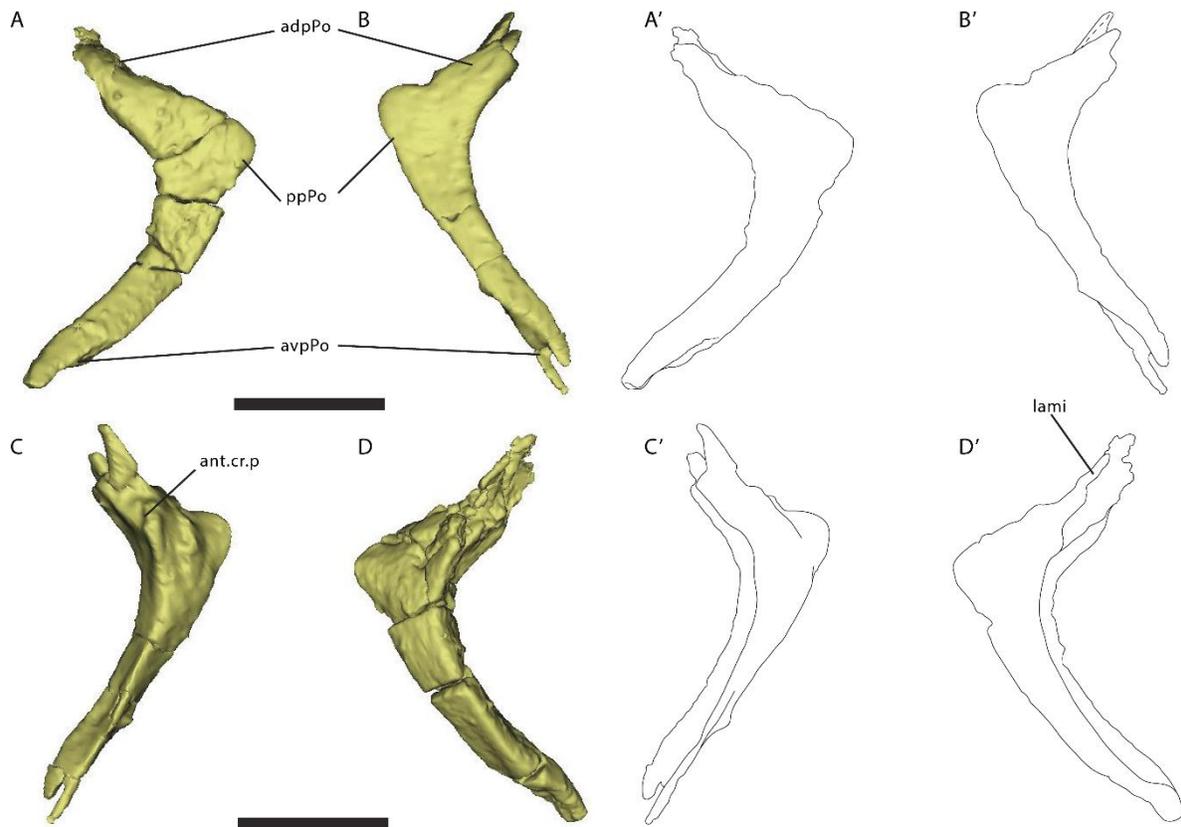


Figura 2-6. Postorbitales. A, A', postorbital izquierdo en vista lateral; B, B', postorbital derecho en vista lateral; C, C', postorbital derecho en vista medial; D, D', postorbital izquierdo en vista medial. adpPo, proceso anterodorsal del postorbital; ant.cr.p, proceso contactando la crista antotica; avpPo, proceso anteroventral del postorbital; lami, Proción laminar del proceso anterodorsal del postorbital; ppPo, proceso posterior del postorbital. Escala = 2 cm.

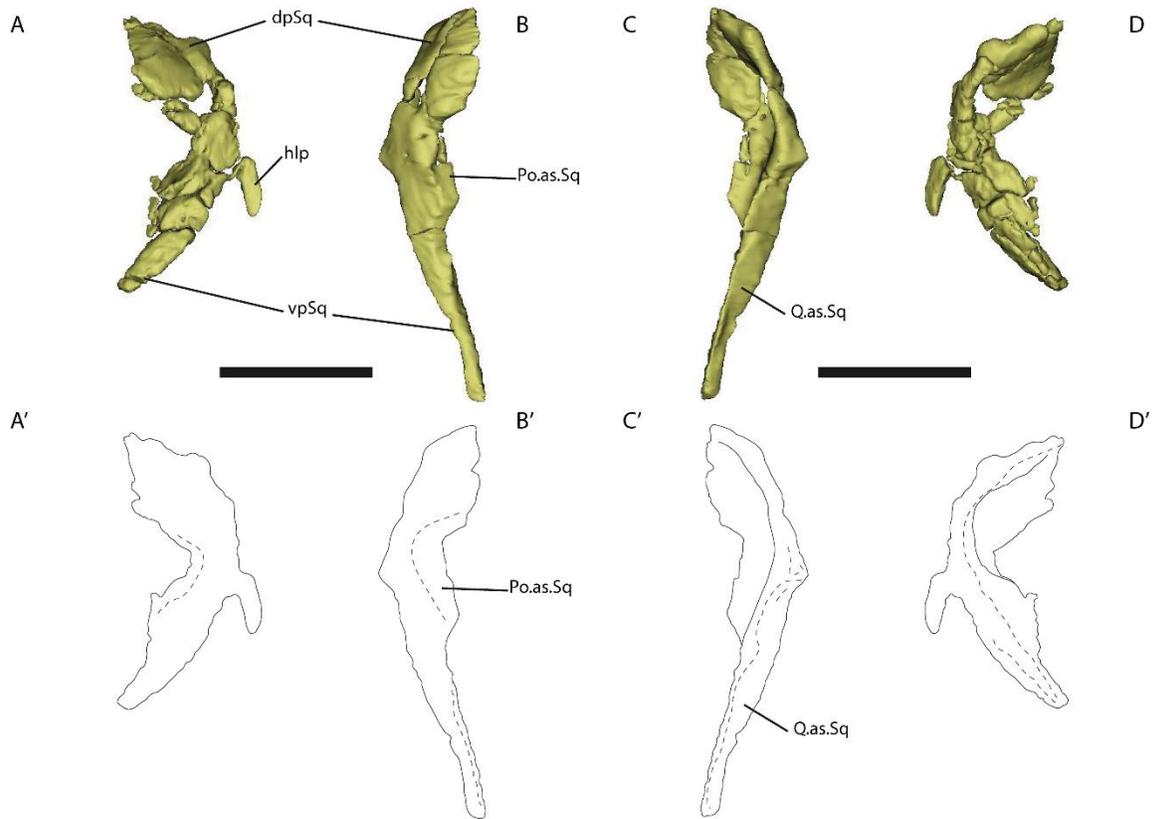


Figura 2-7. Escamoso. A, A', escamoso izquierdo en vista lateral; B, B', escamoso derecho en vista lateral; C, C', escamoso derecho en vista medial; D, D', escamoso izquierdo en vista medial. dpSq, proceso dorsal del escamoso; hlp, proceso ganchoso (*hook-like process*) del escamoso; Po.as.Sq, superficie de articulación con el postorbital del escamoso; Q.as.Sq, superficie de articulación con el cuadrado del escamoso; vpSq, proceso ventral del escamoso. Escala = 2 cm.

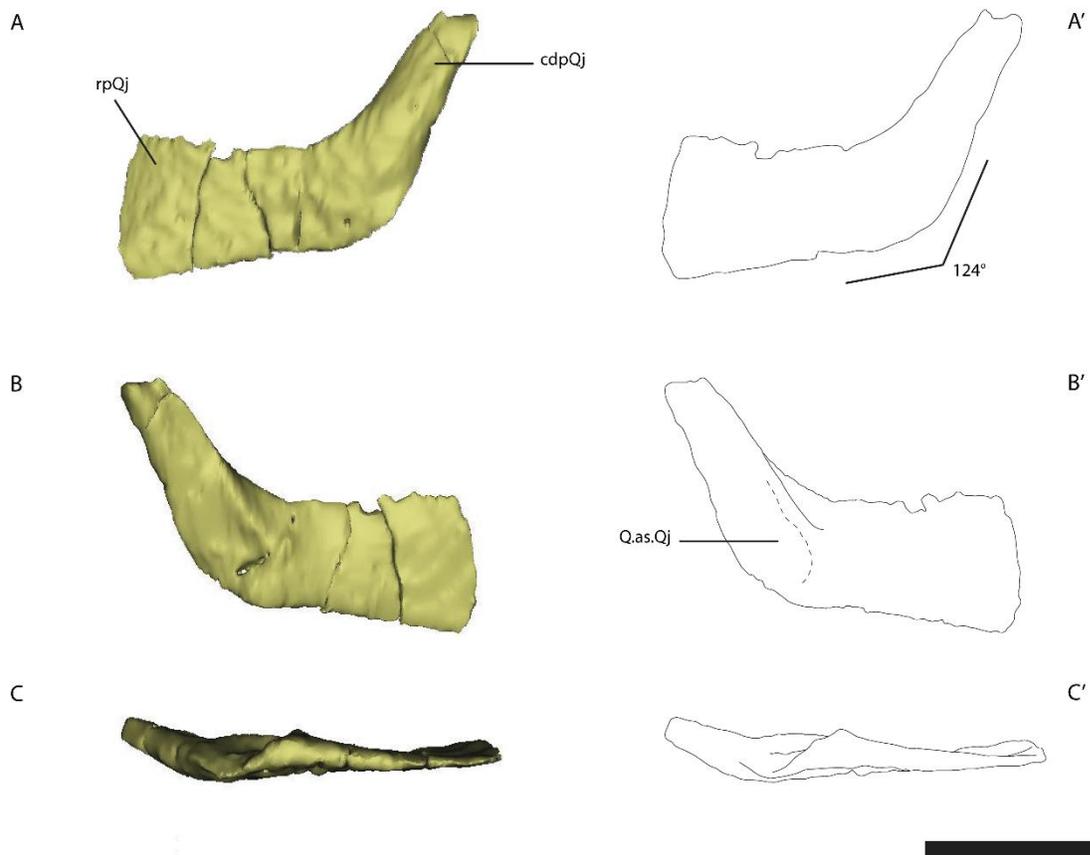


Figura 2-8. Cuadradoyugal izquierdo. A, A', vista lateral; B, B', vista medial; C, C', vista ventral. cdpQj, proceso caudodorsal del cuadradoyugal; Q.as.Qj, superficie de articulación para el cuadrado del cuadradoyugal; rpQj, proceso rostral del cuadradoyugal. Escala = 2 cm.

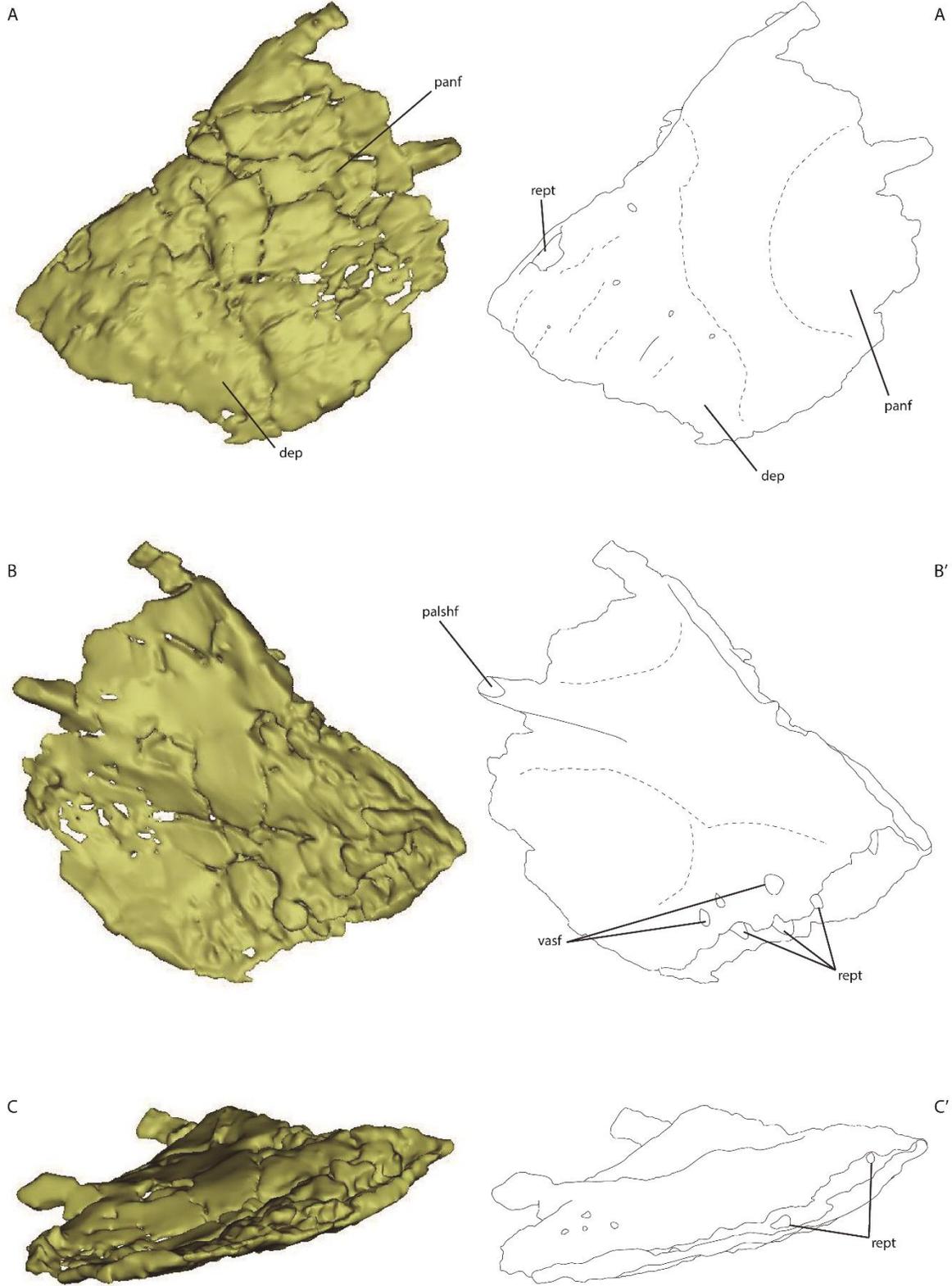


Figura 2-9. Maxilar izquierdo. A, A', vista lateral; B, B', vista medial; C, C', vista ventral. Dep, depresión; palshf, repisa palatal; panf, fosa preanterorbitaria; rept, dientes de reemplazo; vasf, foramen vascular. Escala = 5 cm.

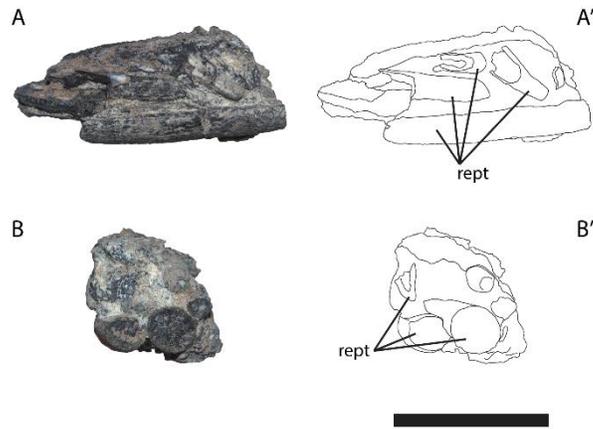


Figura 2-10. Fragmento de premaxilar. A, A', vista de costado; B, B', vista ventral. rept, dientes de reemplazo. Escala = 2 cm.

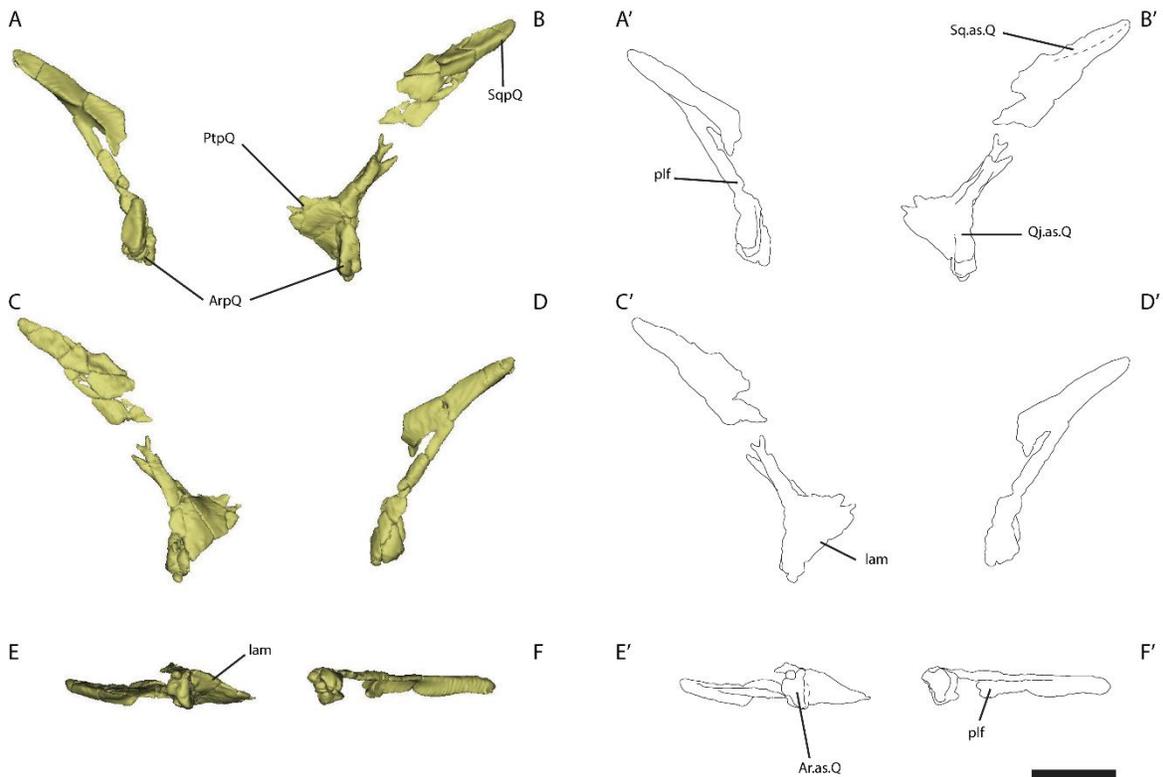


Figura 2-11. Cuadrado. A, A', cuadrado derecho en vista lateral; B, B', cuadrado izquierdo en vista lateral; C, C', cuadrado izquierdo en vista medial; D, D', cuadrado derecho en vista medial; E, E',

cuadrado izquierdo en vista ventral; F, F', cuadrado derecho en vista ventral. Ar.as.Q, superficie de articulación para el articular del cuadrado; ArpQ, proceso articular del cuadrado; lam, lamina de hueso conectando los procesos articular pterigoideo del cuadrado; plf, fosa posterolateral; PtpQ, proceso pterigoideo del cuadrado; Qj.as.Q, superficie de articulación para el cuadradoyugal del cuadrado; Sq.as.Q, superficie de articulación para el escamoso del cuadrado; SqpQ, proceso escamoso del cuadrado. Escala = 2 cm.

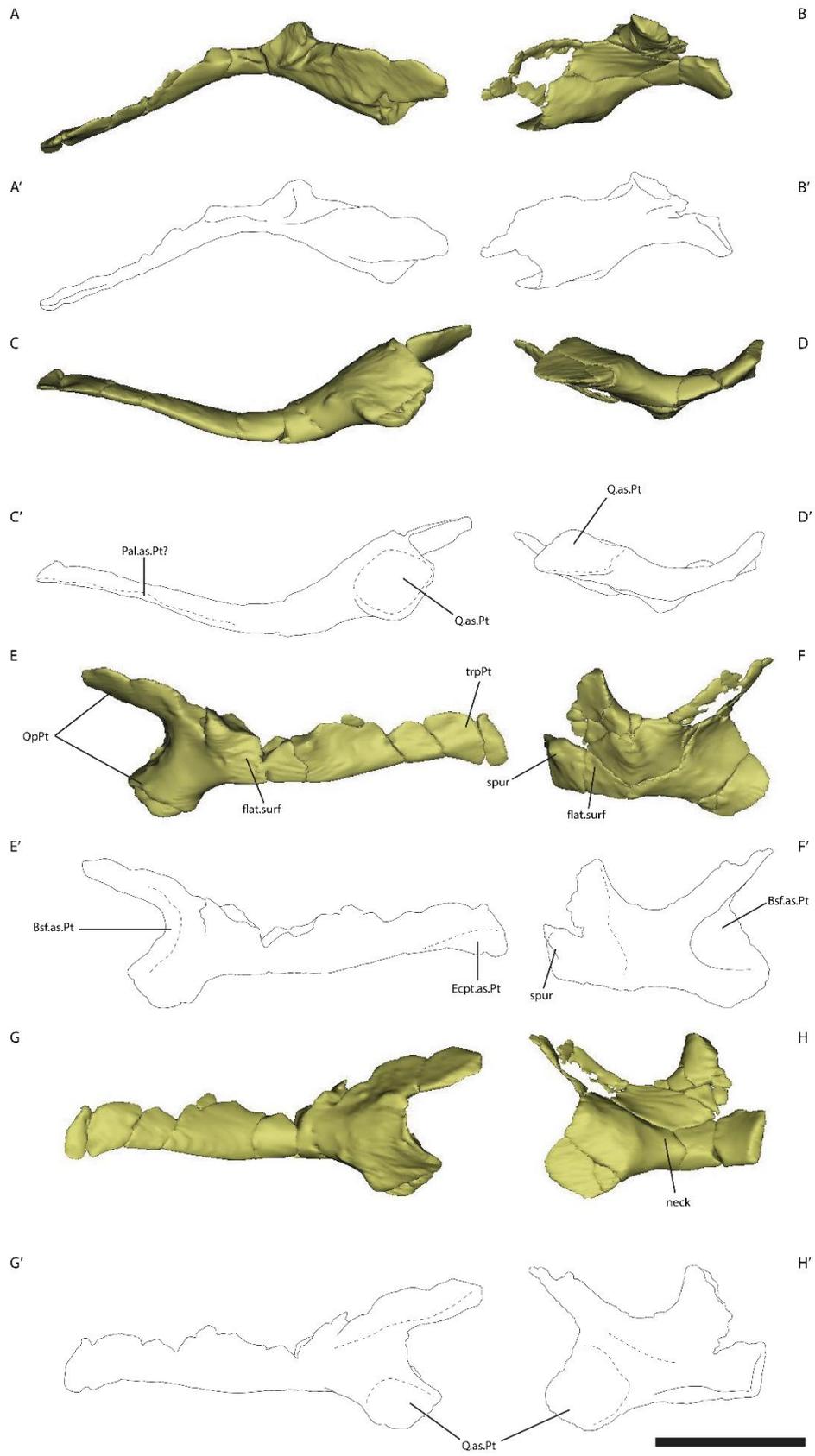


Figura 2-12. Pterigoides. A, A', pterigoides izquierdo en vista dorsal; B, B', pterigoides derecho en vista dorsal; C, C', pterigoides izquierdo en vista ventral; D, D', pterigoides derecho en vista ventral; E, E', pterigoides izquierdo en vista medial; F, F', pterigoides derecho en vista medial; G, G', pterigoides izquierdo en vista lateral; H, H', pterigoides derecho en vista lateral. Bsf.as.Pt, superficie de articulación para el parabasisfenoides del pterigoides; Ecpt.as.Pt, superficie de articulación para el ectopterigoides del pterigoides; flat.surf, superficie de anclaje medial achatada para el músculo *pterygoideous ventralis*; neck, cuello del proceso cuadrado del pterigoides; Pal.as.Pt, superficie de articulación para el palatino del pterigoides; Q.as.Pt, superficie de articulación para el cuadrado del pterigoides; QpPt, proceso cuadrado del pterigoides; spur, excrecencia medial; trpPt, proceso transversal del pterigoides. Escala = 2 cm.

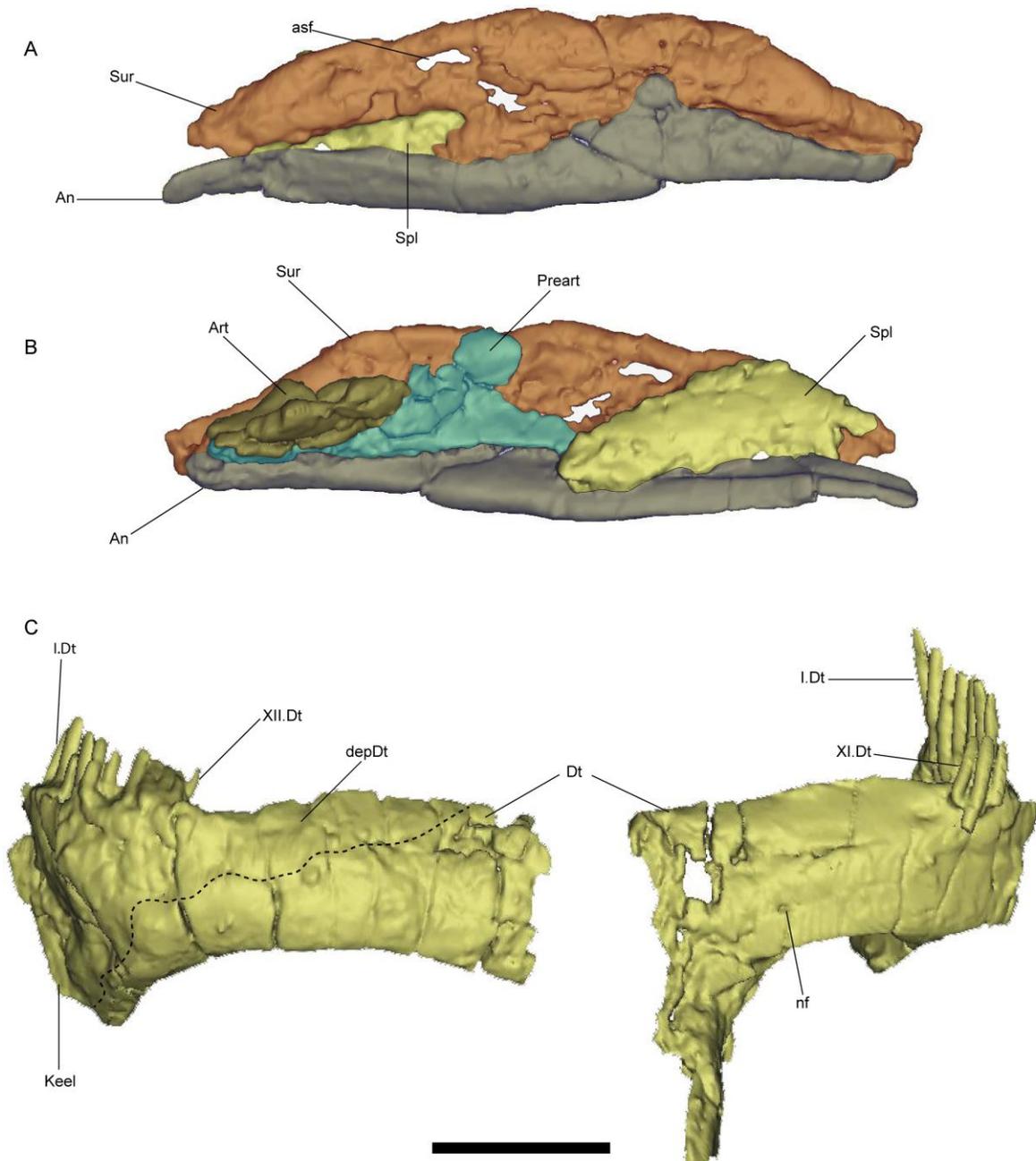


Figura 2-13. Elementos de la quijada inferior. A, postdentario en vista lateral; B, postdentario en vista medial; C, dentarios izquierdo y derecho en vista lateral. An, angular; Art, articular; asf, foramen surangular “anterior”; depDt, depresión del dentario; Dt, dentario; Keel, expansión rostral a modo de quilla del dentario; nf, foramen nutricional; Preart, prearticular; Spl, esplenial; Sur, surangular. Posición dental: I.Dt, primer diente del dentario; XI, undécimo diente del dentario; XII, duodécimo diente del dentario. Escala = 2 cm.

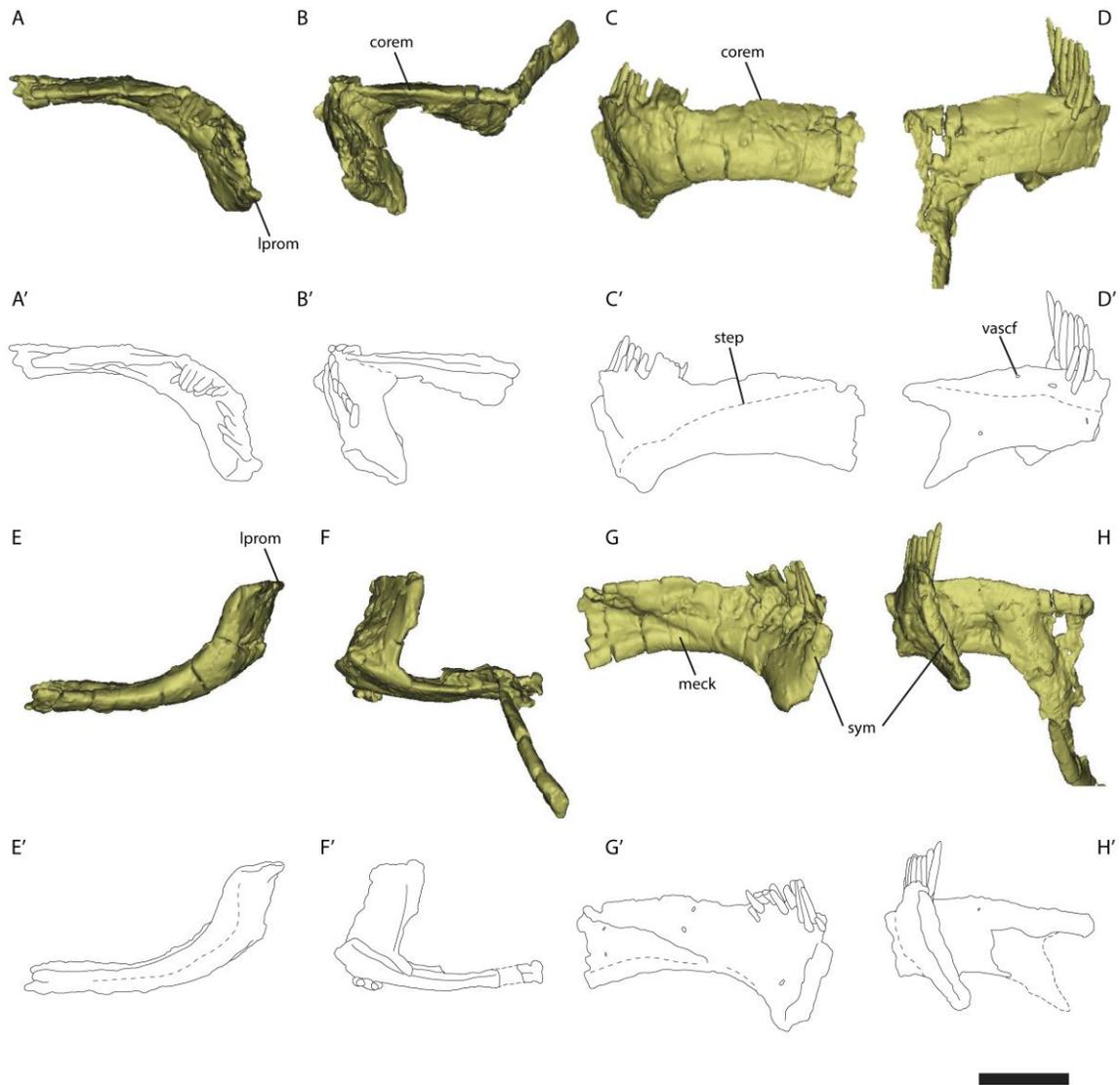


Figura 2-14. Dentario. A, A', dentario izquierdo en vista dorsal; B, B', dentario derecho en vista dorsal; C, C', dentario izquierdo en vista lateral; D, D', dentario derecho en vista lateral; E, E', dentario izquierdo en vista ventral; F, F', dentario derecho en vista ventral; G, G', dentario izquierdo en vista medial; H, H', dentario derecho en vista medial. corem, eminencia coronoidea; Iprom, prominencia labial; meck, canal meckeliano; step, superficie escalonada; sym, sínfisis mandibular; vascf, foramen vascular. Escala = 5 cm.

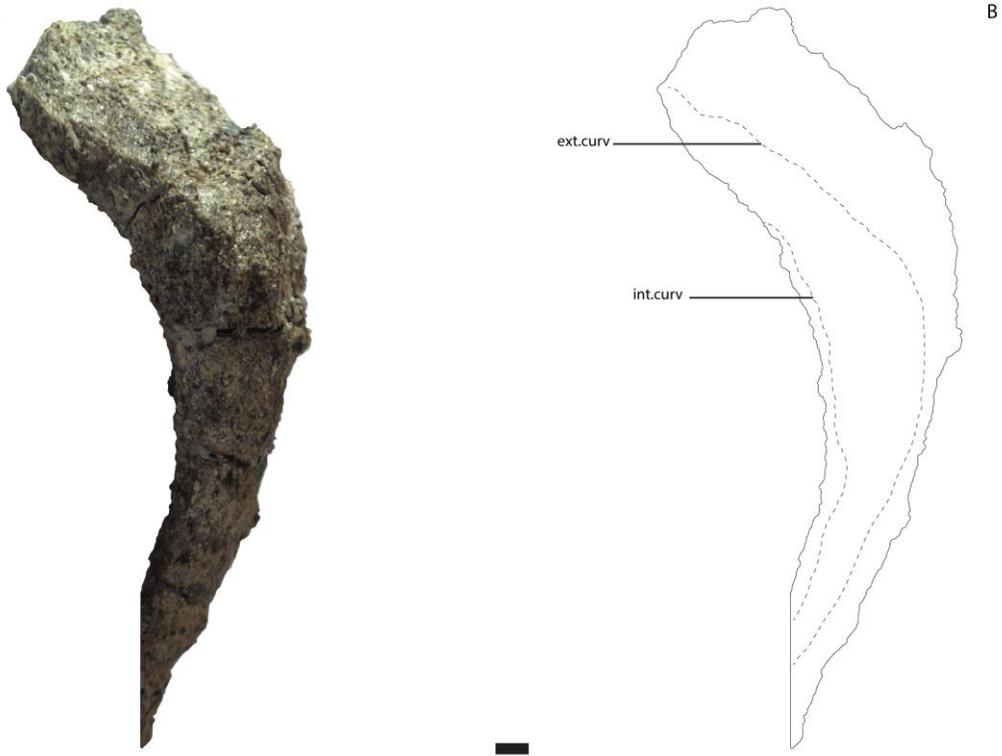


Figura 2-15. Curvatura del dentario. ext.curv, curvatura externa; int.curv; curvatura interna. Escala = 2 cm.

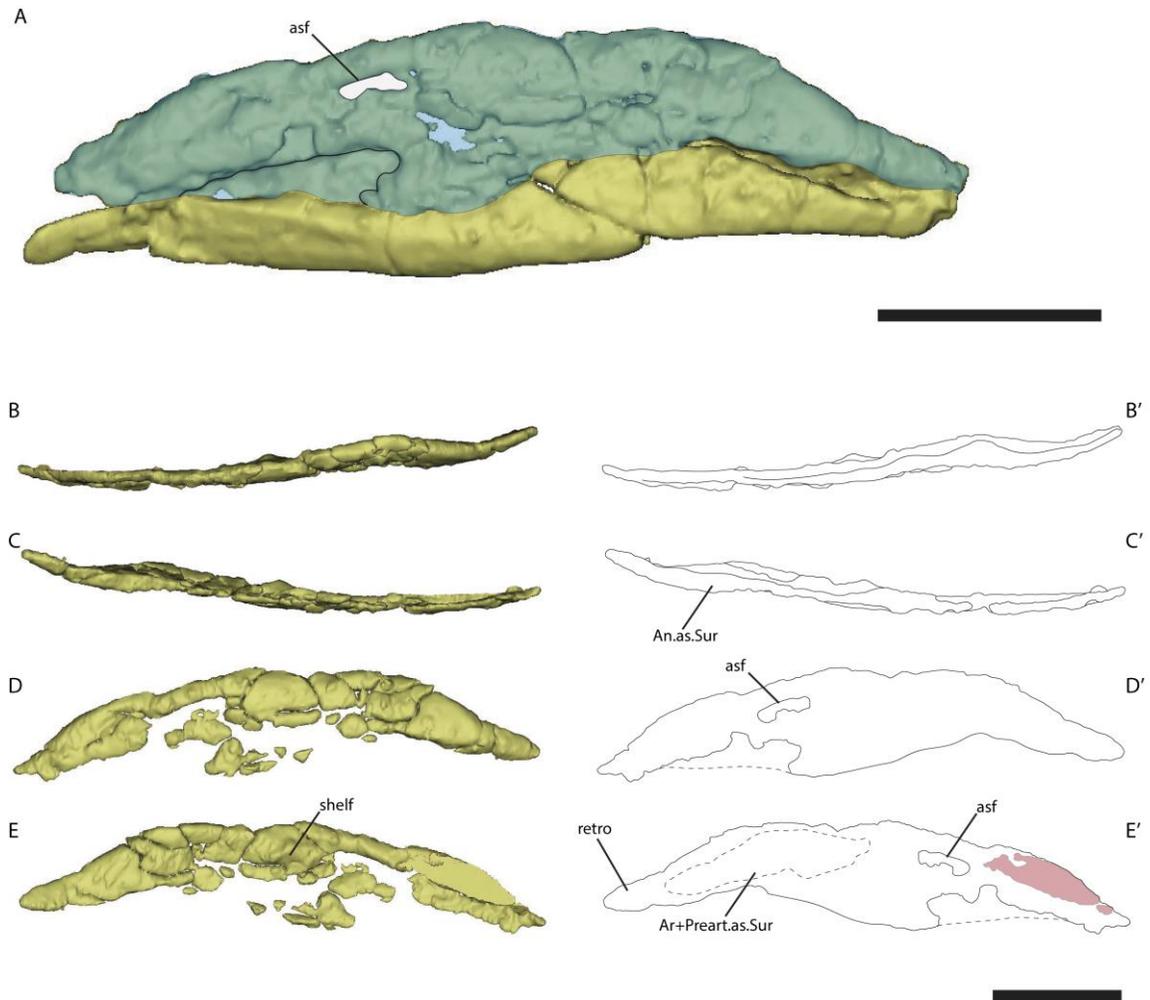


Figura 2-16. Surangular izquierdo. A, surangular (en celeste) articulando con otros elementos postdentarios en vista lateral; B, B', vista dorsal; C, C', vista ventral; D, D', vista lateral; E, E', vista medial. An.as.Sur, superficie de articulación para el angular del surangular; Ar+Preart.as.Sur, superficie de articulación para el articular y prearticular del surangular; asf, foramen surangular anterior; retro, proceso retroarticular; shelf, repisa medial dorsal a la fosa aductora mandibular. Escala = 5 cm.

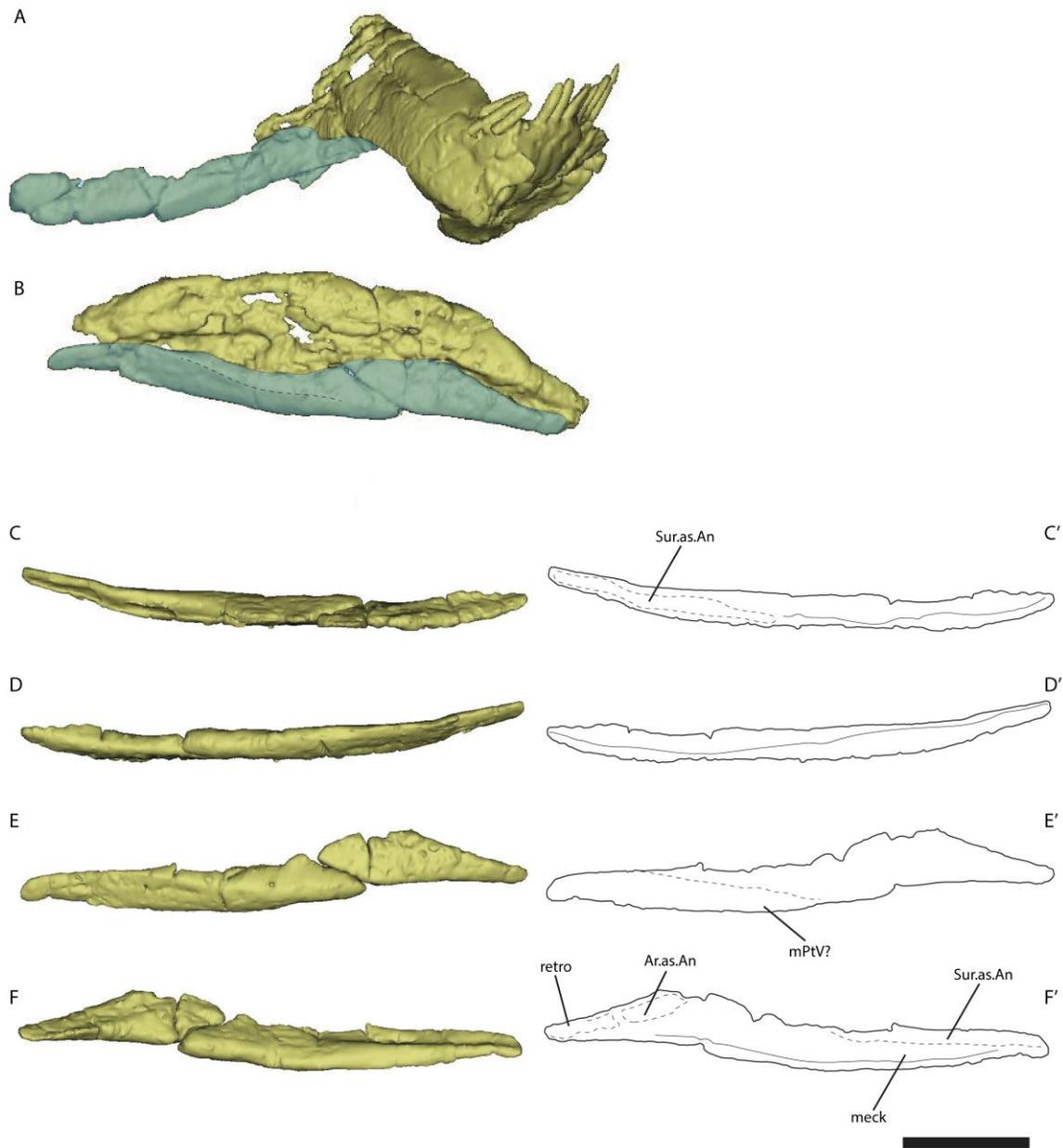


Figura 2-17. Angular. A, angular derecho (celeste) en articulación con el dentario derecho en vista lateral; B, angular izquierdo (celeste) en articulación con otros elementos postdentarios en vista lateral; C, C', angular izquierdo en vista dorsal; D, D', angular izquierdo en vista ventral; E, E', angular izquierdo en vista lateral; F, F', angular izquierdo en vista medial. Ar.as.An, superficie de articulación para el articular del angular; meck, canal meckeliano; mPtV?, superficie de anclaje para el músculo *Pterygoideous Ventralis*; retro proceso retroarticular; Sur.as.An, superficie de articulación para el surangular del angular. Escala = 5 cm.

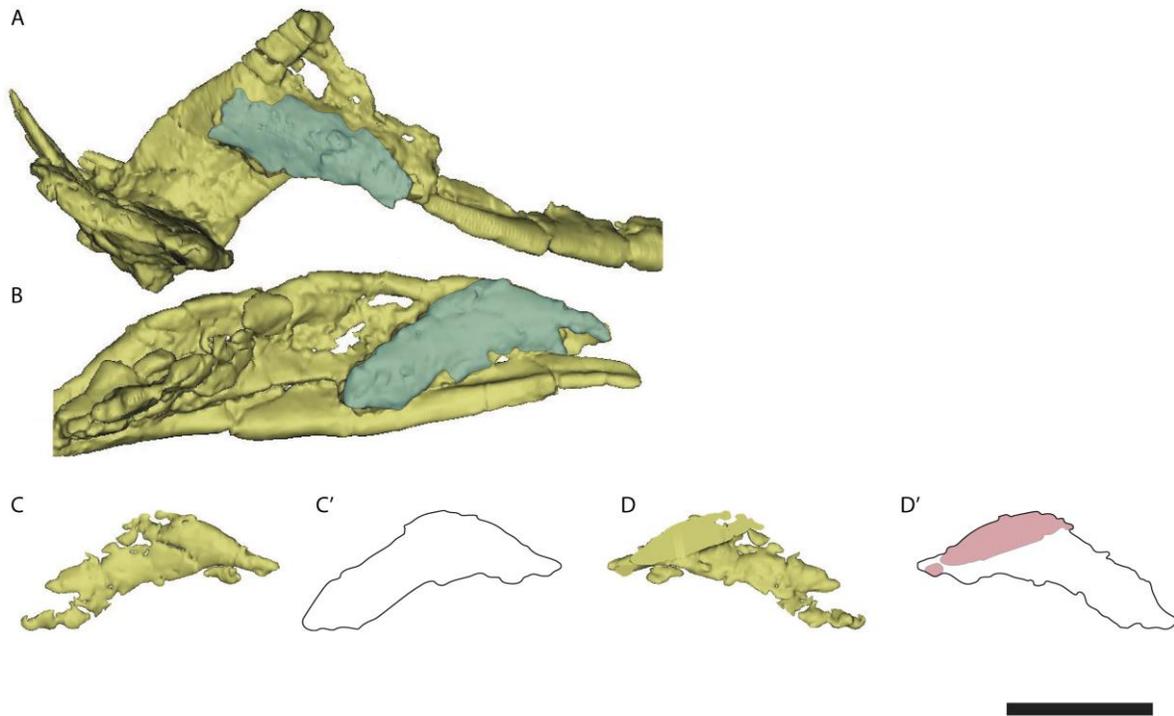


Figura 2-18. Esplenial. A, esplenial derecho (celestes) en articulación con el dentario y angular derechos en vista medial; B, esplenial izquierdo en articulación con otros elementos posdentarios en vista medial; C, C', esplenial izquierdo en vista medial; D, D', esplenial izquierdo en vista lateral. Escala = 5 cm.

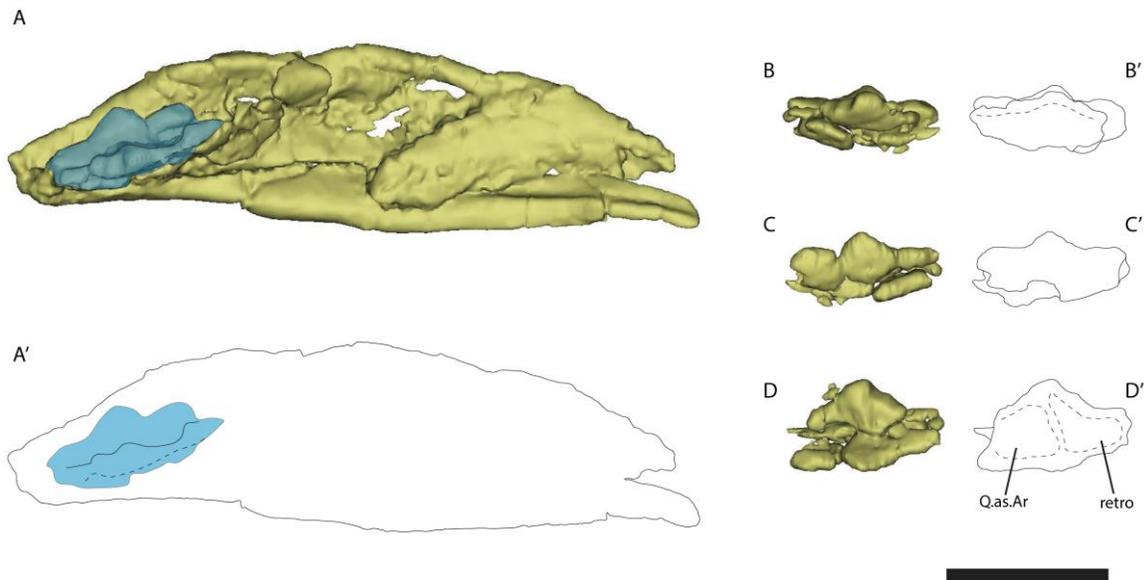


Figura 2-19. Articular izquierdo. A, A', articular en articulación con otros elementos postdentarios en vista medial; B, B', vista medial; C, C', vista lateral; D, D', vista dorsal. Q.as.Ar, superficie de articulación para el cuadrado del articular; retro, proceso retroarticular. Escala = 5 cm.

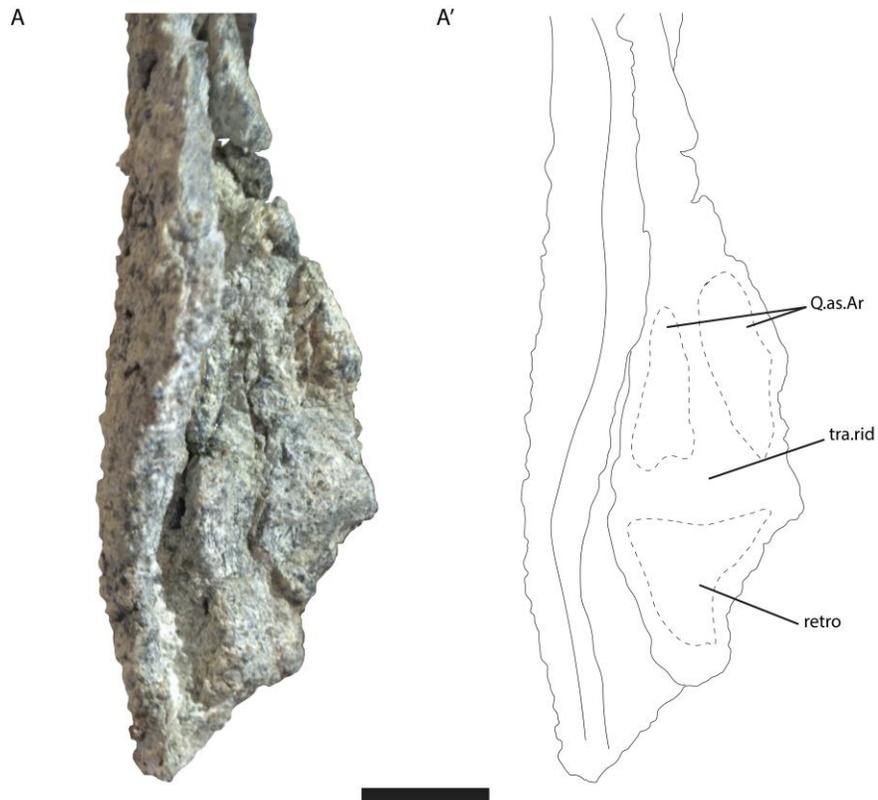


Figura 2-20. Detalle de la superficie de la articulación temporomandibular del articular. Q.as.Ar, superficie de articulación para el cuadrado del articular; retro, proceso retroarticular, con detalle en la superficie de anclaje para el músculo *Depressor Mandibulae*; tra.rid, cresta transversal. Escala = 2 cm.

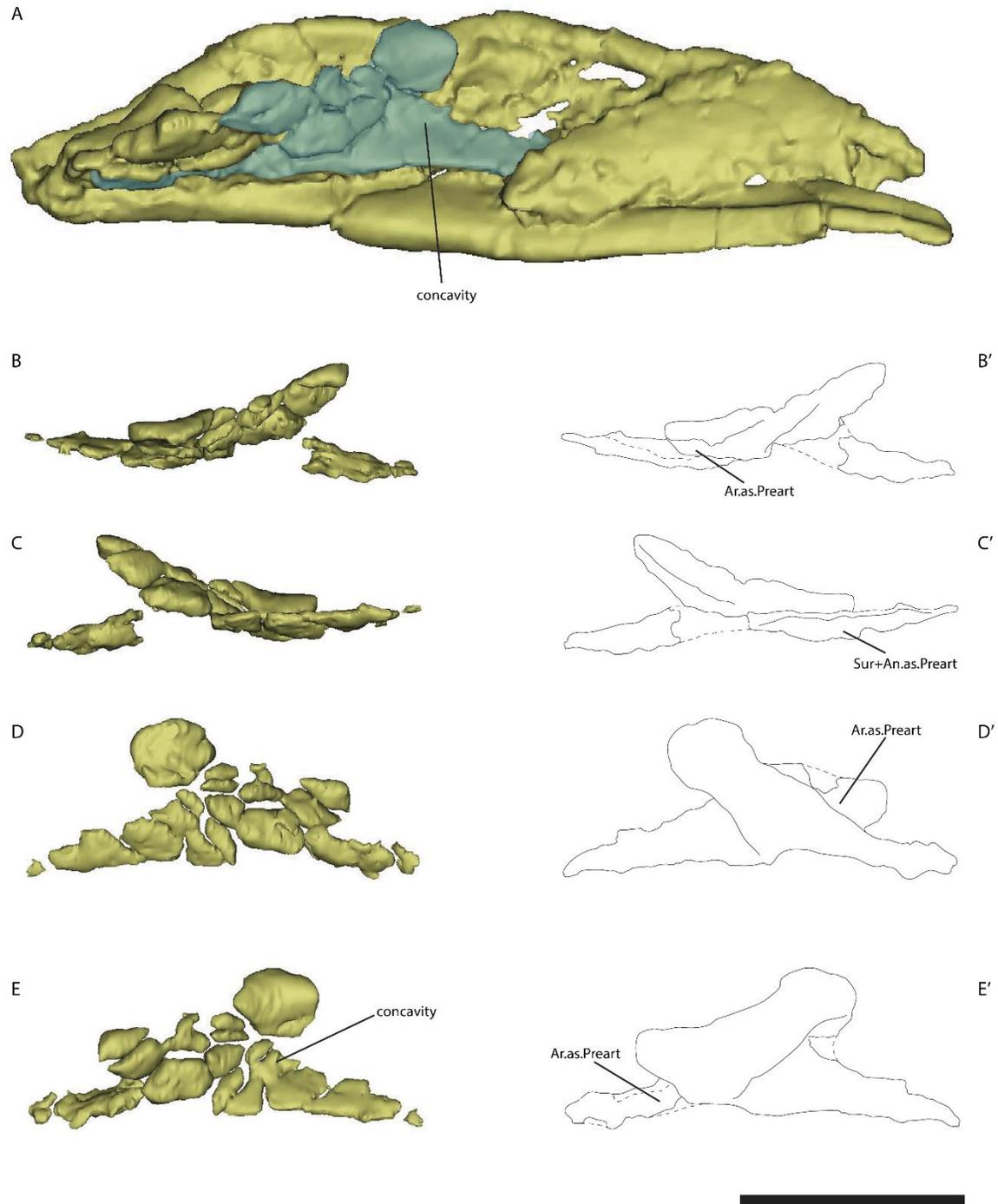


Figura 2-21. Prearticular izquierdo. A, en articulación con otros elementos postdentarios en vista medial; B, B', vista dorsal; C, C', vista ventral; D, D', vista lateral; E, E', vista medial. Ar.as.Preart, superficie de articulación para el articular del prearticular; concavity, concavidad de la porción rostral; Sur+An.as.Preart, superficie de articulación para el surangular y angular del prearticular. Escala = 5 cm.

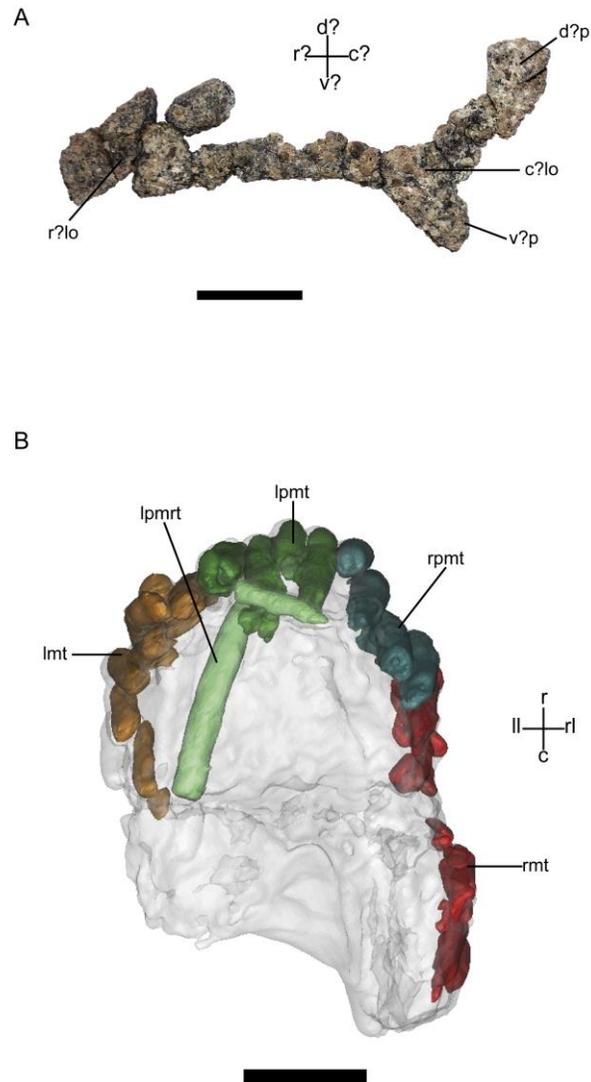


Figura 2-22. Otros elementos craneanos. A, elemento indeterminado en vista ¿lateral?; B, serie dental aislada (SDA) en vista dorsal. c?lo, lóbulo ¿caudal?; d?p, proceso ¿dorsal?; lmt, diente maxilar izquierdo; lpmrt, diente de reemplazo del premaxilar izquierdo; lpmt, diente premaxilar izquierdo; rmt, diente maxilar derecho; rpmt, diente premaxilar derecho; r?lo, lóbulo ¿rostral?; v?p, proceso ¿ventral?. Orientaciones en A: c?, ¿caudal?; d?, ¿dorsal?; r, ¿rostral?; v?, ¿ventral?. Orientaciones en B: c, caudal; ll, lateral izquierdo; r, rostral; rl, lateral derecho. Escala = 2 cm.

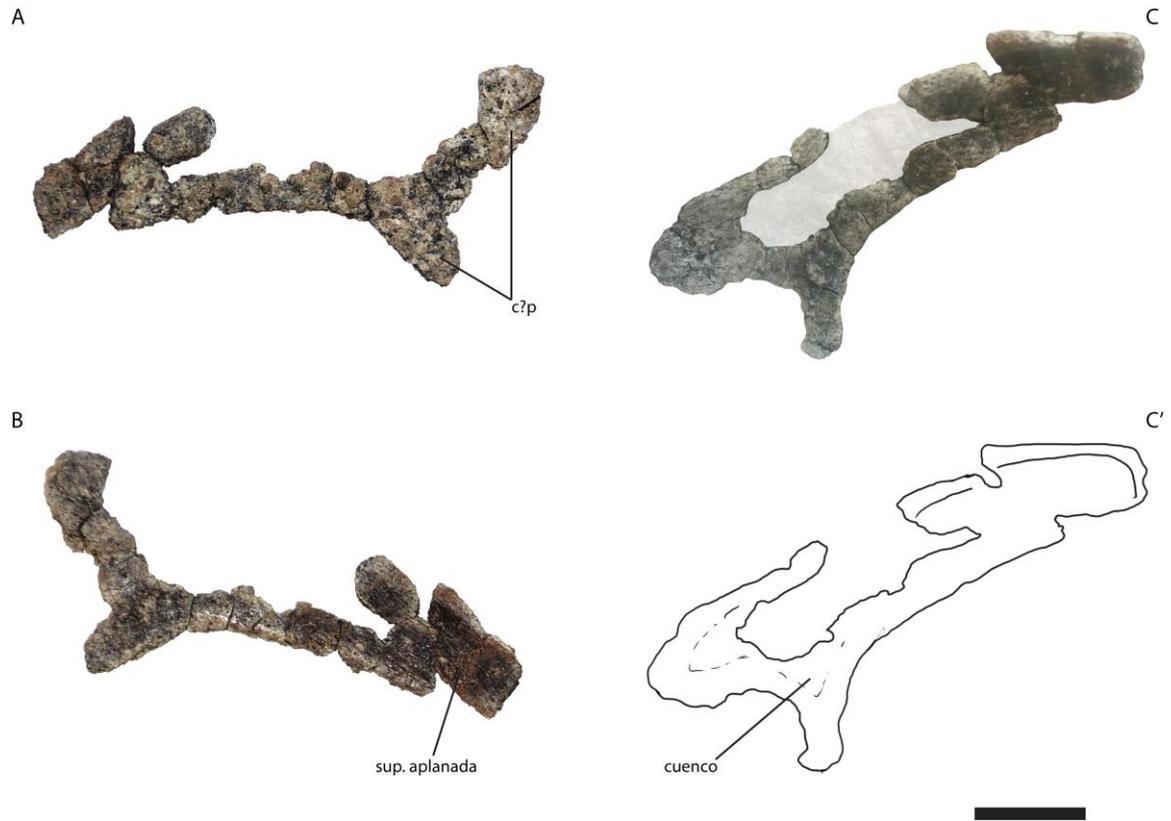


Figura 2-23. Elemento indeterminado. A, vista ¿lateral?; B, vista ¿medial?; C, C', vista ¿medial? en detalle. Escala = 2 cm.

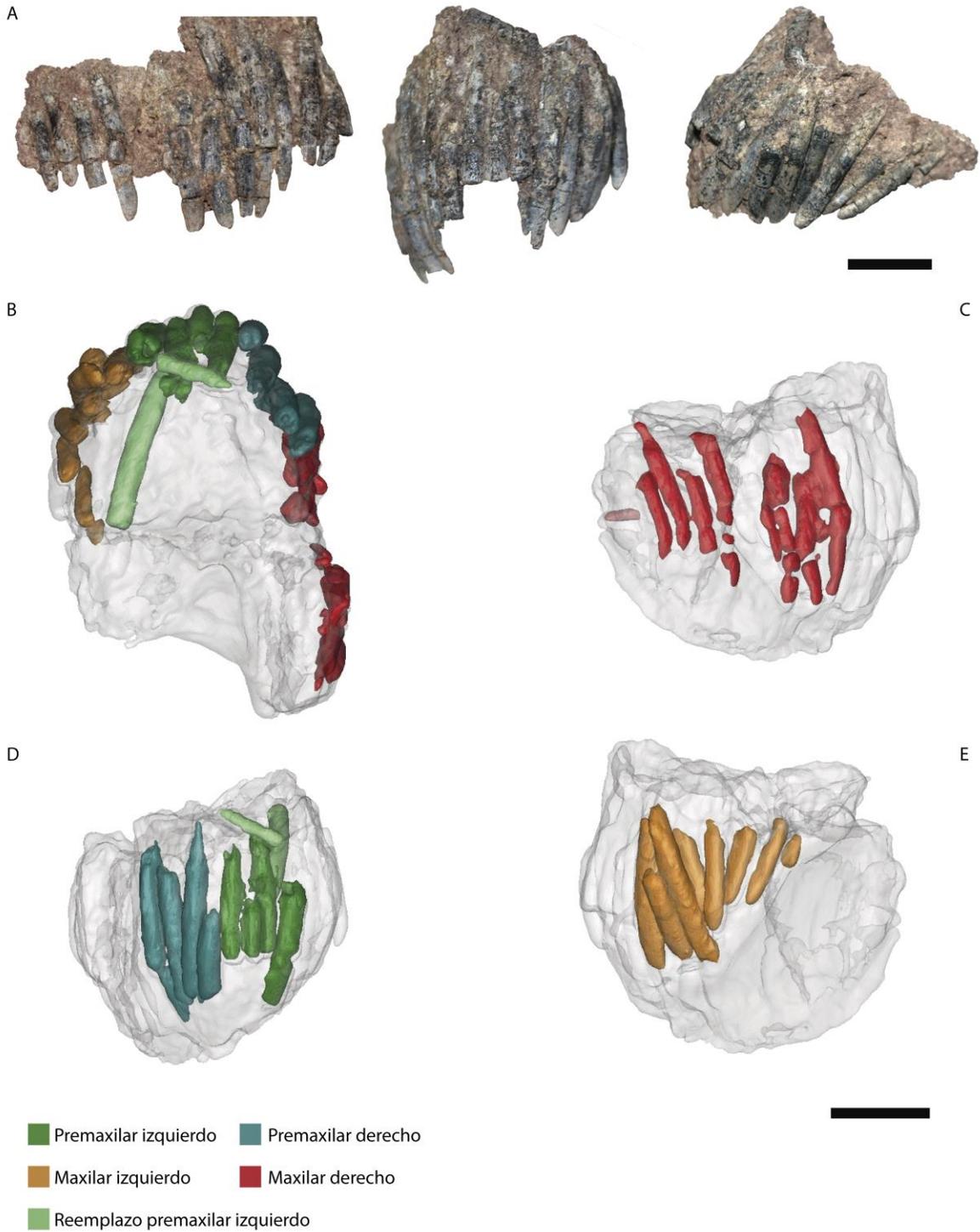


Figura 2-24. Serie dental aislada superior. A, modo de preservación de la serie dental aislada, en vista lateral derecha a la izquierda, vista rostral en el centro, y vista lateral izquierda a la derecha; B, vista dorsal; C, vista lateral derecha; D, vista rostral; E, vista lateral izquierda. Escala = 2 cm.

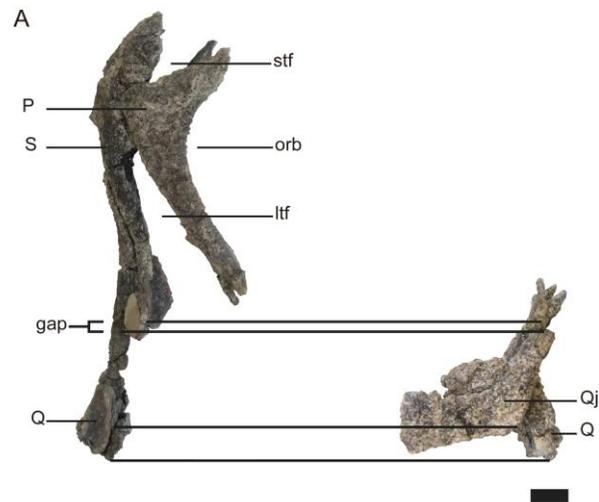


Figura 2-25. Complejo escamoso-cuadradoyugal-cuadrado y fenestra temporal lateral. A, elementos derechos e izquierdos en vista lateral. Gap, espacio entre el alcance dorsal del cuadradoyugal y el alcance ventral del escamoso, en articulación con el cuadrado. ltf, fenestra temporal lateral; orb, órbita; Po, postorbital; Q, cuadrado; Qj, cuadradoyugal; Sq, escamoso; stf, fenestra supratemporal. Escala = 2 cm.

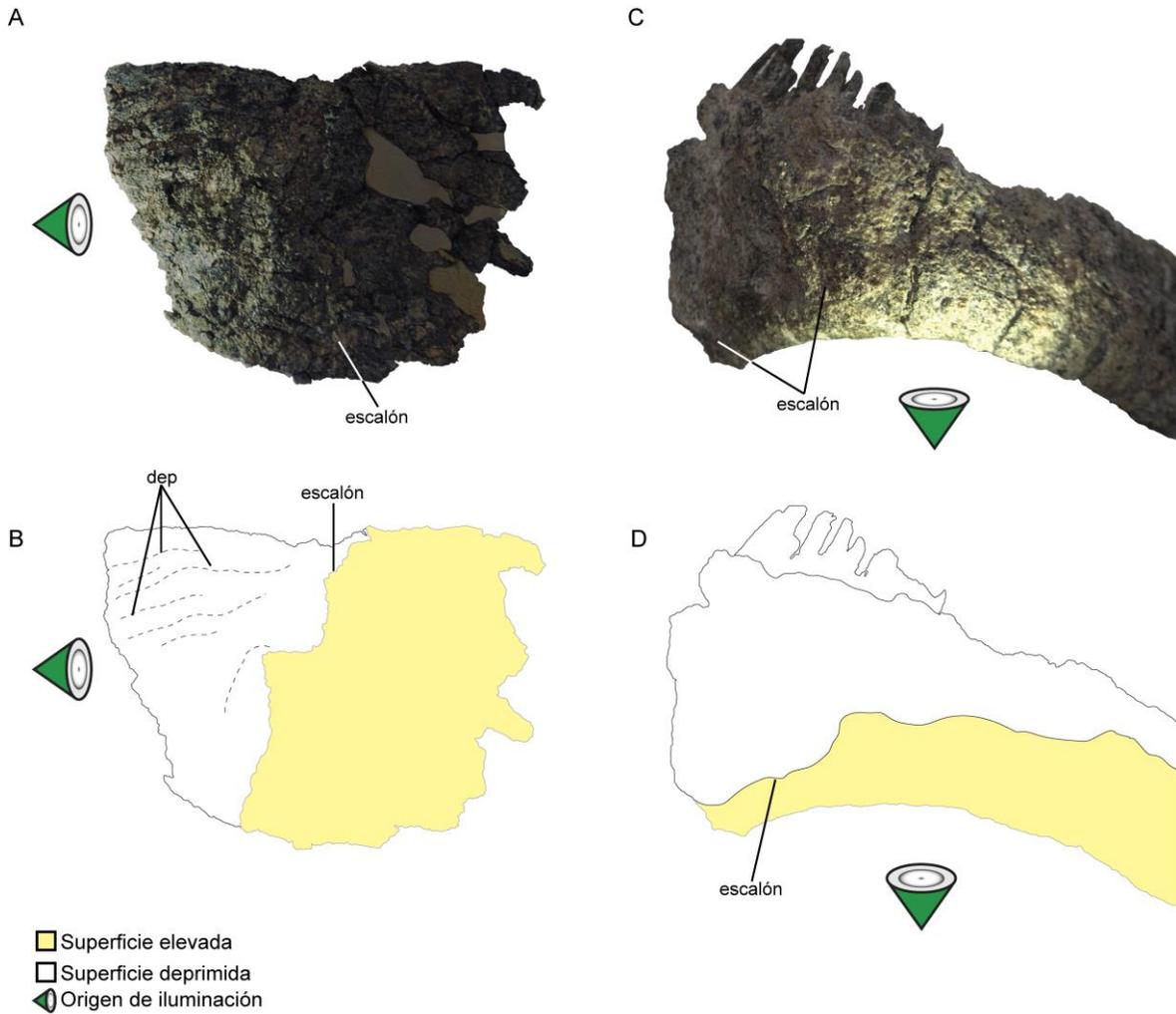


Figura 2-26. Superficies elevadas y deprimidas en los elementos dentados. A-B, maxilar; C-D, dentario. dep, depresiones orientadas paralelas al eje mayor de los alveolos; escalón, límite a modo de escalón que divide la superficie deprimida asociada a los dientes. La superficie elevada puede distinguirse adecuadamente de la superficie deprimida por medio de la asistencia de iluminación dirigida.

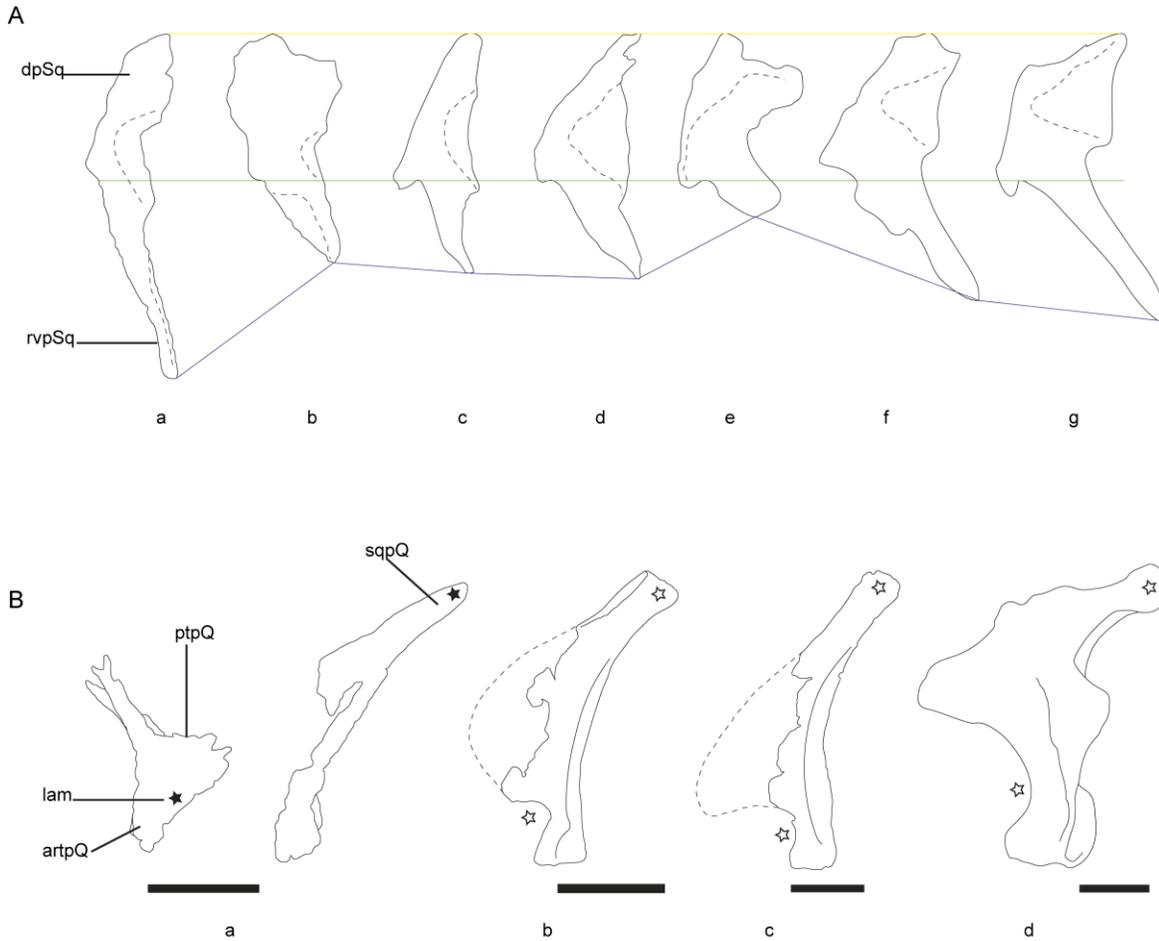


Figura 2-27. Nuevas autapomorfías sugeridas para *Bajadasaurus pronuspinax*. A, comparativa de escamosos en Diplodocoidea (no escalados, en vista lateral): a, *Bajadasaurus* (derecho); b, *Suuwassea* (izquierdo, reflejado); c, *Amargasaurus* (derecho); d, *Dicraeosaurus* (izquierdo, reflejado); e, *Kaatedocus* (derecho); f, *Diplodocus* (CM 11161, izquierdo, reflejado); g, *Galeamopus* (derecho). B, comparativa de cuadrados en Diplodocoidea (vista lateral); a, *Bajadasaurus* (derecho e izquierdo); b, *Suuwassea* (izquierdo); c, *Apatosaurus* (YPM 1860, izquierdo); d, *Limaysaurus* (derecho, reflejado). artpQ, proceso articular del cuadrado; dpSq, proceso dorsal del escamoso; lam, lámina conectando los procesos articular y pterigoideo del cuadrado; ptpQ, proceso pterigoideo del cuadrado; rvpSq, proceso rostroventral del escamoso; sqpQ, proceso escamoso del cuadrado. En A, los escamosos no se encuentran escalados para mantener las líneas amarillas (punto más dorsal del escamoso) y verdes (origen caudal del proceso rostroventral), y mostrar la extensión diferencial del punto más ventral del proceso rostroventral del escamoso (línea azul). En B, las estrellas blancas representan las condiciones extendidas en Diplodocoidea en el cuadrado, mientras que las estrellas oscuras representan las condiciones autapomórficas observadas en *Bajadasaurus*. Escala = 2cm.

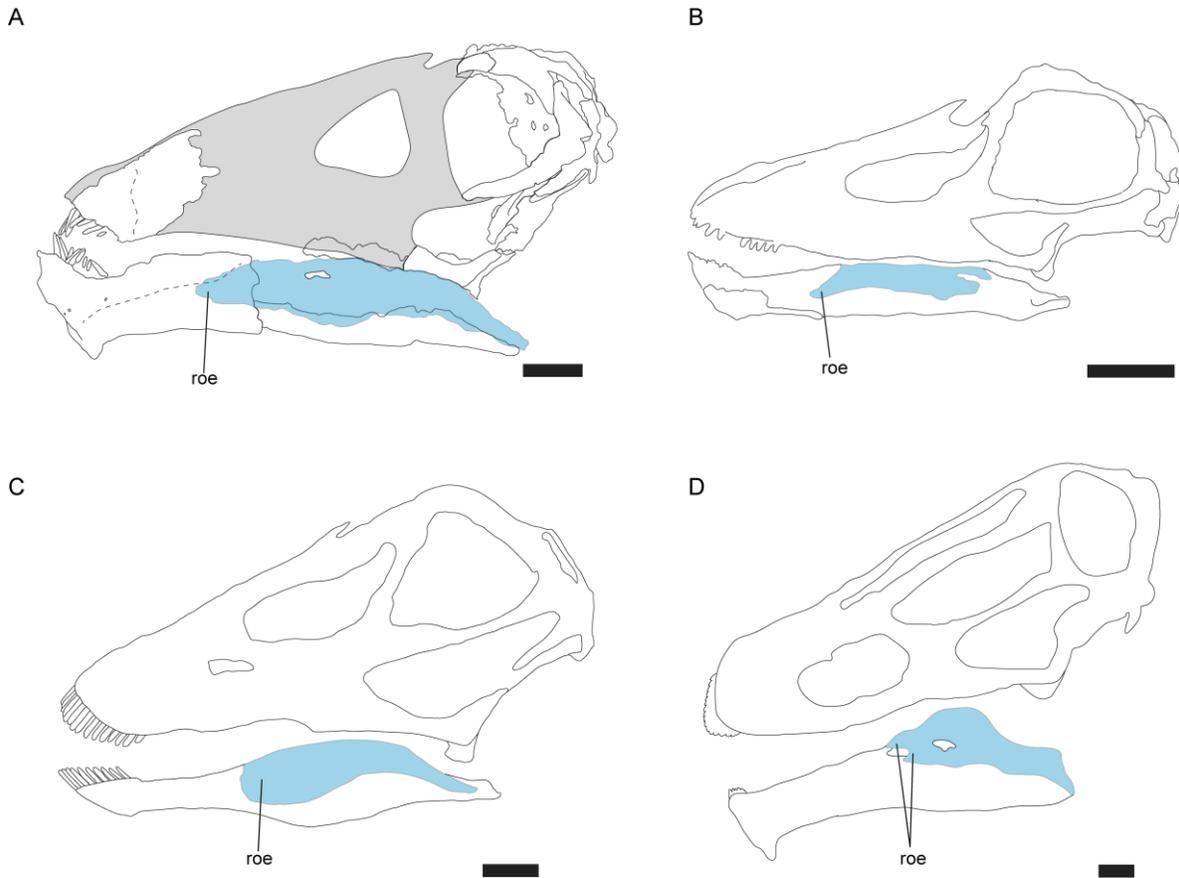


Figura 2-28. Comparación de surangulares en Diplodocoidea. Vistas laterales izquierdas de: A, *Bajadasaurus*; B, *Kaatedocus* (el surangular fue rotado en 90° respecto de la figura 4 en Tschopp y Mateus, 2013, siguiendo la descripción original); C, *Galeamopus*; D, *Lavocatisaurus*. roe, terminación rostral del surangular. La terminación rostral del surangular en dicreosáuridos es agudo y del mismo ancho que la terminación caudal, contrastando con lo observado en otros diplodocoideos, en donde la terminación rostral es más ancha que la caudal. Escala = 5cm.

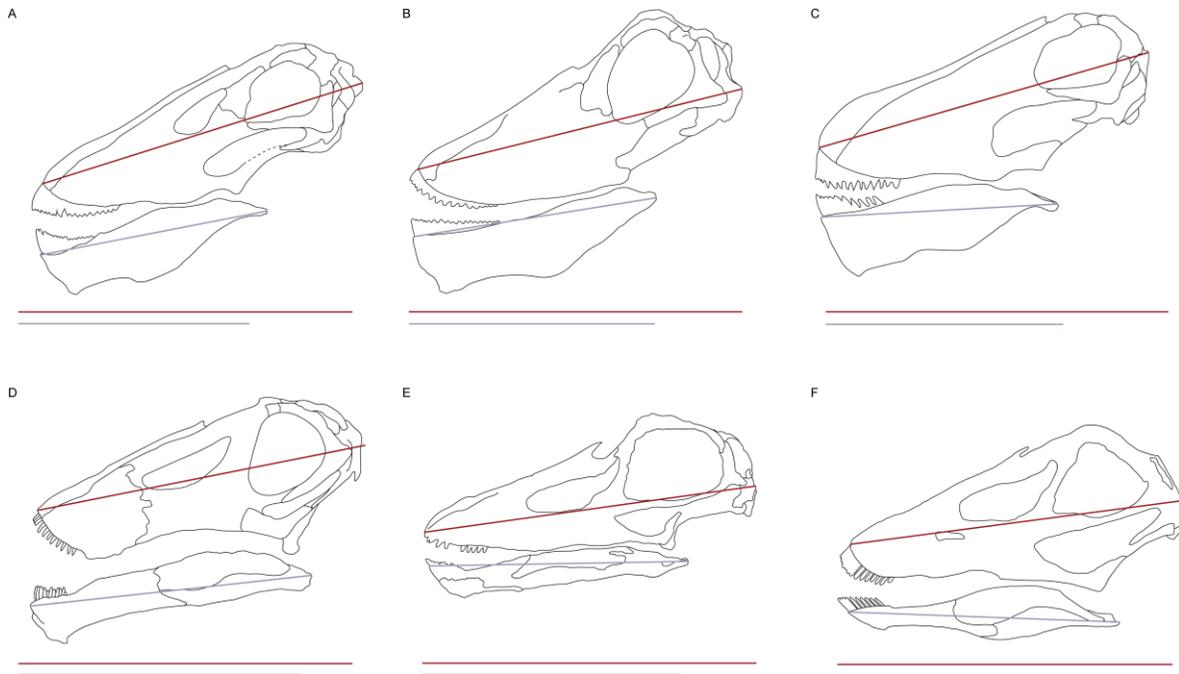
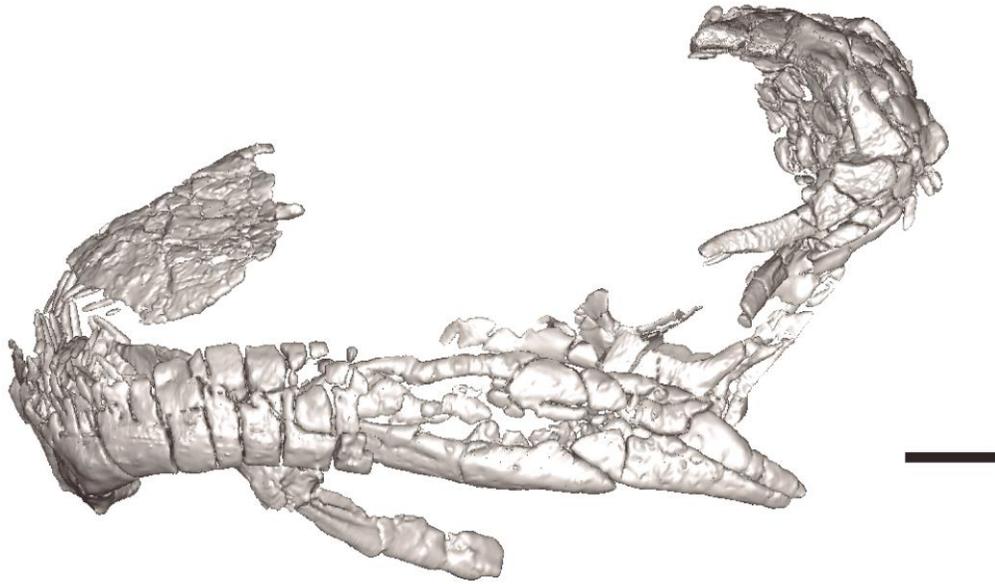
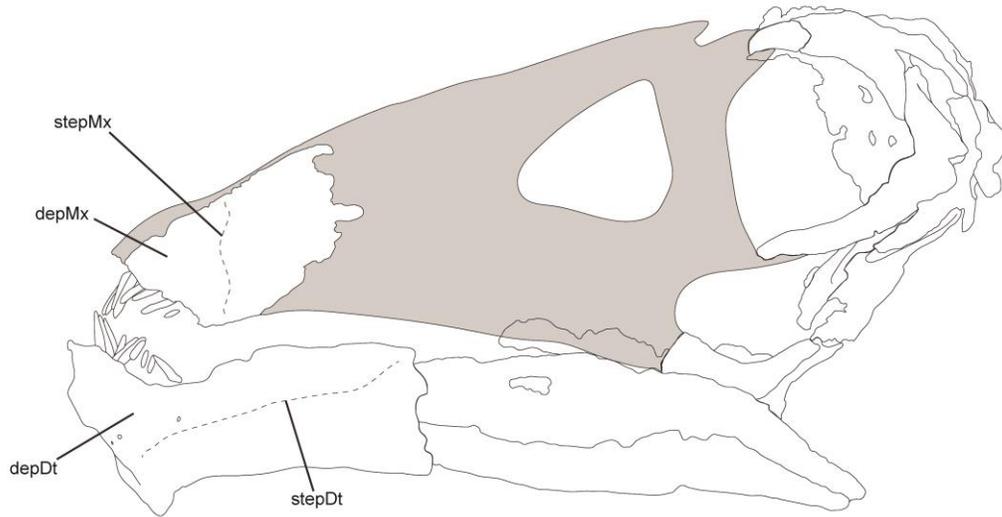


Figura 2-29. Arquitectura craneana y reconstrucciones previas en Dicraeosauridae. Vistas laterales izquierdas de: A, *Dicraeosaurus* (de Janensch, 1935-36); B, *Dicraeosaurus* (de Schwarz-Wings, 2012); C, *Amargasaurus* (Salgado y Bonaparte, 1991); D, *Bajadasaurus* (de Gallina *et al.*, 2019 y este estudio); E, *Kaatedocus* (de Tschopp y Mateus, 2013); F, *Galeamopus* (de Tschopp y Mateus, 2017). En las reconstrucciones previas para cráneos de taxa dicreosáuridos (A, B y C) se infieren quijadas inferiores con una longitud total (línea gris inferior) que representa aproximadamente un 66% de la longitud total del cráneo (línea roja superior). Sin embargo, la quijada completa de *Bajadasaurus* (D) y la parcialmente completa en *Kaatedocus* (E) sugieren que estas inferencias previas subestiman el largo de la quijada inferior y sugieren que la quijada inferior en dicreosáuridos representan tanto de la longitud total del cráneo como en taxa diplodócidos, como en *Galeamopus* (F).

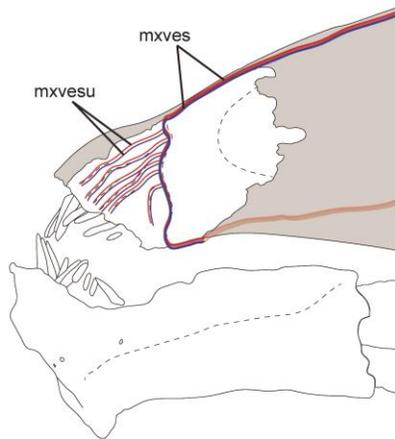
A



B



C



D

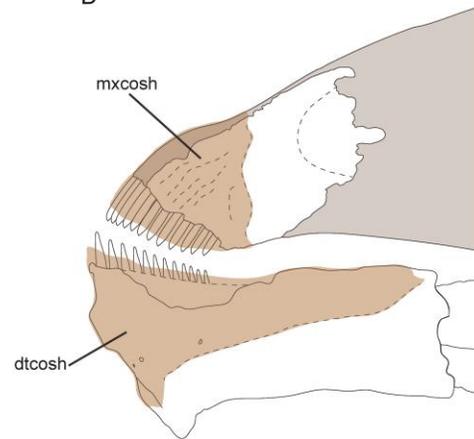


Figura 2-30. Hipótesis funcionales y estructuras relacionadas tentativamente a tejidos blandos.

A, cráneo preservado de *Bajadasaurus* en vista lateral izquierda; B, reconstrucción craneana; C, hipótesis de sistema vascular maxilar; D, hipótesis de estructura queratinizada. depDt, superficie deprimida del dentario; depMx, superficie deprimida del maxilar; dtcosh, cubierta queratinizada del dentario; mxcosh, cubierta queratinizada del maxilar; mxves, sistema de vasos maxilar (arterias y venas); mxvesu, sistema de vásulos maxilar (arteriolas y vénulas); stepDt, escalón entre superficies elevadas y deprimidas del dentario; stepMx, escalón entre superficies elevadas y deprimidas del maxilar. Las hipótesis mostradas en C y D son adecuadas para explicar las peculiaridades morfológicas en los elementos dentados de *Bajadasaurus*, aunque ninguna presenta mayor sustento respecto a la rival en términos de soporte por evidencia. Escala = 5 cm.

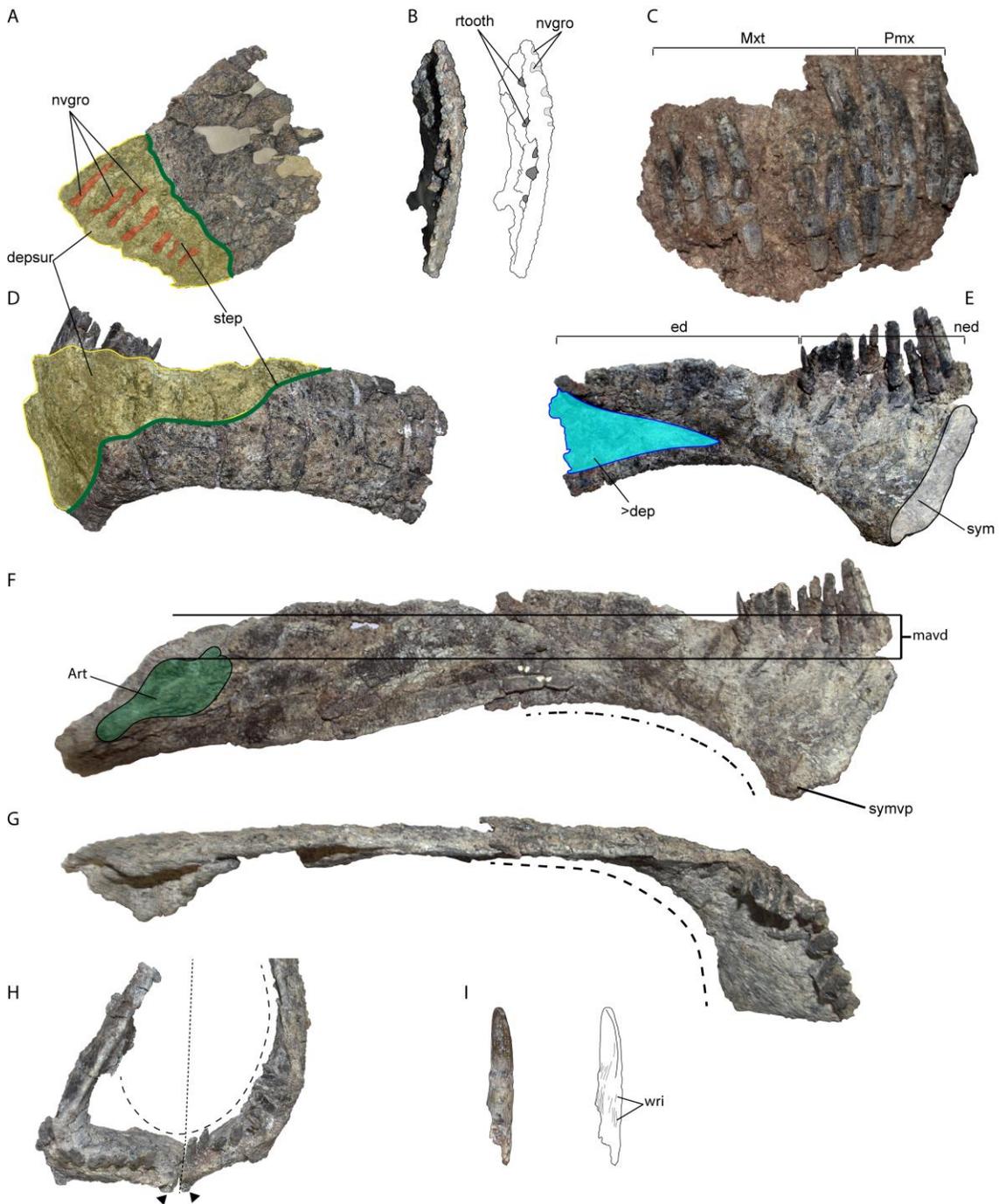


Figura 2-31. Evidencias de la presencia de un estuche córneo en las quijadas de *Bajadasaurus*.

A, maxilar izquierdo en vista lateral; B, maxilar izquierdo en vista ventral; C, serie dental aislada superior en vista lateral derecha; D, dentario izquierdo en vista lateral; E, dentario izquierdo en vista medial; F, hemimandíbula inferior izquierda en vista medial; G, hemimandíbula inferior izquierda en vista dorsal; H, porción rostral de la mandíbula inferior en vista dorsal; I, ?xi diente dentario derecho en vista caudal. Art, articular; >dep, depresión de morfología > del dentario; depsur, superficie

deprimida; ed, porción edéntula del dentario; mavd, desplazamiento ventral de la articulación mandibular; Mxt, diente maxilar; ned, porción no edéntula del dentario; nvgro, surco neurovascular; Pmxt, diente premaxilar; step, transición entre superficies elevadas y deprimidas en elementos dentados; sym, sínfisis mandibular; symvp, proyección ventral de la sínfisis mandibular; wr1, patrón convoluto del esmalte dental.

II-2. Tablas

Tabla 2-1. Proporción de longitud entre quijada inferior versus cráneo.

Taxón	Elementos postdentarios	Proporción original	Referencia
<i>Galeamopus</i>	Presentes	81%	Tschopp y Mateus, 2017
<i>Dicraeosaurus</i>	Ausentes	64,3%	Janensch, 1935-36
<i>Dicraeosaurus</i>	Ausentes	74,4%	Schwarz-Wings, 2012
<i>Amargasaurus</i>	Ausentes	69,3%	Salgado y Bonaparte, 1991
<i>Amargasaurus</i>	Ausentes	79,5%	Paulina-Carabajal <i>et al.</i> , 2014
<i>Kaatedocus</i>	Presentes (parcialmente)	77,3%	Tschopp y Mateus, 2013
<i>Bajadasaurus</i>	Presentes	84,3%	Este estudio

Tabla 2-2. Lista de indicadores previamente sugeridos de una estructura córnea en otros taxa, y su ocurrencia en *Bajadasaurus*.

Patrón	En estuches córneos o picos	En <i>Bajadasaurus</i>	Referencia
Transición a superficie ósea adyacente	Labio deprimido/ausente	Coincide: borde elevado	1 (Hieronymus <i>et al.</i> , 2009)
Orientación de surcos neurovasculares	Perpendicular a la transición con la superficie ósea adyacente	Coincide: Perpendicular a la serie dental / paralela al eje mayor de los dientes	1
Densidad de surcos neurovasculares	Densa	Coincide: densa	1
Orientación de surcos neurovasculares	Oblicua	No preservada	1
Perfil de rugosidad	Tangencial/sin rugosidad	No preservado	1
Premaxilar: dentición	Edéntulo (2), no edéntulo (3)	Falla (para 2): No edéntulo	2 (Zanno y Makovicky, 2011), 3 (Louchart y Viriot, 2011)
Premaxilar: margen ventral aguzado	Aguzado	No preservado	2
Maxilar: dentición	Edéntulo (2), no edéntulo (3)	Falla (para 2): No edéntulo	2, 3
Dentario: dentición	Edéntulo (2), no edéntulo (3)	Falla (para 2): No edéntulo (rostralmente)/edéntulo (caudalmente)	2, 3

Concavidad mandibular ventral	Ventralmente cóncava	Coincide: ventralmente cóncava	2
Articulación mandibular: desplazamiento ventral	Ventralmente desplazada	Coincide: ventralmente desplazada	2
Proyección rostral de la sínfisis mandibular	Proyectada rostralmente	Coincide: proyectada rostralmente	2
Dentario: depresión medial	Depresión con forma de >	Coincide: depresión con forma de > *	4 (Knutsen, 2007)
Preservación de dientes aislados	SDA	Coincide: SDA	5 (Wiersma y Sander, 2016)
Patrón superficial del esmalte	convoluto	Coincide: convoluto	5
Parches de tejido blando	Presente	No preservado	5
*Probablemente para la articulación con el esplenial; SDA, serie dental aislada			

Tabla 2-3. Taxa y ejemplares utilizados para comparación, listadas según el orden de aparición en el texto.

Taxón	Especimen	Grupo taxonómico	Referencia
<i>Bajadasaurus</i>	MMCh-Pv 75	Dicraeosauridae	Este estudio
<i>Brachytrachelopan</i>	MPEF-PV 1716	Dicraeosauridae	Rauhut <i>et al.</i> , 2005
<i>Amargatitanis</i>	MACN PV N53	Dicraeosauridae	Gallina, 2016
<i>Pilmatueia</i>	MLL-Pv-005, 002, 004, 014-016	Dicraeosauridae	Coria <i>et al.</i> , 2019
<i>Amargasaurus</i>	MACN-N 15	Dicraeosauridae	Salgado y Bonaparte, 1991
<i>Smitanosaurus</i>	USNM 5384	Dicraeosauridae	Whitlock y Wilson Mantilla, 2020
<i>Dicraeosaurus</i>	MB.R 2379, 2336-2339, 2372	Dicraeosauridae	Janensch, 1935-36
<i>Suuwassea</i>	ANS 21122	Dicraeosauridae	Harris y Dodson, 2004
<i>Kaatedocus</i>	SMA 0004	Dicraeosauridae	Tschopp y Mateus, 2013
<i>Lingwulong</i>	LM V001a	Dicraeosauridae	Xu <i>et al.</i> , 2018
<i>Limaysaurus</i>	MUPCv 205	Rebbachisauridae	Calvo y Salgado, 1995
<i>Katapsaurus</i>	UNPSJB PV 1007/29	Rebbachisauridae	Ibiricu <i>et al.</i> , 2015
<i>Apatosaurus</i>	CM 11162	Diplodocidae	Berman y McIntosh, 1978

<i>Galeamopus</i>	SMA 0011	Diplodocidae	Tschopp y Mateus, 2017
<i>Diplodocus</i>	CM 11161	Diplodocidae	Holland, 1924
	CM 3452	Diplodocidae	Berman y McIntosh, 1978
	CM 11255	Diplodocidae	Whitlock <i>et al.</i> , 2010
	CM 26552	Diplodocidae	Berman y McIntosh, 1978
	USNM 2673	Diplodocidae	Berman y McIntosh, 1978
	CMC VP14128	Diplodocidae	Woodruff <i>et al.</i> , 2018
<i>Tapuiasaurus</i>	MZSP-Pv 807	Titanosauria	Wilson <i>et al.</i> , 2016
<i>Nigersaurus</i>	MNN GAD 512	Rebbachisauridae	Sereno <i>et al.</i> , 2007
<i>Leinkupal</i>	MMCh-Pv 232	Diplodocidae	Garderes <i>et al.</i> , 2021
<i>Camarasaurus</i>	SMA 0002	Macronaria	Wiersma y Sander, 2016
<i>Giraffatitan</i>	HMS s66, s116	Macronaria	Janensch, 1935-36
<i>Bellusaurus</i>	IVPP V8299.1-7, V17768.1-21	Eusauropoda	Moore <i>et al.</i> , 2018
<i>Demandasaurus</i>	MDS-RVII,275, RVII,332, RVII,443	Rebbachisauridae	Torcida Fernández-Baldor <i>et al.</i> , 2011
<i>Lavocatisaurus</i>	MOZ-Pv 1232	Rebbachisauridae	Canudo <i>et al.</i> , 2018
<i>Shunosaurus</i>	ZG65430	Sauropoda	Chatterjee y Zheng, 2002
<i>Phuwiangosaurus</i>	SMK11-0008?	Titanosauria	Wiersma y Sander, 2016
<i>Rapetosaurus</i>	UA 8698	Titanosauria	Curry Rogers y Forster, 2004
<i>Nemegtosaurus</i>	Z.PAL MgD-I/9	Titanosauria	Wilson, 2005
<i>Erlikosaurus</i>	IGM 100/111	Therizinosauridae	Lautenschlager <i>et al.</i> , 2014
<i>Bonitasaura</i>	MPCA 460	Titanosauria	Gallina, 2011

CAPÍTULO III: La dentición de *Bajadasaurus pronuspinax*

III-1. Figuras

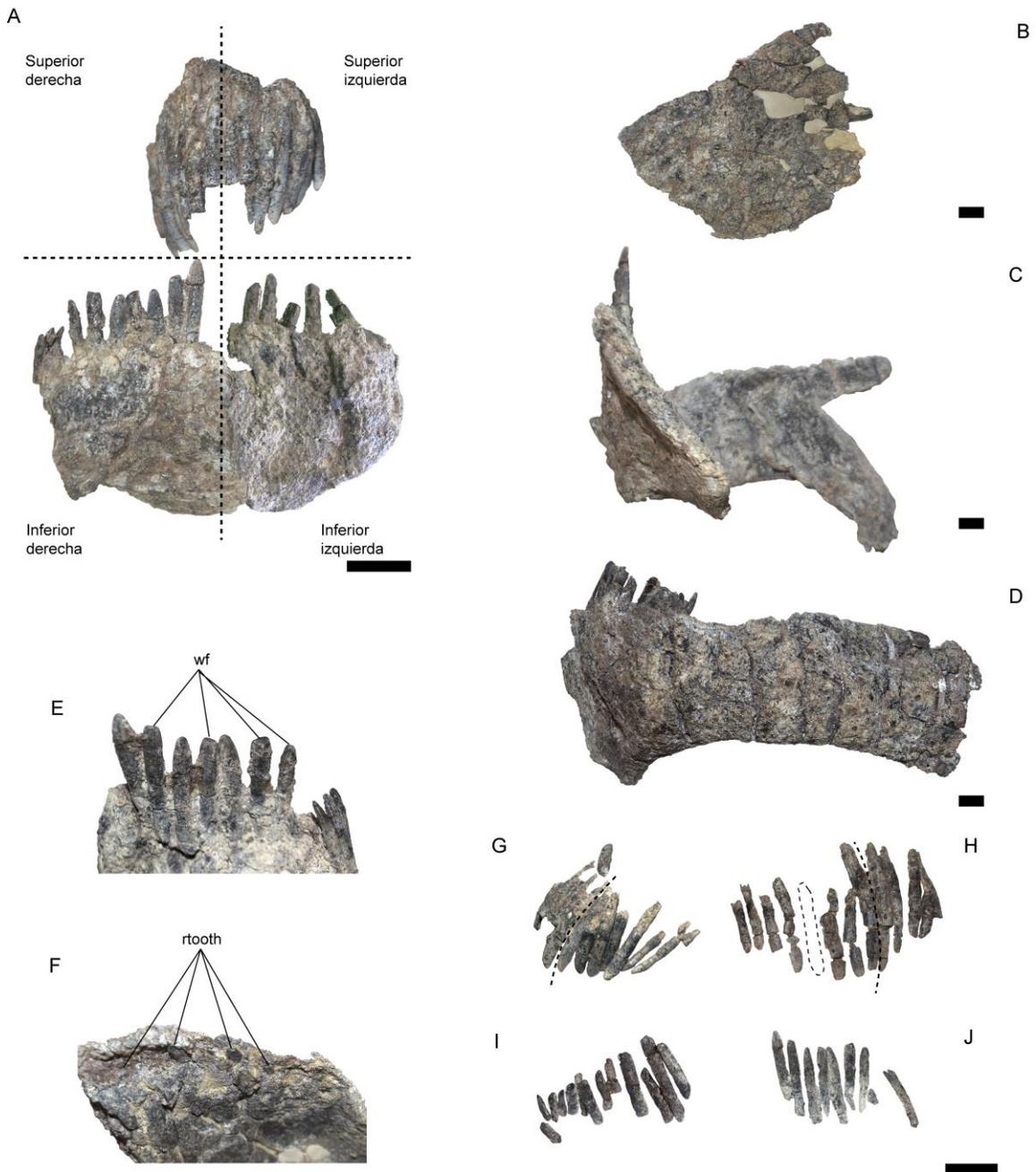


Figura 3-1. Elementos dentados. A, dentición en vista rostral; B, maxilar izquierdo en vista lateral; C, dentario derecho en vista medial; D, dentario izquierdo en vista lateral; E, dentición del maxilar

derecho en vista medial; F, surco alveolar del maxilar izquierdo; G, dentición superior izquierda en vista lateral; H, dentición superior derecha en vista lateral; I, dentición inferior izquierda en vista medial; J, dentición inferior derecha en vista medial. rtooth, diente de reemplazo; wf, faceta de desgaste. Escala = 2 cm.

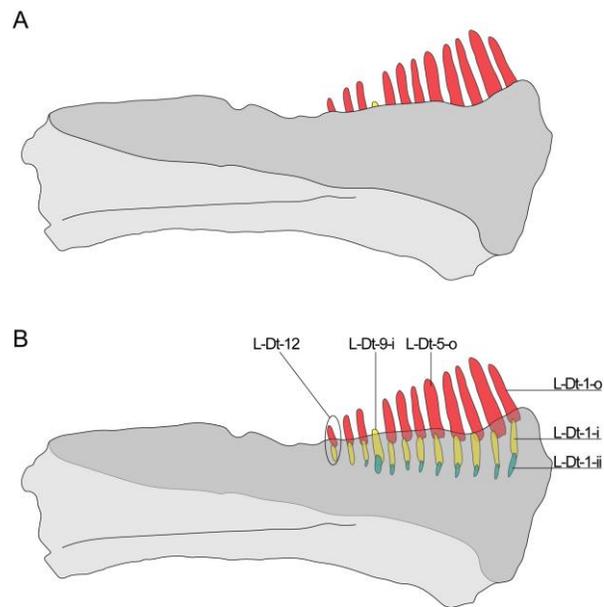


Figura 3-2. Nomenclatura LEAp. A, dentario hipotético con dentición en vista medial; B, dentario hipotético con dentición en vista medial (translucido). Figura no escalada.

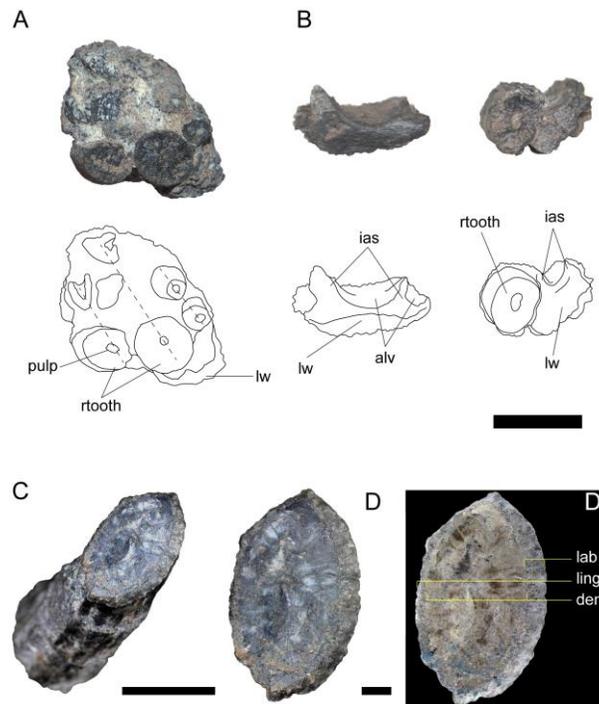


Figura 3-3. Fragmentos de premaxilar y diente premaxilar con faceta de desgaste. A, fragmento de premaxilar con numerosos dientes de reemplazo; B, fragmentos de premaxilar mostrando un septo interalveolar incompleto; C, ?-Pm-?-o con una faceta de desgaste apical; D, D', vista en detalle de la faceta de desgaste. alv, alveolo; den, ancho de la dentina; ias, septo interalveolar; lab, ancho labial del esmalte; ling, ancho lingual del esmalte; lw, pared ¿lateral? del alveolo; pulp, cavidad pulpar de un diente. Escala = 5 mm (para A, B, C), 2 mm (para D, D').

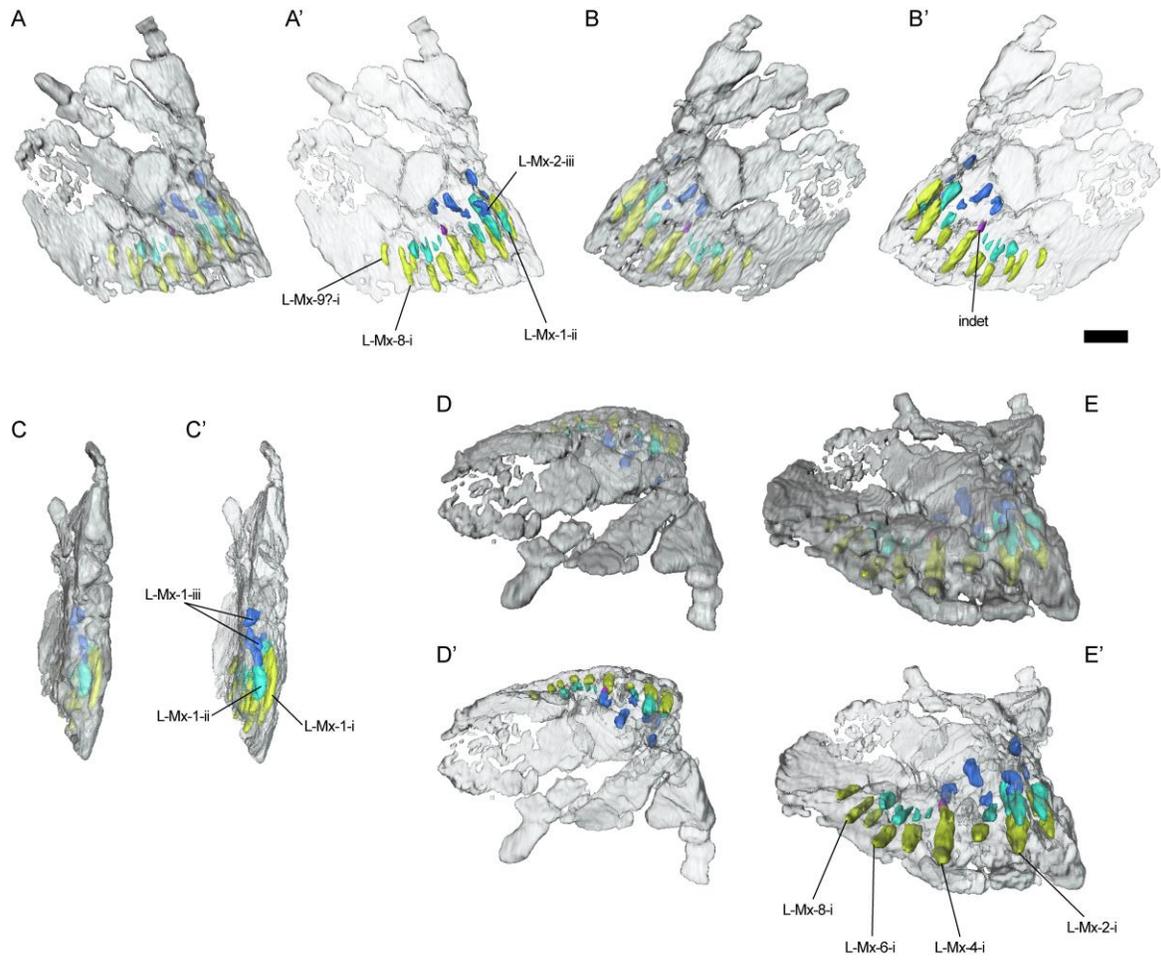


Figura 3-4. Maxilar izquierdo con dentición. A, A', vista lingual; B, B', vista labial; C, C', vista rostral; D, D', vista dorsolateral; E, E', vista ventromedial. Las imágenes rotuladas sin apóstrofe presentan a los elementos dentados con una transparencia del 20%. Las imágenes rotuladas con apóstrofe presentan a los elementos dentados con una transparencia del 50%. Escala = 2 cm (para A-B').

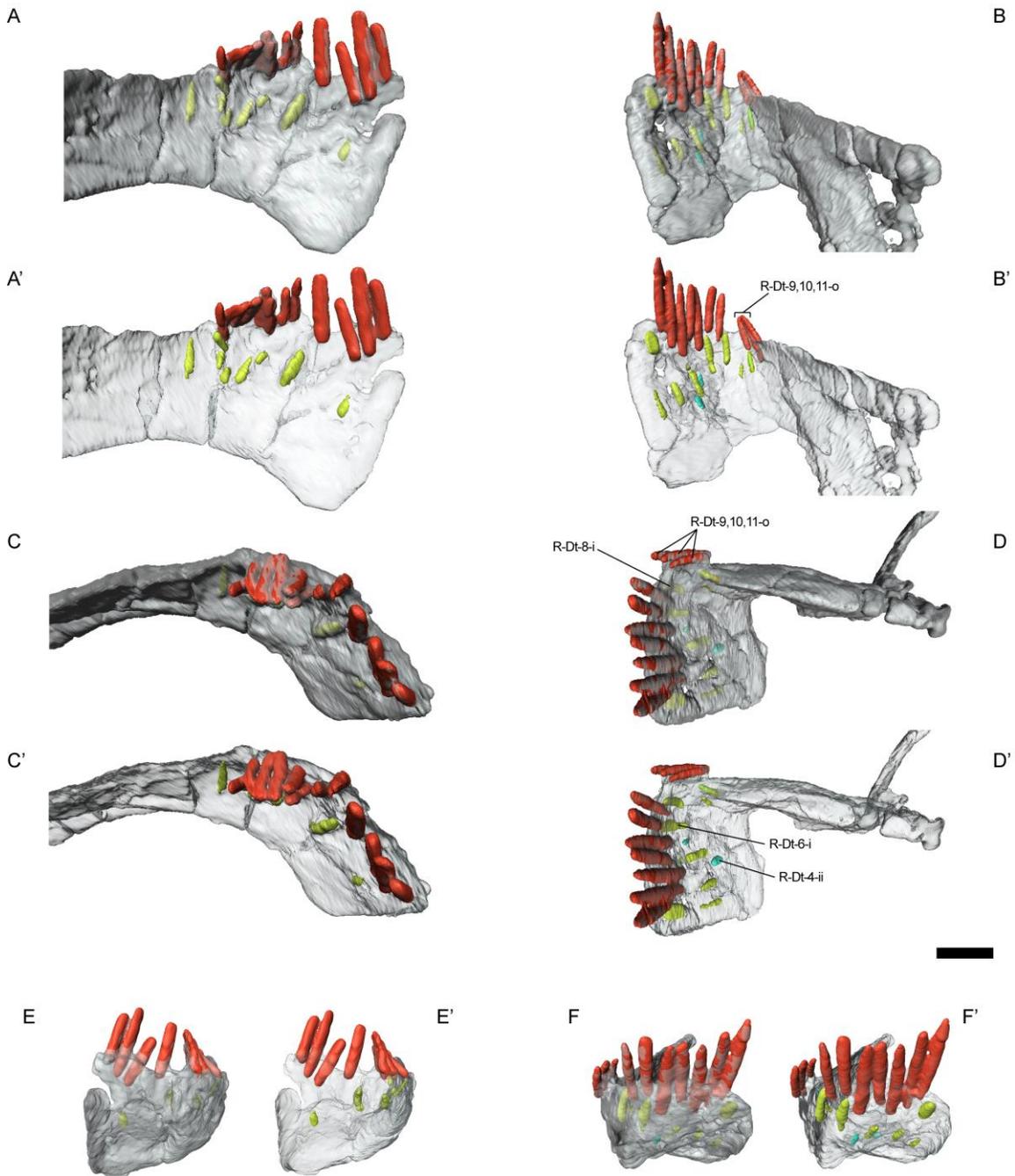


Figura 3-5. Dentarios con dentición. A, A', dentario izquierdo en vista labial; B, B', dentario derecho en vista labial; C, C', dentario izquierdo en vista dorsal; D, D', dentario derecho en vista dorsal; E, E', dentario izquierdo en vista rostral; F, F', dentario derecho en vista rostral. Escala = 2 cm (para A-D').

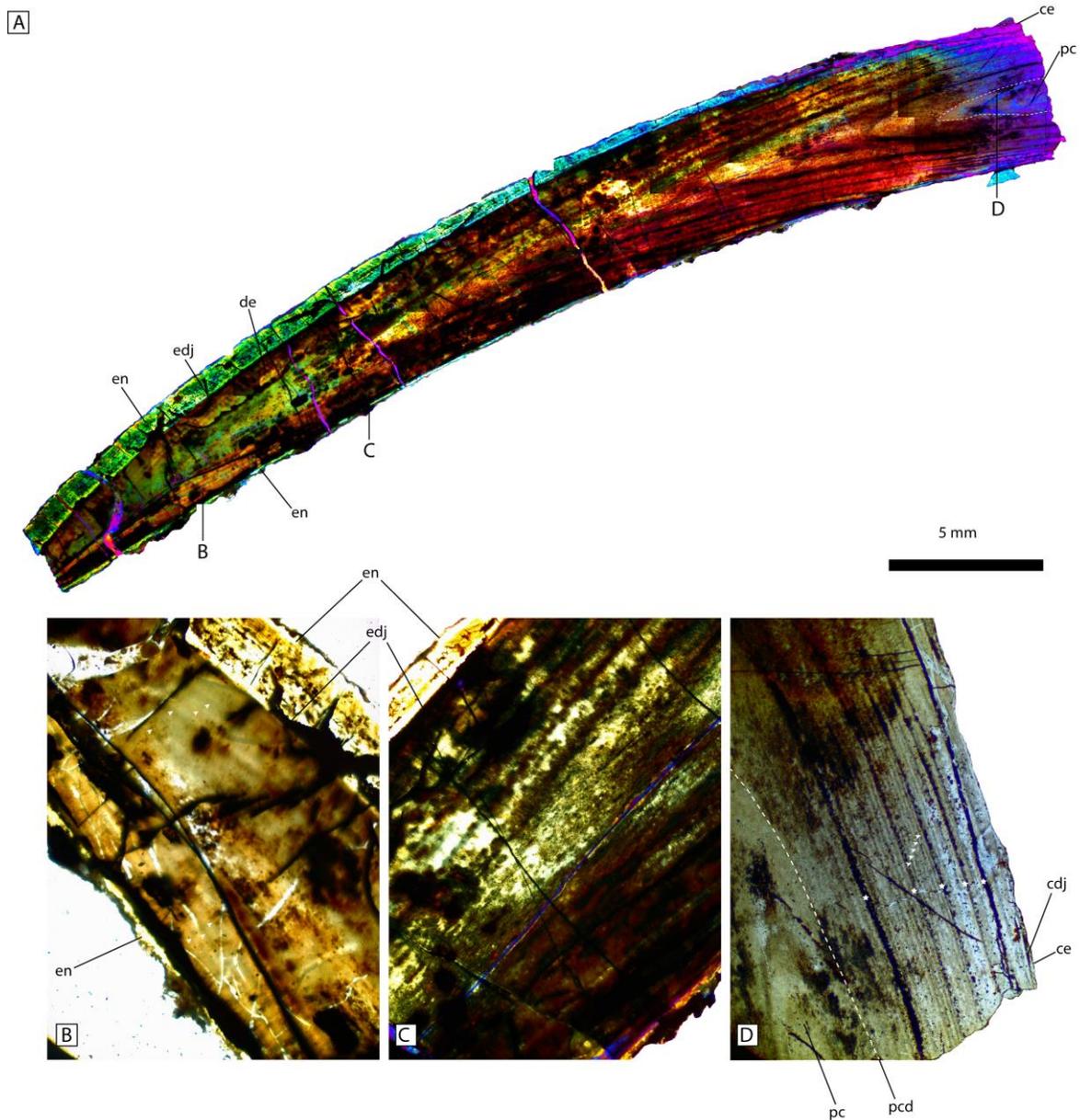


Figura 3-6. Sección histológica de un diente de remplazo del premaxilar (L-Pm-3-i). A, sección longitudinal completa (vista polarizada); B, porción apical en sección longitudinal (vista no polarizada); C, porción medial en sección longitudinal (vista no polarizada); D, porción de la raíz en sección longitudinal (vista no polarizada). cdj, contacto cemento-dentina; ce, cemento; de, dentina; edj, contacto esmalte-dentina; en, esmalte; pc, cavidad pulpar; pcd, límite entre cavidad pulpar y dentina. La línea blanca punteada muestra el límite entre la cavidad pulpar y la dentina. Las flechas

blancas indican las Líneas incrementales de Von Ebner. Las estrellas blancas indican las capas gruesas. Escala = 5 mm (para A), para ¿B-D?.

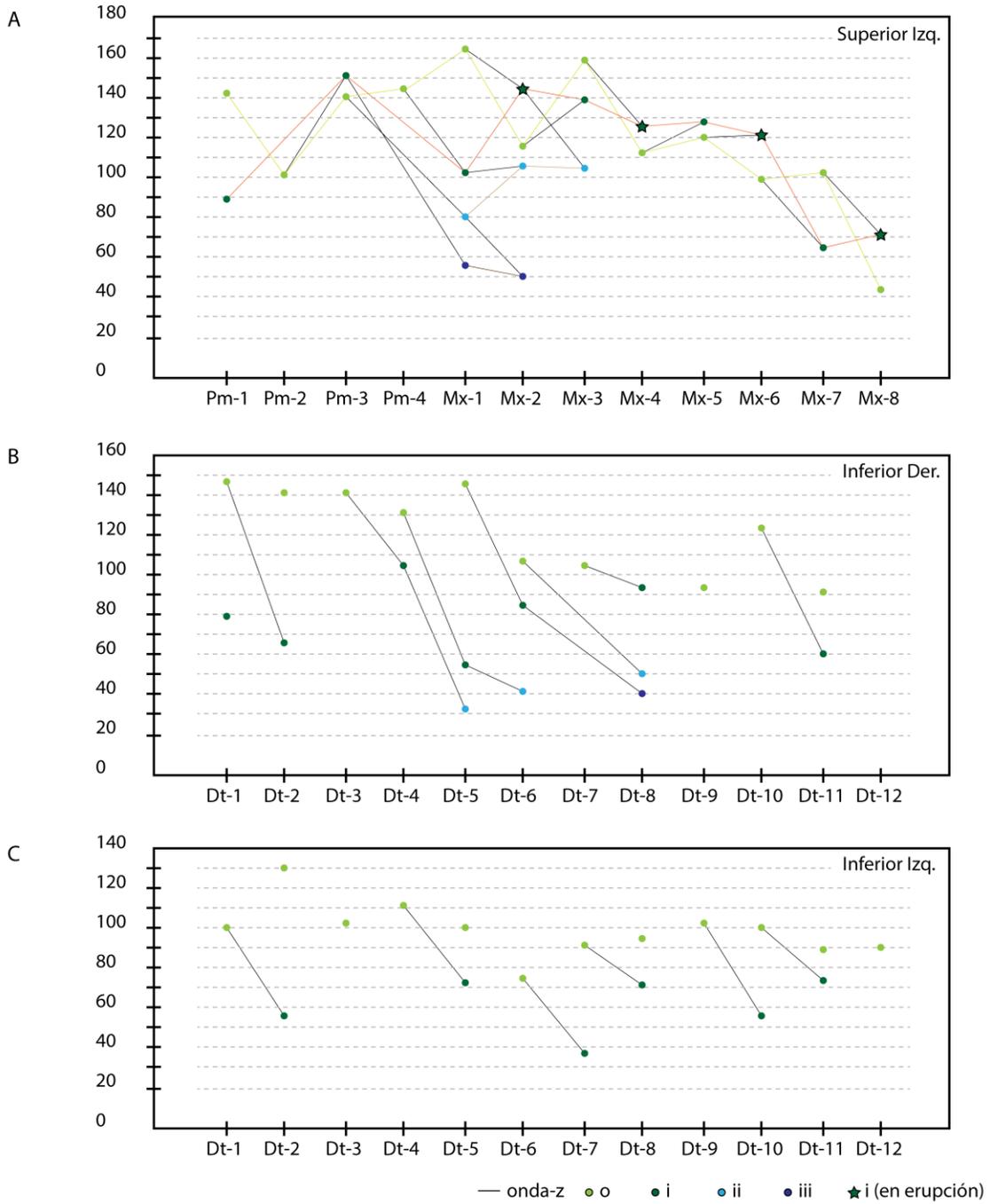


Figura 3-7. Ondas de desarrollo en los elementos dentados de *Bajadasaurus*. A, serie dental superior izquierda (premaxilar y maxilar izquierdos); B, serie dental inferior izquierda (dentario izquierdo); C, serie dental inferior derecha (dentario derecho). Las líneas conectando TFD sucesivos

indican las ondas-Z de la *Zahnreihen*. En la serie superior, aunque los dientes funcionales correspondientes alveólos pares están presentes en la SDA, en el maxilar preservado los dientes de reemplazo de la primera generación presentan sus ápices erupcionados. El eje vertical indica el número de días de formación de dientes.

III-2. Tablas

Tabla 3-1. Tamaño de dientes (en mm) en *Bajadasaurus*.

Elemento	Familia dental	o	i	ii	iii
Premaxilar derecho	R-Pm-1	26,69	-	-	-
	R-Pm-2	44,6	-	-	-
	R-Pm-3	49,74	-	-	-
	R-Pm-4	51,22	-	-	-
Premaxilar izquierdo	L-Pm-1	33,54	18,87?	-	-
	L-Pm-2	21,05	-	-	-
	L-Pm-3	32,76	37,25	-	-
	L-Pm-4	34,48	-	-	-
Maxilar derecho	R-Mx-1	54,24	-	-	-
	R-Mx-2	34,29	-	-	-
	R-Mx-3	39,57	-	-	-
	R-Mx-4	-	-	-	-
	R-Mx-5	41,33	-	-	-
	R-Mx-6	31,1	-	-	-
	R-Mx-7	33,37	-	-	-
	R-Mx-8	21,87	-	-	-
Maxilar izquierdo	L-Mx-1	42,88	21,42	15,72	10,04
	L-Mx-2	25,15	34,46	22,5	8,89
	L-Mx-3	40,05	32,32	22,15	-
	L-Mx-4	24,36	27,8	-	-
	L-Mx-5	26,16	28,84	-	-
	L-Mx-6	19,62	26,85	-	-
	L-Mx-7	22,05	11,95	-	-
	L-Mx-8	8,33	13,86	-	-

Dentario derecho	R-Dt-1	35,36	15,17	-	-
	R-Dt-2	33,33	12,35	-	-
	R-Dt-3	33,8	-	-	-
	R-Dt-4	30,18	21,88	-	-
	R-Dt-5	34,96	9,97	5,36	-
	R-Dt-6	23,06	16,68	6,97	-
	R-Dt-7	21,62	-	-	-
	R-Dt-8	-	18,92	8,94	6,81
	R-Dt-9	18,78	-	-	-
	R-Dt-10	27,13	-	-	-
	R-Dt-11	18,71	11,06	-	-
	R-Dt-12	-	-	-	-
Dentario izquierdo	L-Dt-1	20,47	-	-	-
	L-Dt-2	29,86	10,27	-	-
	L-Dt-3	21,36	-	-	-
	L-Dt-4	23,82	-	-	-
	L-Dt-5	20,34	12,91	-	-
	L-Dt-6	14,55	-	-	-
	L-Dt-7	18,45	6,11	-	-
	L-Dt-8	19,06	13,84	-	-
	L-Dt-9	21,49	-	-	-
	L-Dt-10	20,72	9,66	-	-
	L-Dt-11	17,73	14,09	-	-
	L-Dt-12	18,25	-	-	-

Tabla 3-2. Tasa de formación dental estimada (en días) en *Bajadasaurus*. Los valores en rojo son considerados atípicos.

Elemento	Familia dental	O	i	ii	iii
Premaxilar derecho	R-Pm-1	121	-	-	-
	R-Pm-2	168	-	-	-
	R-Pm-3	177	-	-	-

	R-Pm-4	179	-	-	-
Premaxilar izquierdo	L-Pm-1	142	-	-	-
	L-Pm-2	101	-	-	-
	L-Pm-3	140	152	-	-
	L-Pm-4	132	-	-	-
Maxilar derecho	R-Mx-1	183	-	-	-
	R-Mx-2	144	-	-	-
	R-Mx-3	157	-	-	-
	R-Mx-4	-	-	-	-
	R-Mx-5	161	-	-	-
	R-Mx-6	135	-	-	-
	R-Mx-7	142	-	-	-
	R-Mx-8	104	-	-	-
Maxilar izquierdo	L-Mx-1	165	103	80	55
	L-Mx-2	116	145	107	50
	L-Mx-3	158	139	105	-
	L-Mx-4	113	125	-	-
	L-Mx-5	120	128	-	-
	L-Mx-6	96	122	-	-
	L-Mx-7	105	64	-	-
	L-Mx-8	47	74	-	-
Dentario derecho	R-Dt-1	147	78	-	-
	R-Dt-2	142	66	-	-
	R-Dt-3	143	-	-	-
	R-Dt-4	132	104	-	-
	R-Dt-5	146	55	33	-
	R-Dt-6	109	84	41	-
	R-Dt-7	104	-	-	-
	R-Dt-8	-	98	50	40
	R-Dt-9	93	-	-	-
	R-Dt-10	123	-	-	-
	R-Dt-11	92	60	-	-

Dentario izquierdo	R-Dt-12	-	-	-	-
	L-Dt-1	99	-	-	-
	L-Dt-2	131	56	-	-
	L-Dt-3	103	-	-	-
	L-Dt-4	111	-	-	-
	L-Dt-5	99	73	-	-
	L-Dt-6	75	-	-	-
	L-Dt-7	91	37	-	-
	L-Dt-8	94	72	-	-
	L-Dt-9	103	-	-	-
	L-Dt-10	100	54	-	-
	L-Dt-11	89	73	-	-
	L-Dt-12	91	-	-	-

Tabla 3-3. Tasas de reemplazo dental desacopladas en la dentición de *Bajadasaurus*.

Elemento	Familia dental	o-i	i-ii	ii-iii	o-iii
Maxilar izquierdo	Media	40,67	31,67	41	37,38
	L-Mx-1	62	23	25	-
	L-Mx-2	-	38	57	-
	L-Mx-3	19	34	-	-
	L-Mx-4	-	-	-	-
	L-Mx-5	-	-	-	-
	L-Mx-6	-	-	-	-
	L-Mx-7	41	-	-	-
	L-Mx-8	-	-	-	-
Dentario derecho	Media	53,5	36	10	43,9
	R-Dt-1	69	-	-	-
	R-Dt-2	76	-	-	-
	R-Dt-3	-	-	-	-
	R-Dt-4	28	-	-	-

	R-Dt-5	91	22	-	-
	R-Dt-6	25	43	-	-
	R-Dt-7	-	-	-	-
	R-Dt-8	-	43	10	-
	R-Dt-9	-	-	-	-
	R-Dt-10	-	-	-	-
	R-Dt-11	32	-	-	-
	R-Dt-12	-	-	-	-
Dentario izquierdo	Media	39,8	-	-	39,8
	L-Dt-1	-	-	-	-
	L-Dt-2	75	-	-	-
	L-Dt-3	-	-	-	-
	L-Dt-4	-	-	-	-
	L-Dt-5	26	-	-	-
	L-Dt-6	-	-	-	-
	L-Dt-7	54	-	-	-
	L-Dt-8	22	-	-	-
	L-Dt-9	-	-	-	-
	L-Dt-10	46	-	-	-
	L-Dt-11	16	-	-	-
	L-Dt-12	-	-	-	-

CAPÍTULO IV: Reconstrucción muscular

IV-1. Figuras

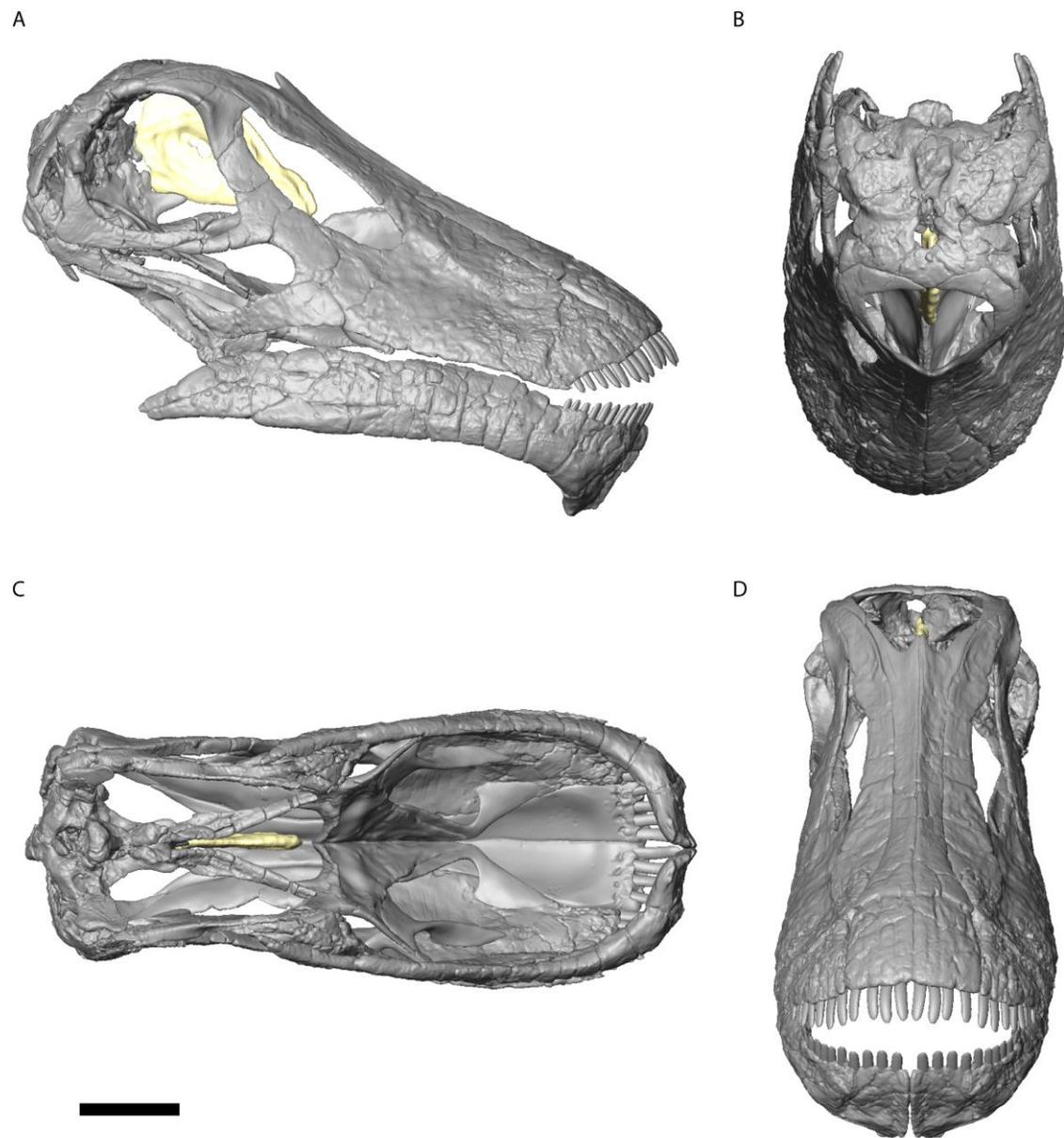


Figura 4-1. Cráneo retrodeformado de *Bajadasaurus pronuspinax*. A, vista lateral derecha; B, vista dorsal; C, vista ventral; D, vista frontal. Escala = 5 cm.

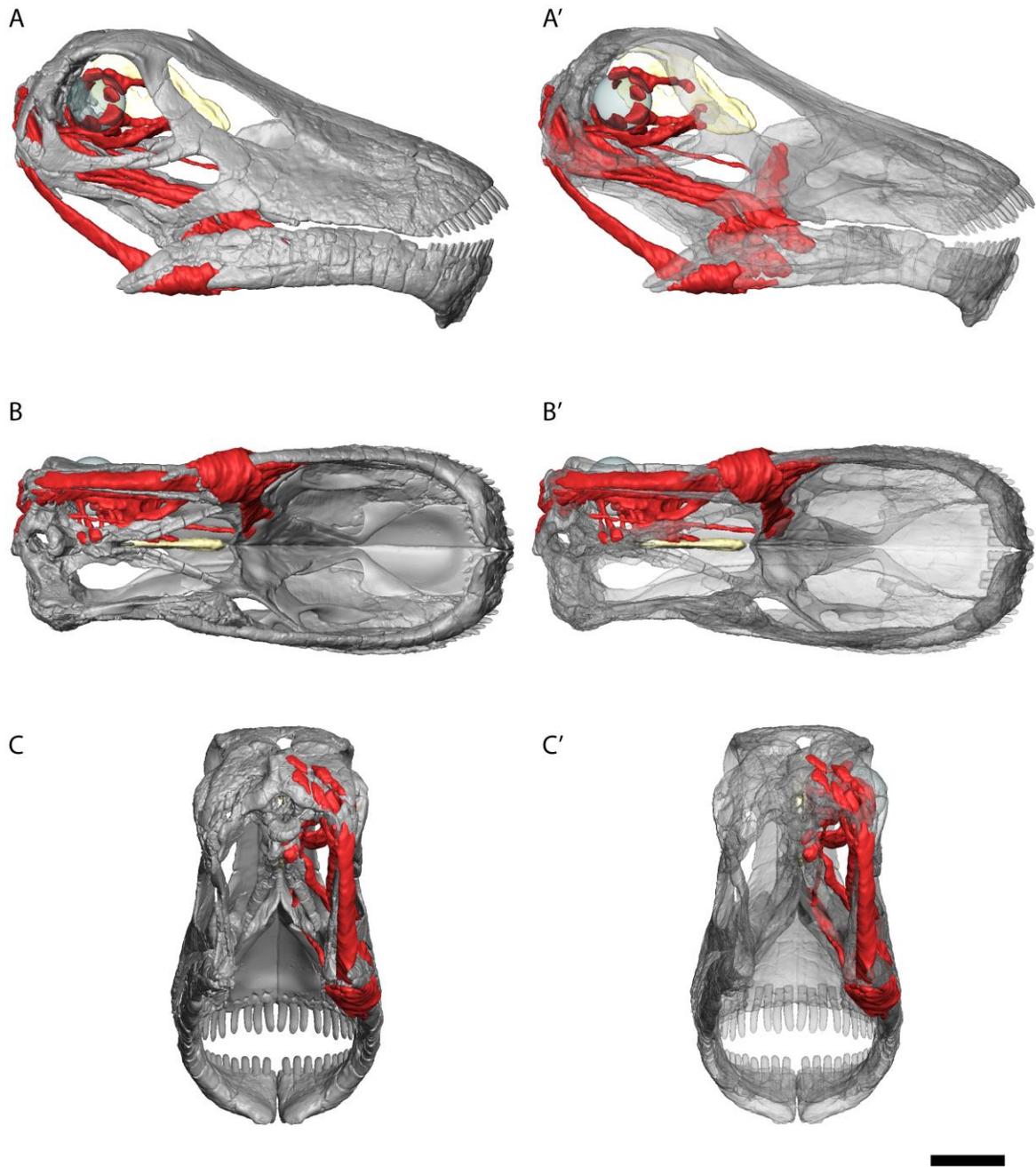


Figura 4-2. Musculatura de *Bajadasaurus pronuspinax*. A, A', vista lateral; B, B', vista ventral; C, C', vista caudal. Escala = 5 cm.

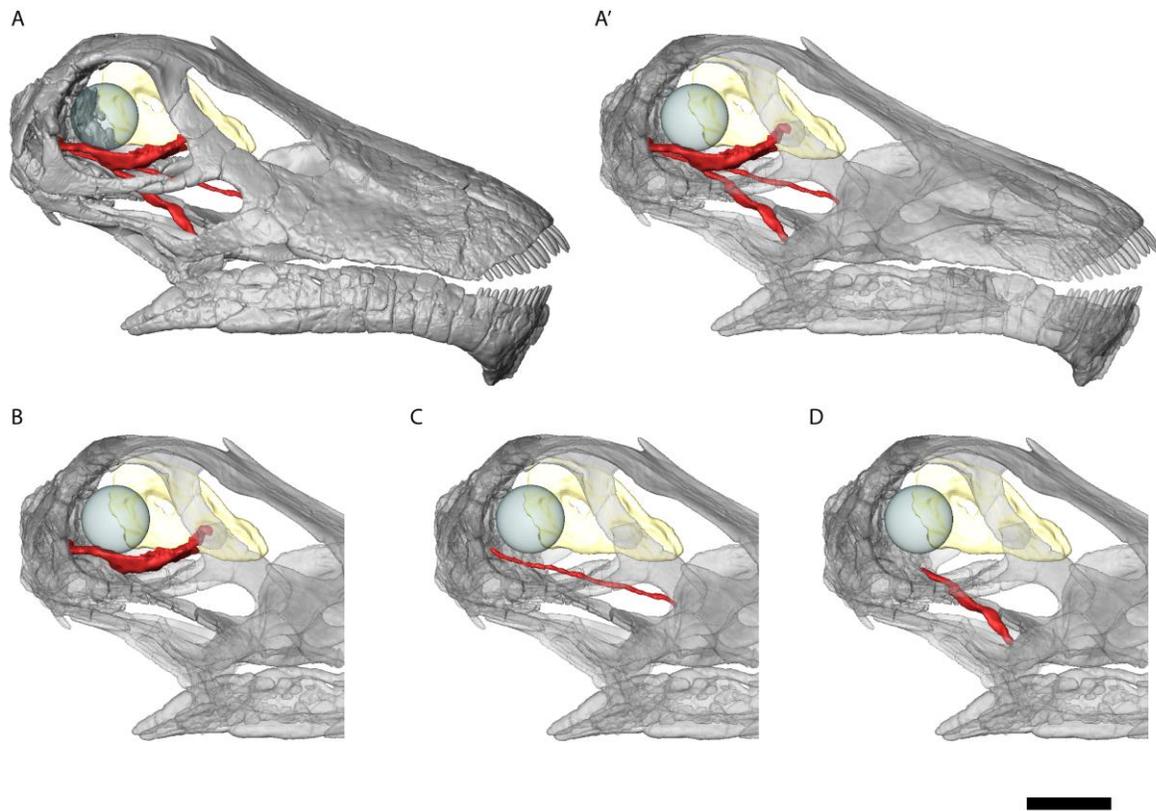


Figura 4-3. Musculatura orbitotemporal. A, A', vista general; B, *tensor periorbitae*; C, *levator pterygoideus*; D, *protractor pterygoideus*. Escala = 5 cm.

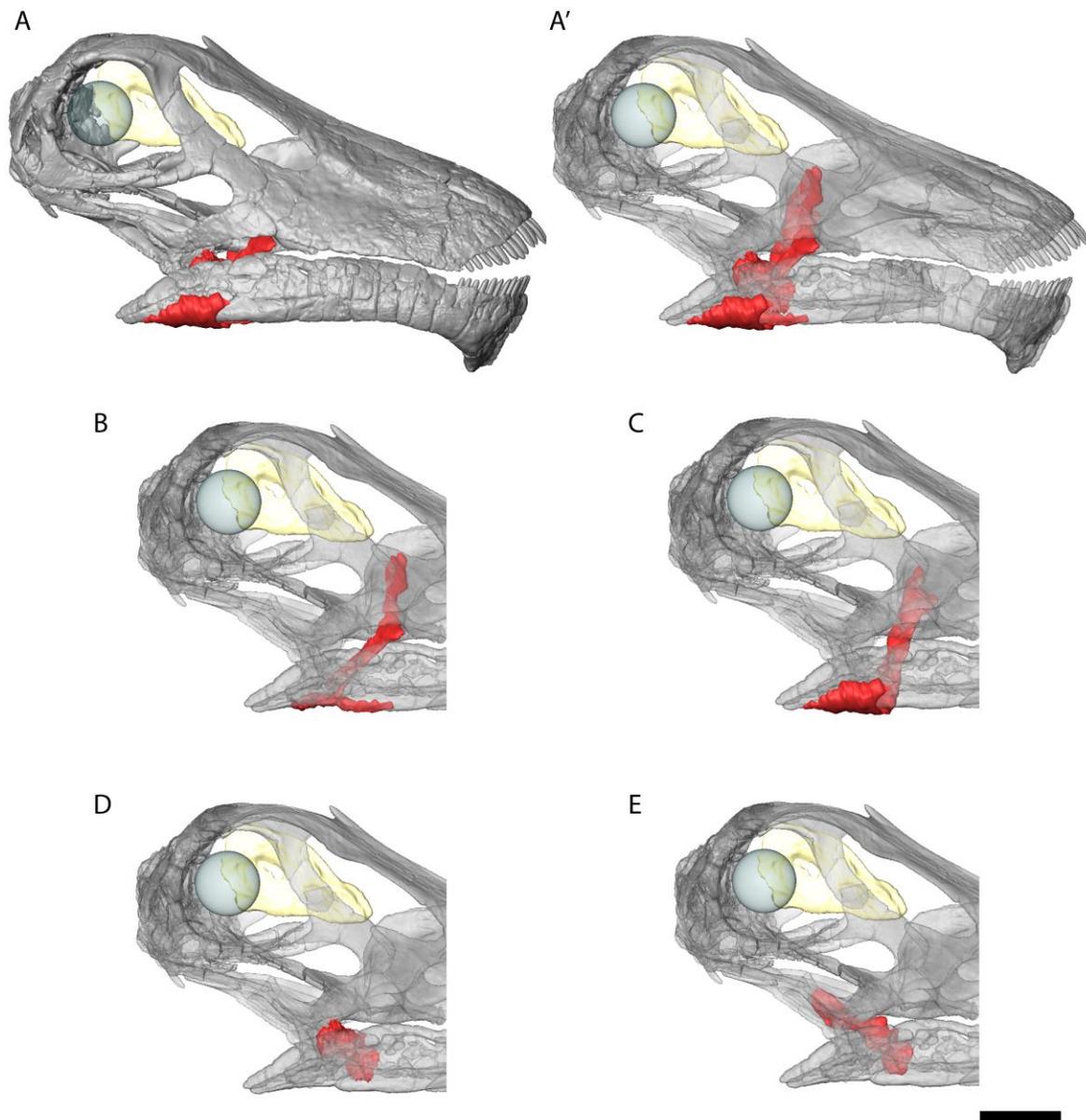


Figura 4-4. Musculatura palatal. A, A', vista general; B, *pterygoideus dorsalis*; C, *pterygoideus ventralis*; D, *adductor mandibulae posterior*; E, reconstrucción alternativa para el *adductor mandibulae posterior*. Escala = 5 cm.

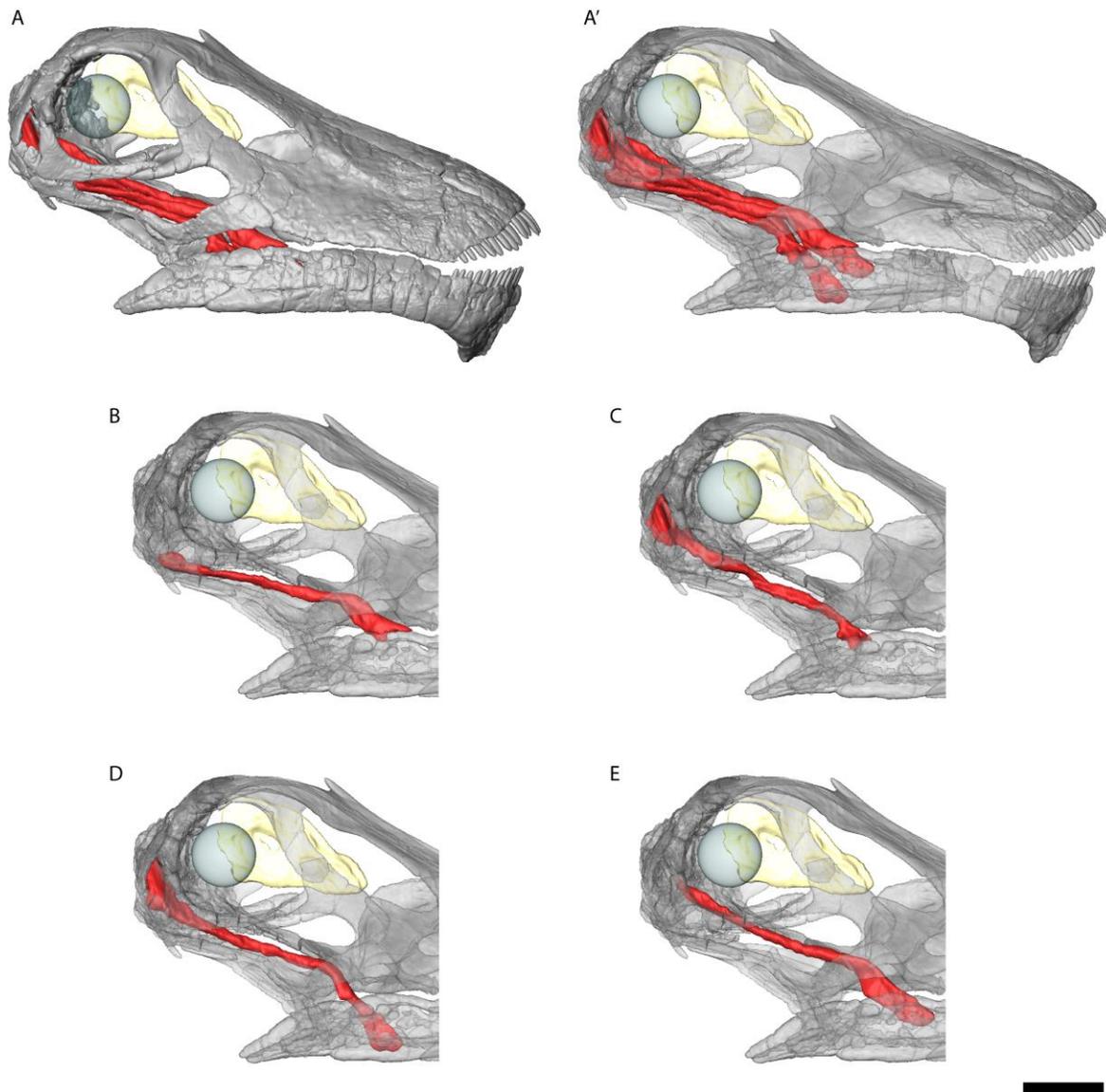


Figura 4-5. Musculatura temporal. A, A', vista general; B, *adductor mandibulae externus superficialis*; C, *adductor mandibulae externus medialis*; D, *adductor mandibulae externus profundus*; E, *pseudotemporalis superficialis*. Escala = 5 cm.

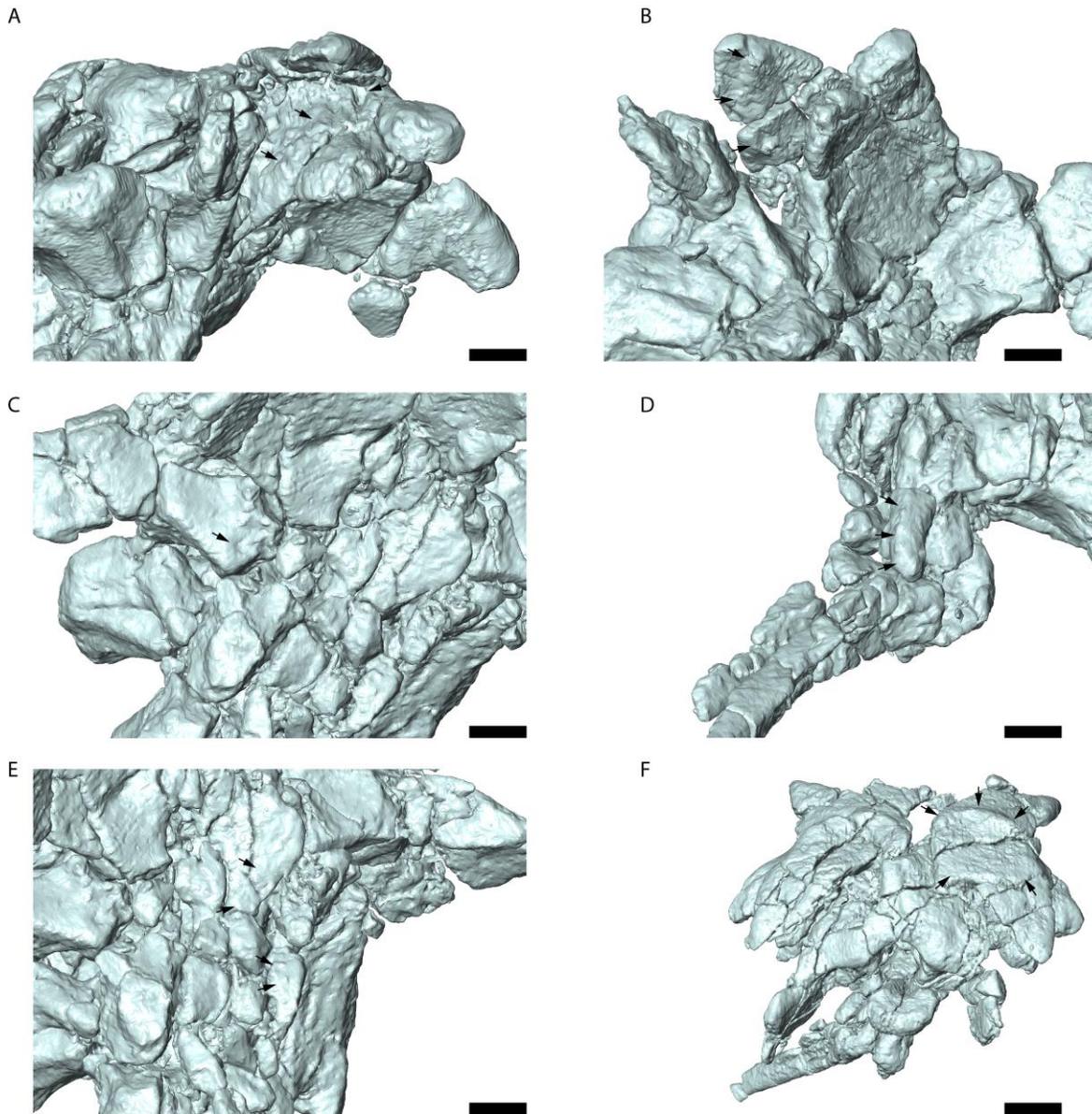
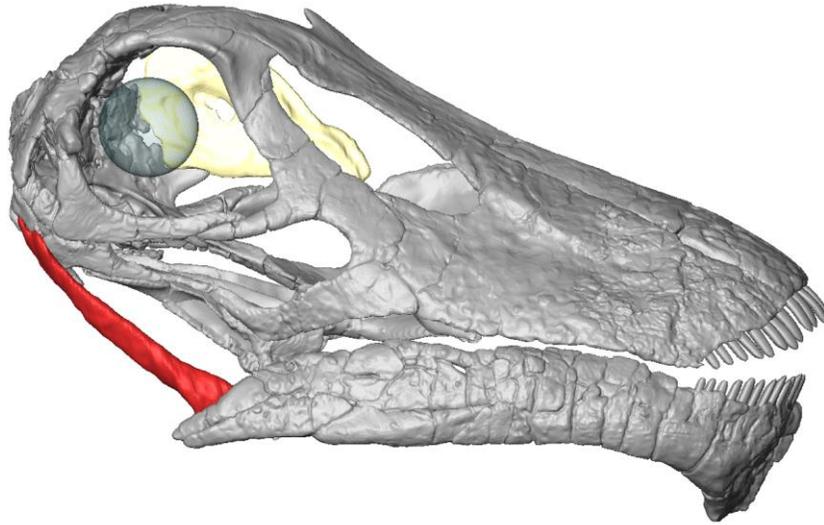


Figura 4-6. Correlatos osteológicos conspicuos en el neurocráneo de *Bajadasaurus*. A, separación *mAMEM*-*mAMEP*; B, origen del *mPsTs*; C, origen del *mLpT*; D, origen del *mPPt*; E, origen de *mRd* y *mRv*; F, concavidad dorsal del parietal considerada como inserción del *mTspCm* en otros estudios. Las flechas negras indican los correlatos osteológicos más fuertes. Escala = 1 cm (A a E); 2 cm (F).

A



B

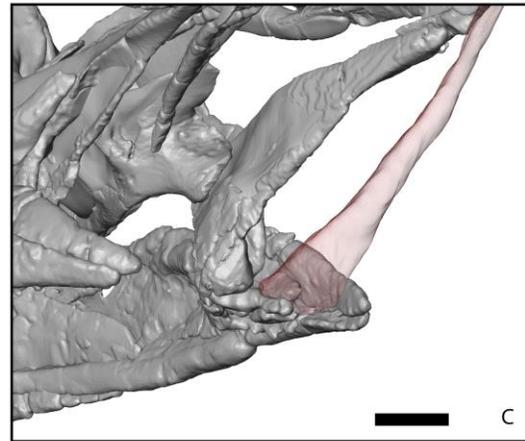
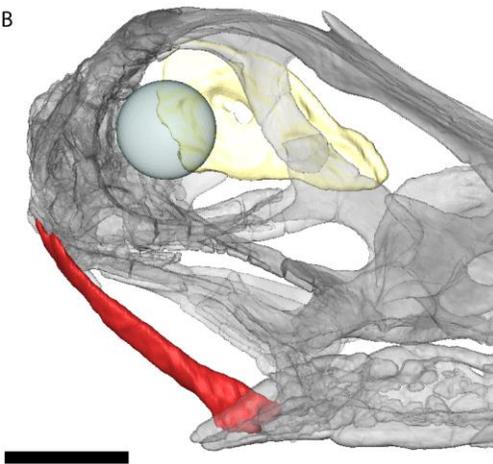


Figura 4-7. Musculatura depresora. A, vista general; B, *depressor mandibulae*; C, detalle del proceso retroarticular. Escala = 5 cm (A, B); 2 cm (C).

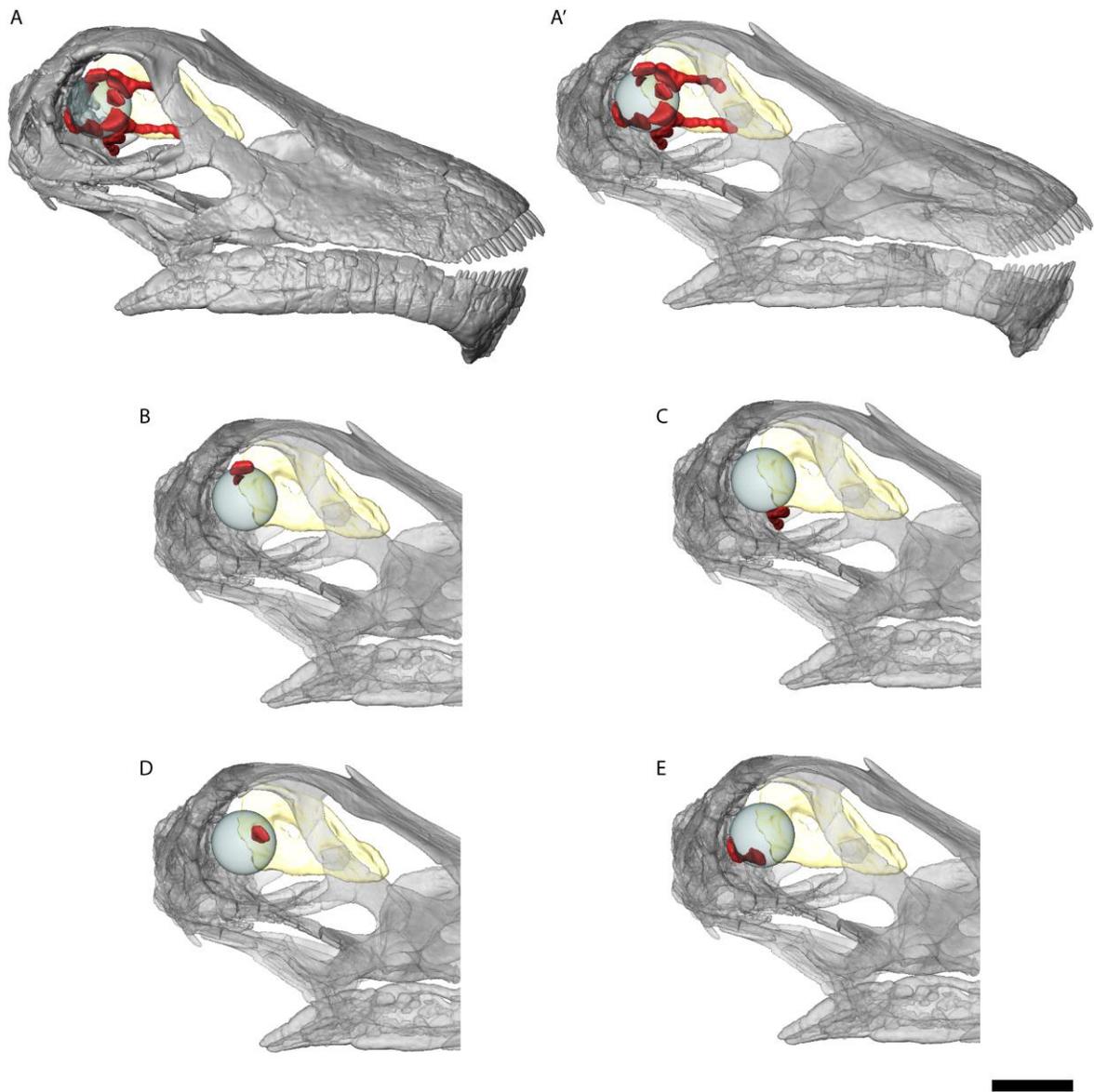


Figura 4-8. Musculatura ocular extrínseca, músculos rectos (*rectus*). A, vista general; B, *rectus dorsalis*; C, *rectus ventralis*; D, *rectus medialis*; E, *rectus lateralis*. Escala = 5 cm.

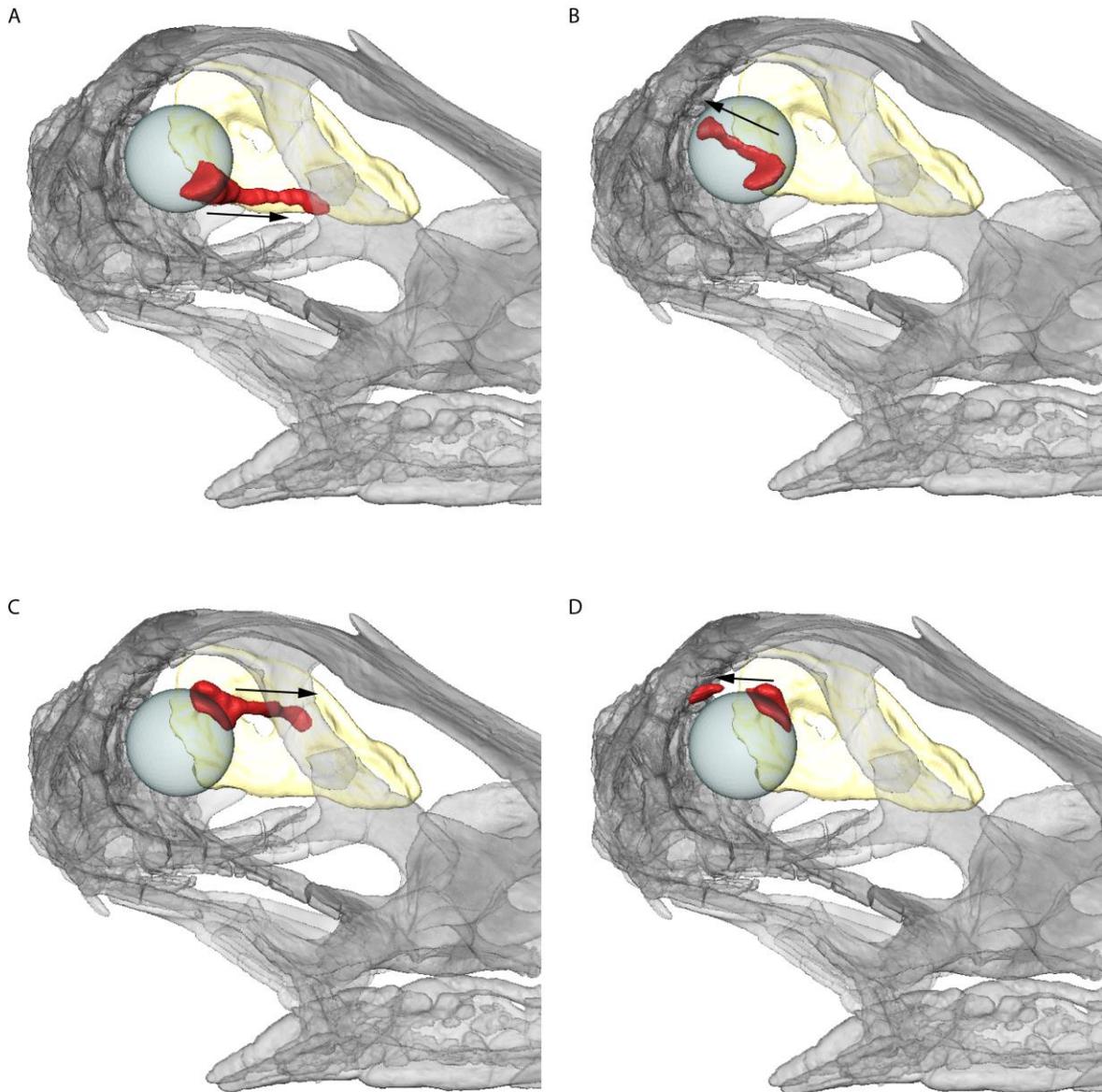


Figura 4-9. Musculatura ocular extrínseca, músculos oblicuos (*obliquus*). A, *obliquus ventralis*; B, reconstrucción alternativa para el *obliquus ventralis*; C, *obliquus dorsalis*; D, reconstrucción alternativa para el *obliquus dorsalis*. Las flechas indican la dirección de acción del músculo, indicando el sentido de rotación del ojo. Escala = 5 cm.

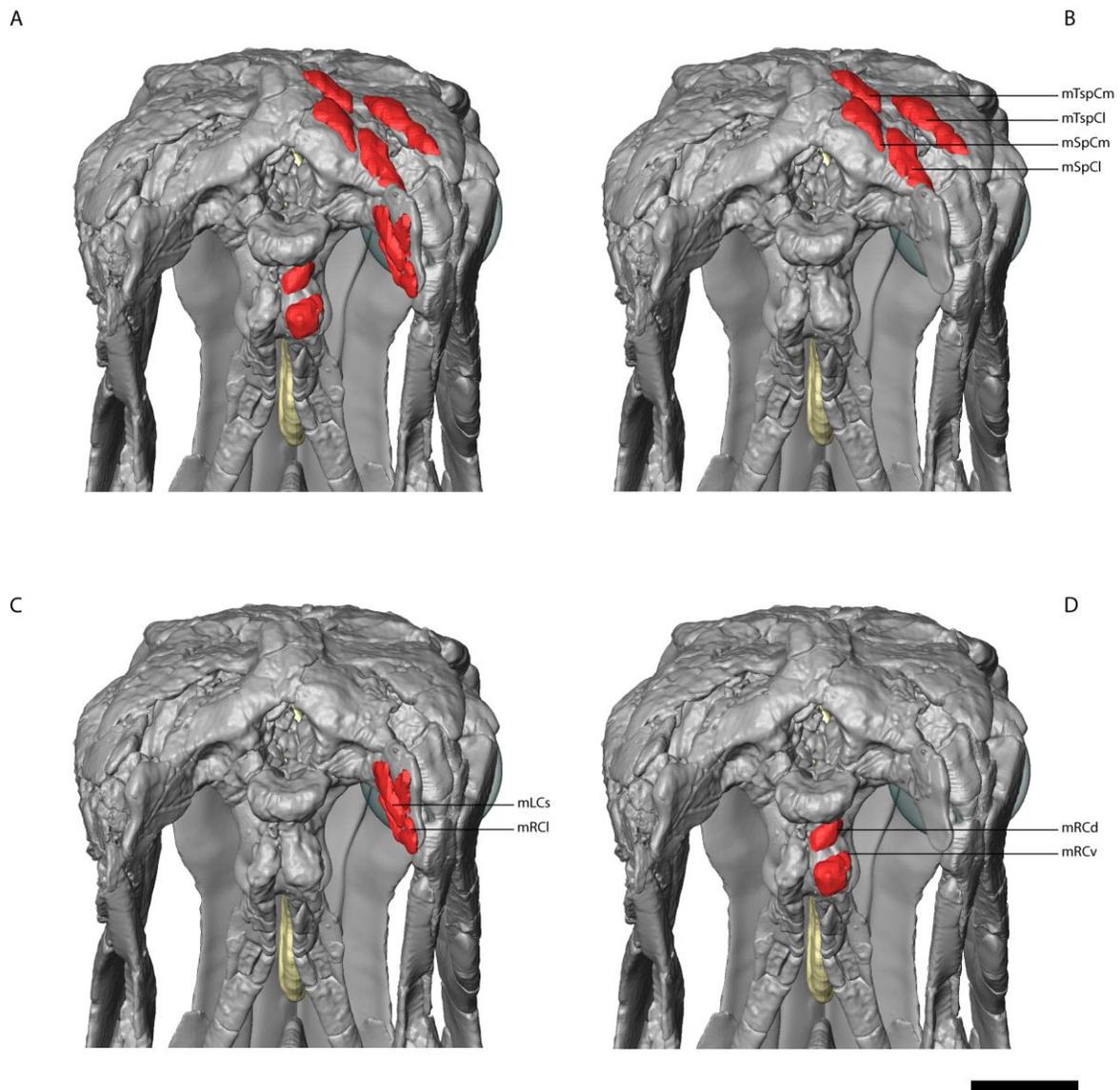


Figura 4-10. Musculatura cervicocraneal. A, vista general; B, musculatura dorsiflexora; C, musculatura lateroflexora; D, musculatura ventroflexora. Los anclajes musculares indicados corresponden exclusivamente a las inserciones de los mismos (porción distal). Escala = 3 cm.

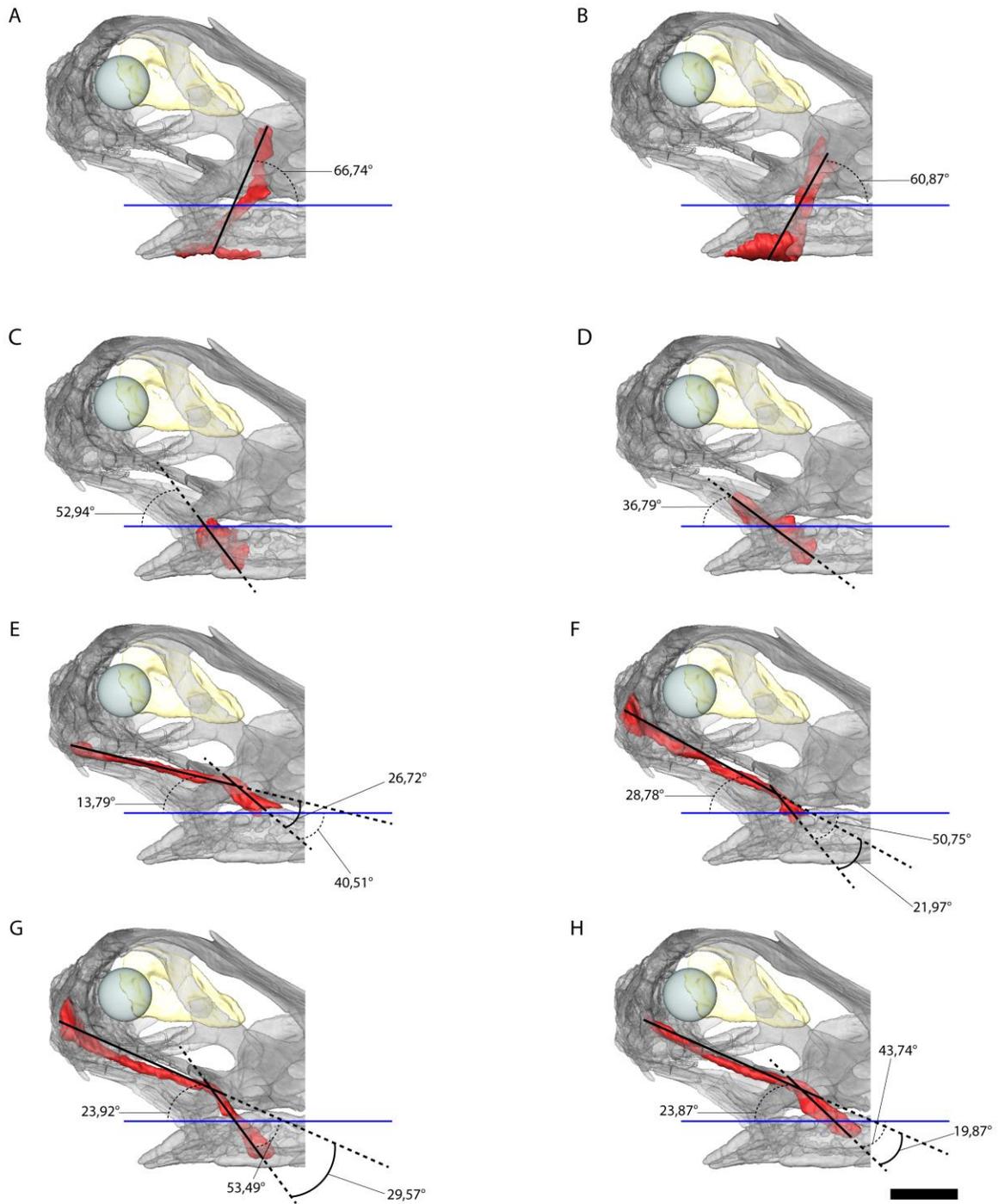


Figura 4-11. Líneas de acción de la musculatura que palatal y temporal en plano sagital. A, *mPtd*; B, *mPtv*; C, *mAMP*; D, *mAMP* (reconstrucción alternativa); E, *mAMES*; F, *mAMEM*; G, *mAMEP*; H, *mPsTs*. Línea azul indica el plano oral, líneas negras indican la línea de acción en las distintas secciones de los músculos, proyectadas como líneas punteadas. Escala = 5 cm.

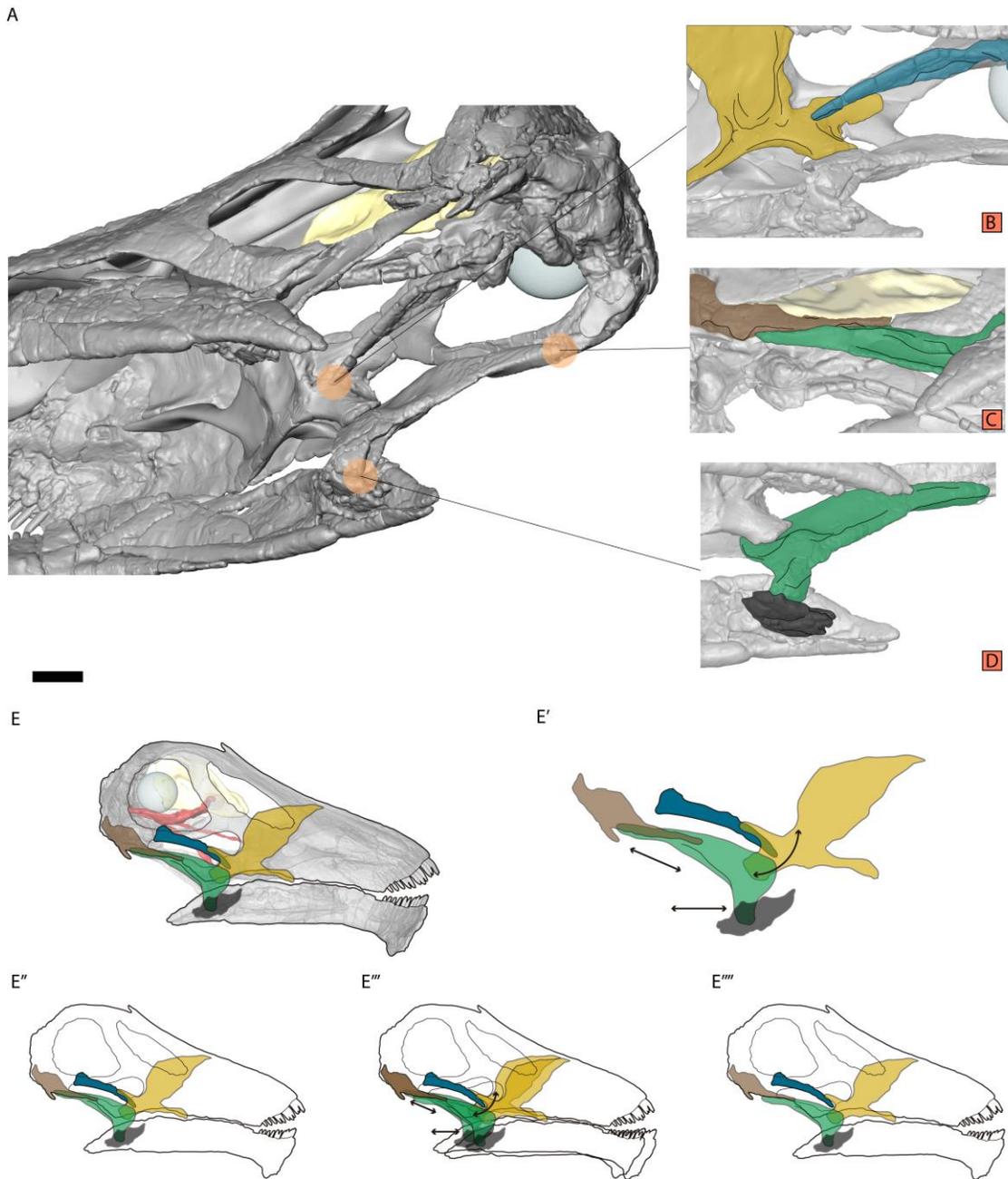


Figura 4-12. Articulaciones potencialmente quinéticas. A, ubicaciones; B, articulación palatobasal; C, articulación ótica; D, articulación mandibular; E-E''', potencial quinesis cranial. En A se observan las posiciones de las articulaciones potencialmente quinéticas, detalladas en B-D. La articulación palatobasal (B) presenta una morfología de mortero en cuenco ancha, lo que potencialmente permitía una rotación del pterigoides (amarillo) respecto al proceso basipterigoideo (azul). La articulación ótica (C) presenta una morfología de superficie plana, la cual permitiría movimientos de desplazamientos paralelo a dicha superficie, implicando un posible desplazamiento del cuadrado (verde) respecto al neurocráneo a través del escamoso (marrón). La articulación

mandibular (D), entre el cuadrado (verde) y el articular (negro), presenta características similares a las de otros taxa con mordida de tipo ortal. La secuencia E-E'''' muestra un hipotético mecanismo de pseudo-palinidad propiciado por las articulaciones palatobasal, ótica y mandibular. E' muestra en detalle los tipos de movimiento asumidos como potencialmente posibles. En E'' se muestra la posición de reposo del sistema, en E''' se observa la superposición entre el estado de reposo y el estado quinético, en E'''' se observa el resultado de la potencial quinesis, propiciando un adelantamiento de la quijada inferior (palinidad) no asociado a variaciones de posición en la articulación mandibular. Escala = 3 cm (A a D; E sin escala).

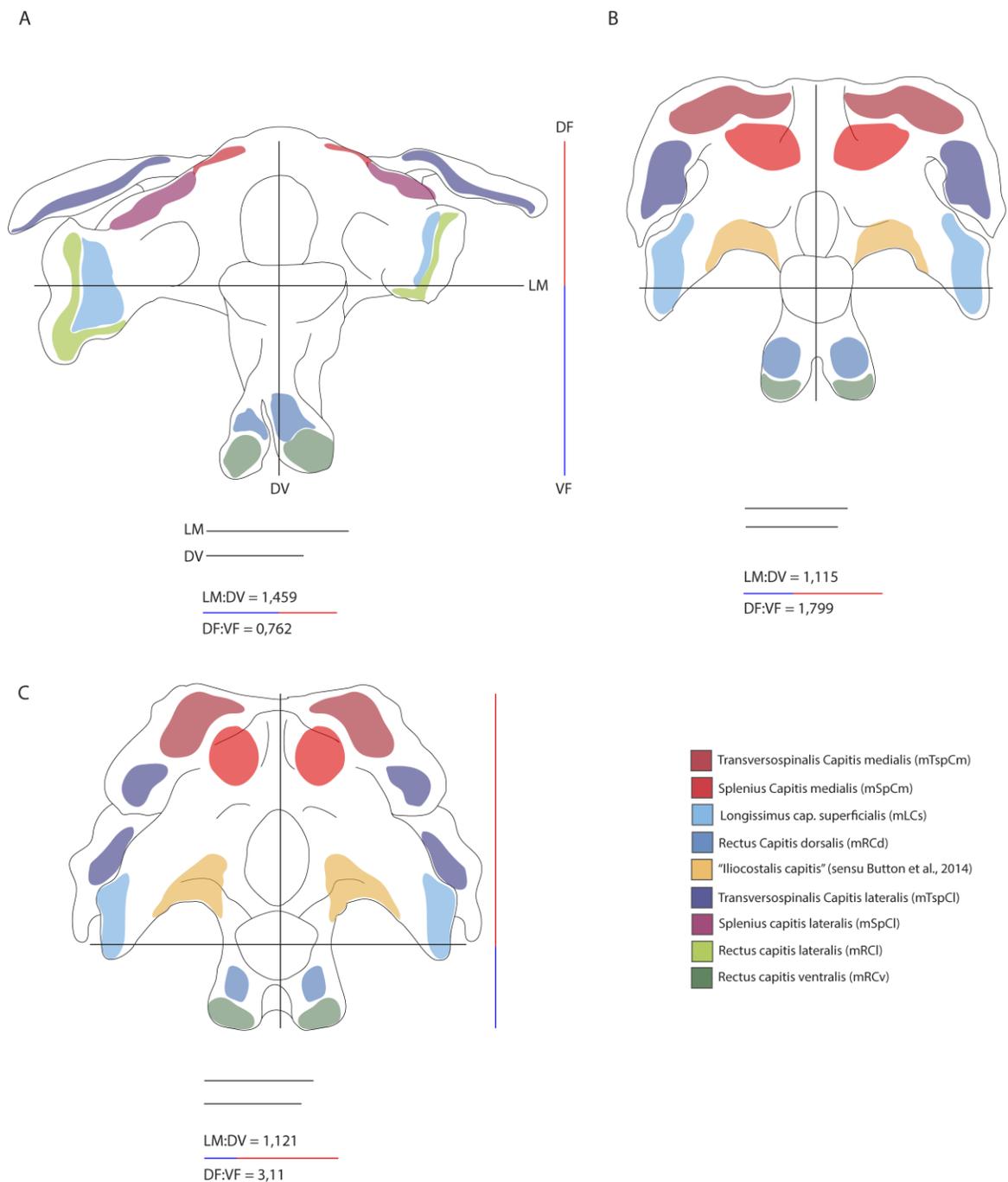


Figura 4-13. Brazos de momento de la musculatura cervicocraneal en Sauropoda. A, *Bajadasaurus*; B, *Diplodocus*; C, *Camarasaurus*. B y C, basado en Button *et al.* (2014) En vista perpendicular al plano que incluye la mayor superficie posible del foramen magnum, la distribución de la musculatura cervicocraneal en *Bajadasaurus* difiere de la misma tanto para *Diplodocus* como para *Camarasaurus*, considerando incluso las diferencias en las reconstrucciones en este estudio y en Button *et al.* (2014). La musculatura ventral al cóndilo occipital en *Bajadasaurus* presenta mayores

brazos de momentos, tanto que los mismos en otros saurópodos (B, C), como respecto a la musculatura dorsal al cóndilo (DF:VF = 0,762). A su vez, *Bajadasaurus* presenta una musculatura lateroflexora con mayores momentos (bilateralmente) que las dorsiflexoras y ventroflexoras combinadas (LM:DV = 1,459), de manera similar pero más pronunciada que en otros saurópodos.

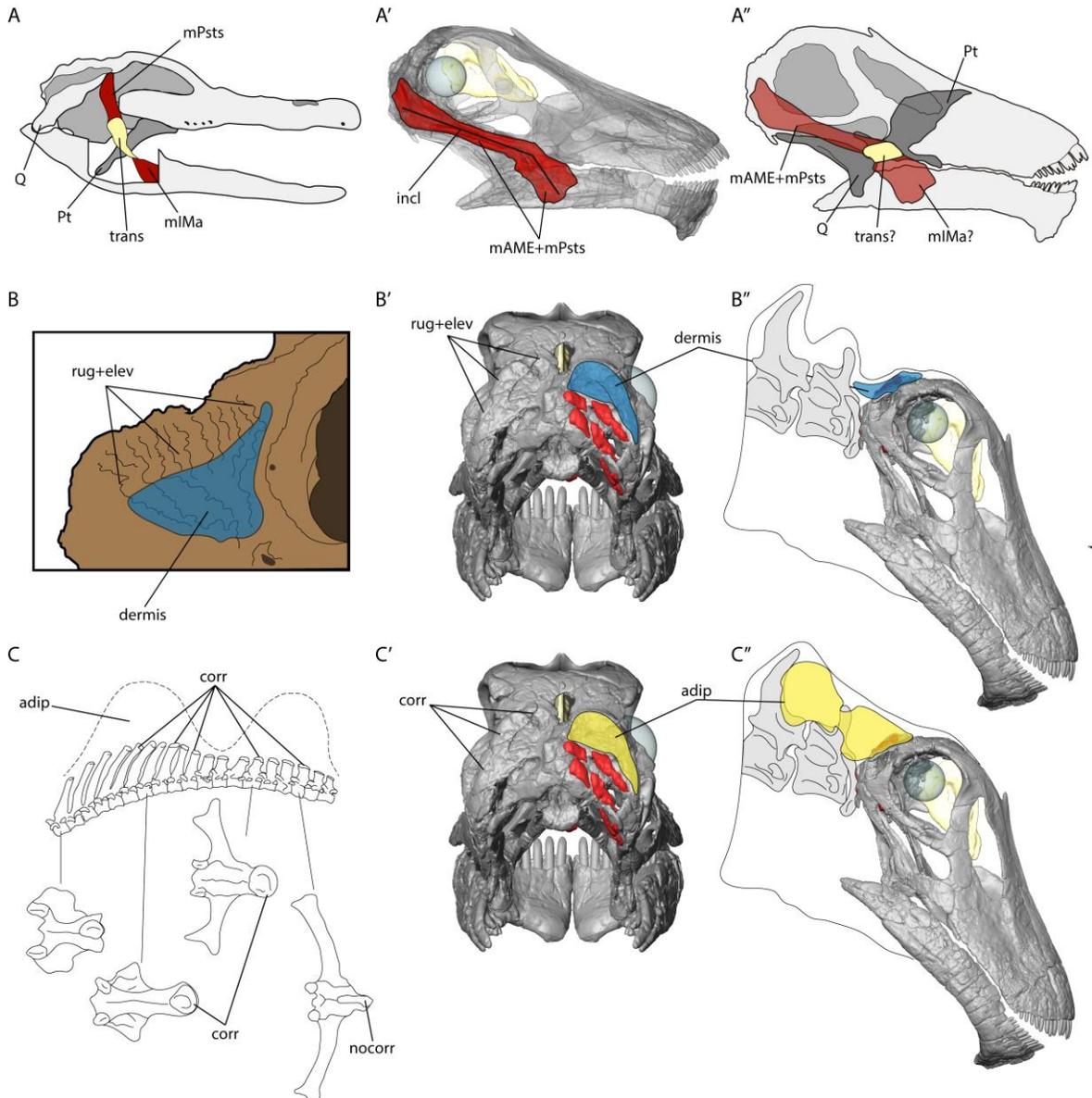


Figura 4-14. Hipótesis inferenciales en *Bajadasaurus*. A, cartílago transiliens en Crocodylia (modificado de Figura 10.5 -c- en Smith-Paredes y Bullar, 2019); A'-A'', hipótesis de presencia en *Bajadasaurus* de un análogo al cartílago transiliens de Crocodylia; B, correlatos osteológicos de tejido dérmico-epidérmico engrosado en el premaxilar de *Hippopotamus amphibius* (modificado de Figura 5-7 -E- en Hieronymus, 2009); B'-B'', hipótesis de recubrimiento dorsal osteodérmico del

techo craneano en *Bajadasaurus*; C, correlatos osteológicos de cuerpos adiposos de concentración en *Camelus bactrianus* (modificado de Figura 1 -A, B- en Peters y Von Den Driesch, 1997); C'-C'', hipótesis de alojamiento de tejido adiposo subcutáneo en *Bajadasaurus*. adip, tejido adiposo; corr, correlato óseo de tejido adiposo; dermis, estructura dérmica engrosada; inc, inclinación media de los haces musculares; mAME, musculatura aductora mandibular externa; mIMa, músculo intramandibularis; mPsts, músculo pseudotemporalis superficialis; nocorr, ausencia de correlato óseo de tejido adiposo; Pt, pterigoides; Q, cuadrado; rug+elev, correlato de estructura epidérmica, en donde aparecen combinadas elevaciones óseas y superficie rugosa (Hieronymus, 2009); trans, cartílago transiliens. Sin escala.

CAPÍTULO V: Biomecánica craniomandibular

V-1. Figuras

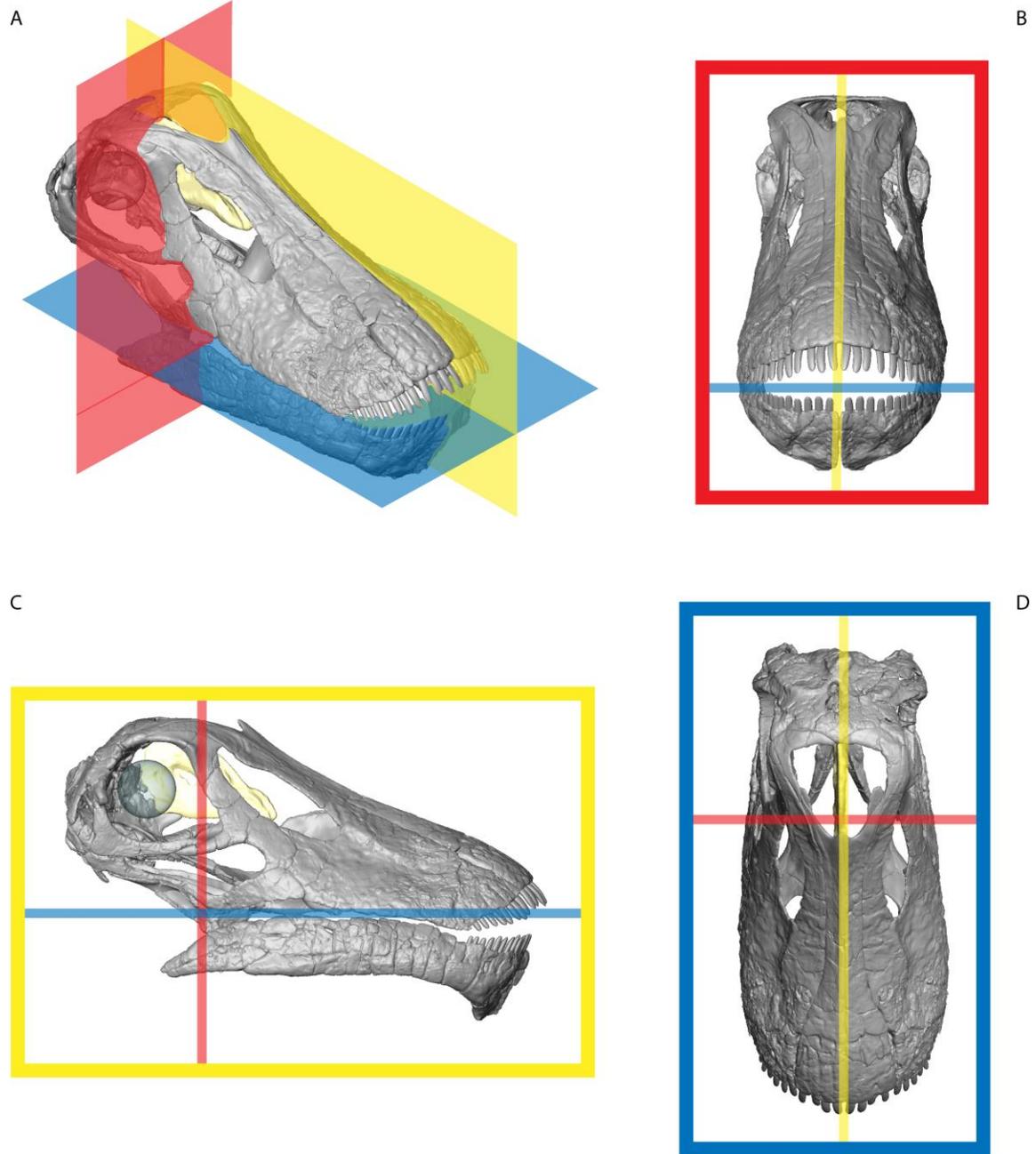


Figura 5-1. Planos anatómicos en el cráneo de *Bajadasaurus*. A, planos anatómicos en vista rostralaterodorsal; B, Vista perpendicular al plano coronal; C, vista perpendicular al plano sagital; D, vista perpendicular al plano ortal. Plano ortal en azul, plano coronal en rojo, plano sagital en amarillo. Sin escala.

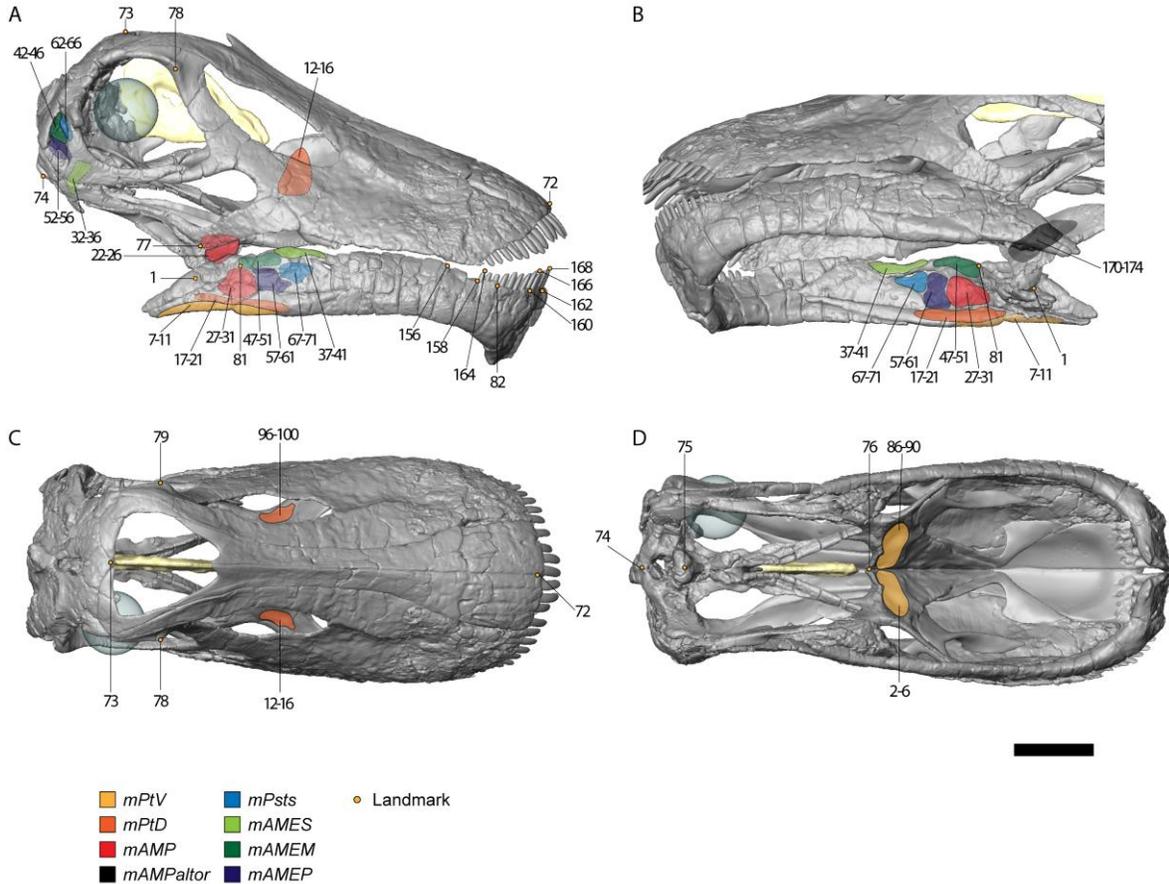
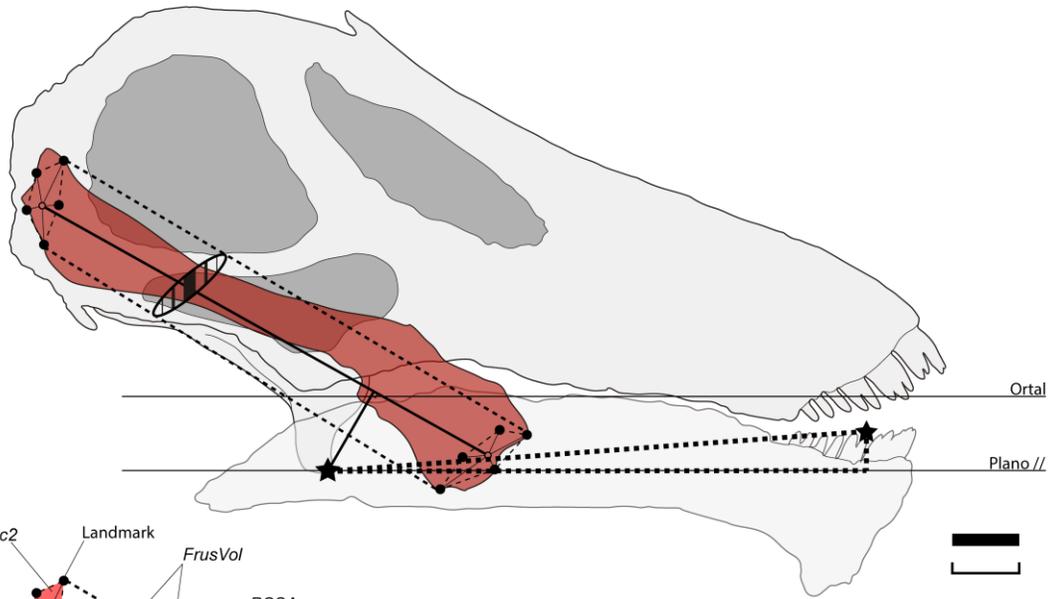
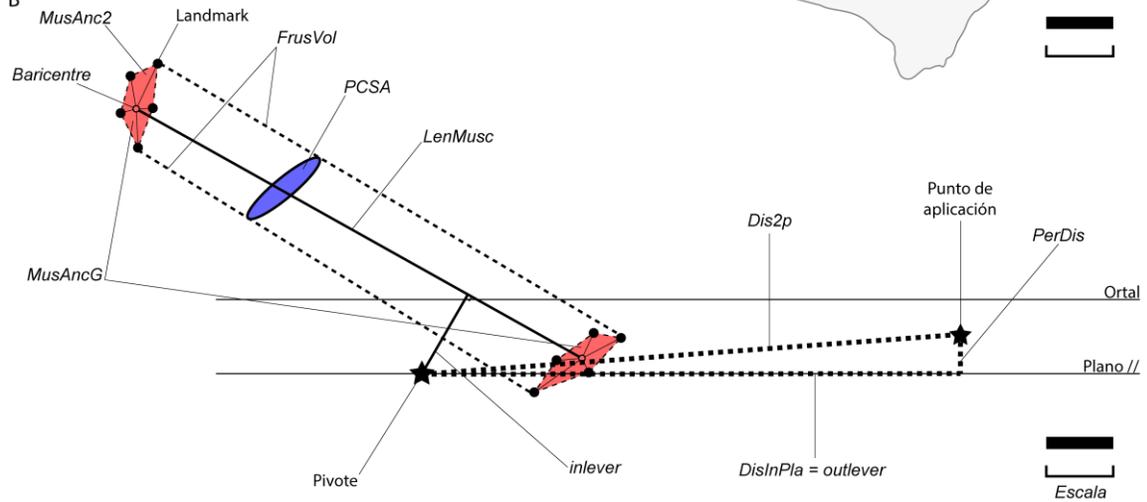


Figura 5-2. Ubicación de landmarks seleccionados en la superficie del cráneo digitalizado de *Bajadasaurus*. A, vista lateral derecha del cráneo; B, vista medioventral de la quijada inferior derecha; C, vista dorsal del cráneo; D, vista ventral del cráneo. Los landmarks marcados en la figura corresponden principalmente a aquellos del sector derecho del cráneo, siendo sus especulares (respecto al plano sagital) no indicados, a excepción de los que señalan el origen de los músculos *mPtV* y *mPtD*, y el landmark 79 (parte de la definición del plano coronal). La correspondencia específica de cada número asignado a cada landmark se detalla en la Tabla 5-2. Escala = 5 cm.

A



B



C

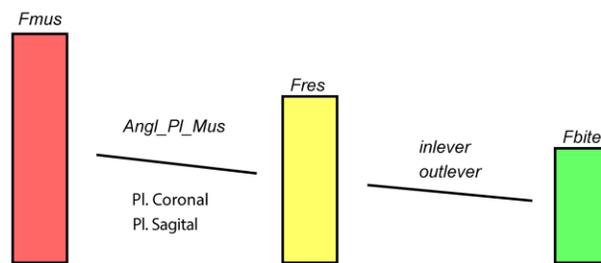


Figura 5-3. Explicación gráfica de funciones del protocolo de obtención de fuerzas musculares a partir de landmarks. A, funciones aplicadas y su relación en el contexto de *Bajadasaurus*; B, funciones aplicadas y su relación de manera aislada; C, efecto de modificación de fuerza muscular neta a fuerza de mordida. Funciones en *itálicas*, puntos de interés en manuscrito. Sin escala.

A

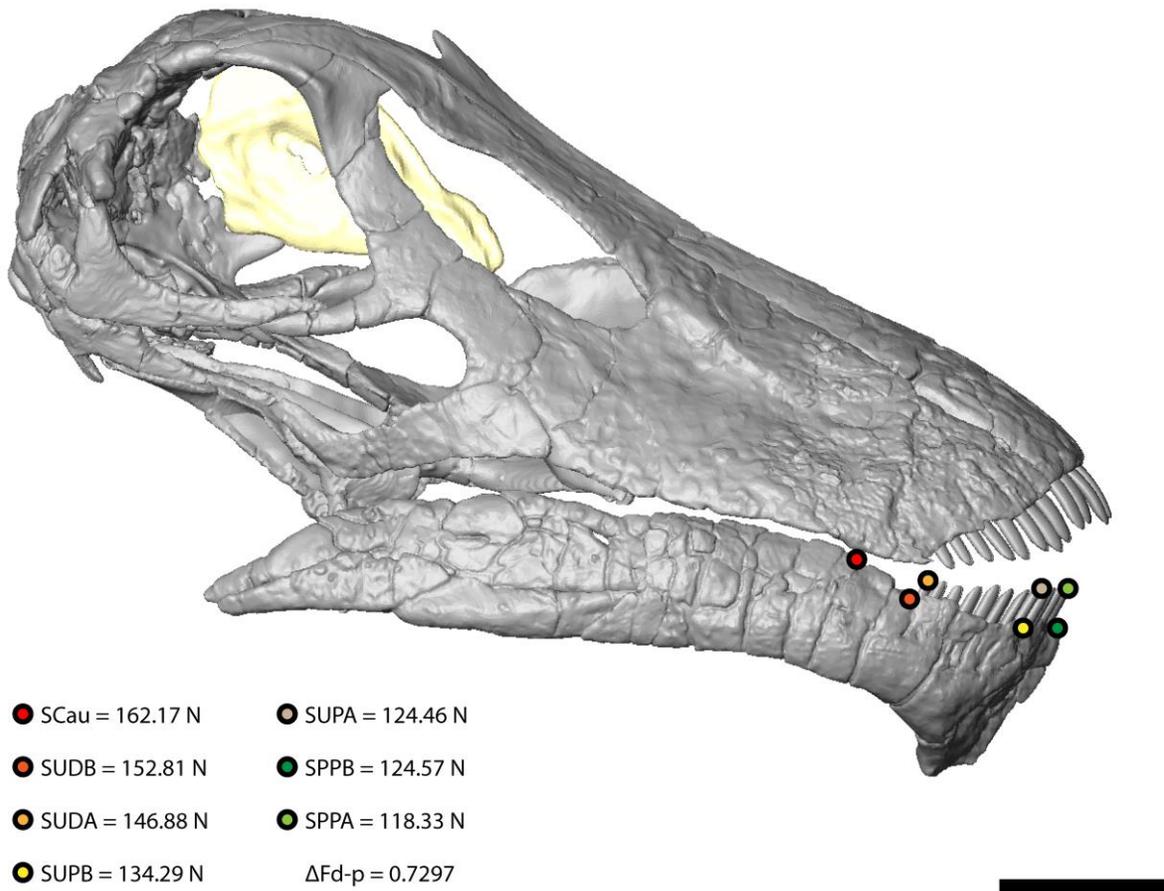


Figura 5-4. Ubicación de puntos de aplicación de fuerza en *Bajadasaurus* y sus respectivos valores. Los valores expresan la sumatoria de las fuerzas aplicadas por toda la musculatura craniomandibular de *Bajadasaurus* en un punto dado. Escala = 5 cm.

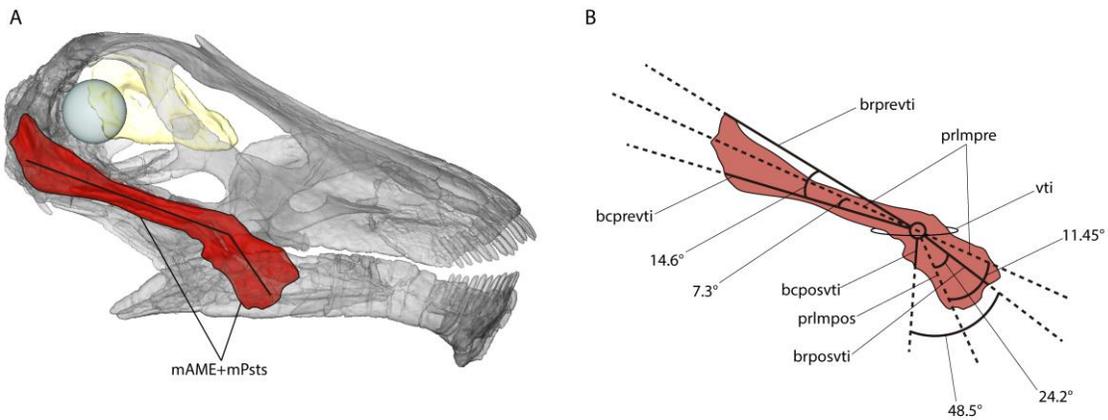


Figura 5-5. Esquema de cambio de ángulo de musculatura temporal en *Bajadasaurus*. A, cráneo de *Bajadasaurus* con musculatura temporal; B, representación esquemática de la variación de ángulos

de la musculatura temporal al atravesar la ventana temporal inferior. Los ángulos expresados representan ángulos tomados en software 3D, por lo que su proyección en la figura (en 2D) varía del que se puede tomar a partir de la misma. bcpovti, borde caudal muscular posterior (ventral) a la ventana temporal inferior; bcpovti, borde caudal muscular previo (dorsal) a la ventana temporal inferior; brpovti, borde rostral muscular posterior (ventral) a la ventana temporal inferior; brpovti, borde rostral muscular previo (dorsal) a la ventana temporal inferior; mAME+mPsts, musculatura temporal incluyendo al grupo aductor mandibular externo y al músculo *pseudotemporalis superficialis*; prlmpos, proyección de la línea media del haz muscular posterior (ventral) a la ventana temporal inferior; prlmpre, proyección de la línea media del haz muscular previo (dorsal) a la ventana temporal inferior; vti, ventana temporal inferior. Sin escala.

V-2. Tablas

Tabla 5-1. Taxa estudiados.

Grupo	Taxón	Ejemplar	Referencia
Theropoda	<i>Allosaurus fragilis</i>	MOR 693	Lautenschlager, 2015
Theropoda	<i>Tyrannosaurus rex</i>	BHI 3033	Lautenschlager, 2015; Cost et al., 2019
Theropoda	<i>Erlikosaurus andrewsi</i>	IGM 100/111	Lautenschlager, 2013
Sauropodomorpha	<i>Plateosaurus engelhardti</i>	MB.R. 1937	Button et al., 2016; Lautenschlager et al., 2016
Sauropoda	<i>Camarasaurus lentus</i>	DINO 28	Button et al., 2014; 2016; Lautenschlager et al., 2016
Sauropoda	<i>Bajadasaurus pronuspinax</i>	MMCh-Pv 75	Este estudio

Tabla 5-2. Selección de landmarks para los taxa estudiados. *Bajadasaurus* (181); *Erlikosaurus* (171); *Camarasaurus*, *Plateosaurus*, *Tyrannosaurus* y *Allosaurus* (101). Rasgos (excepto aclarados dentro de tabla): (1), Unión Temporomandibular derecha, landmark: 1; (2), *mPtV* derecho origen, landmarks: 2-6; (3), *mPtV* derecho inserción, landmarks: 7-11; (4), *mPtD* derecho origen, landmarks: 12-16; (5), *mPtD* derecho inserción, landmarks: 17-21; (6), *mAMP* derecho origen, landmarks: 22-26; (7), *mAMP* derecho inserción, landmarks: 27-31; (8), *mAMES* derecho origen, landmarks: 32-36; (9), *mAMES* derecho inserción, landmarks: 37-41; (10), *mAMEM* derecho origen, landmarks: 42-46; (11), *mAMEM* derecho inserción, landmarks: 47-51; (12), *mAMEP* derecho origen, landmarks: 52-56; (13), *mAMEP* derecho inserción, landmarks: 57-61; (14), *mPsTs* derecho origen, landmarks: 62-66; (15), *mPsTs* derecho inserción, landmarks: 67-71; (16), Plano sagital, landmarks: 72-76; (17), Plano transversal, landmarks: 77-80; (18), Plano ortal, landmarks: 81-84; (19), Unión Temporomandibular izquierda, landmark: 85; (20), *mPtV* izquierdo origen, landmarks: 86-90; (21), *mPtV* izquierdo inserción, landmarks: 91-95; (22), *mPtD* izquierdo origen, landmarks: 96-100; (23), *mPtD* izquierdo inserción, landmarks: 101-105; (24), *mAMP* izquierdo origen, landmarks: 106-110; (25), *mAMP* izquierdo inserción, landmarks: 111-115; (26), *mAMES* izquierdo origen, landmarks: 116-120; (27), *mAMES* izquierdo inserción, landmarks: 121-125; (28), *mAMEM* izquierdo origen, landmarks: 126-130; (29), *mAMEM* izquierdo inserción, landmarks: 131-135; (30), *mAMEP* izquierdo origen, landmarks: 136-140; (31), *mAMEP* izquierdo inserción, landmarks: 141-145; (32), *mPsTs* izquierdo origen, landmarks: 146-150; (33), *mPsTs* izquierdo inserción, landmarks: 151-155; (34), Aplicación fuerza (caudal), landmarks: 156 (D) y 157 (I); (35), Aplicación fuerza (último diente, base), landmarks: 158 (D) y 159 (I); (36), Aplicación fuerza (diente alineado al último diente

premaxilar, base), landmarks: 160 (D) y 161 (I); (37), Aplicación fuerza (diente alineado al primer diente premaxilar, base), landmarks: 162 (D) y 163 (I); (38), Aplicación fuerza (último diente, ápice), landmarks: 164 (D) y 165 (I); (39), Aplicación fuerza (diente alineado al último diente premaxilar, ápice), landmarks: 166 (D) y 167 (I); (40), Aplicación fuerza (diente alineado al primer diente premaxilar, ápice), landmarks: 168 (D) y 169 (I); (41), *mAMP* derecho origen alternativo, landmarks: 170-174; (42), *mAMP* izquierdo origen alternativo, landmarks: 175-179; (43), Puntos de toma de escala, landmarks: 180-181.

Taxón	<i>Bajadasaurus</i>	<i>Camarasaurus</i>	<i>Plateosaurus</i>	<i>Erlikosaurus</i>	<i>Tyrannosaurus</i>	<i>Allosaurus</i>
Filiación	Dicraeosauridae	Macronaria	Sauropodomorpha	Theropoda	Theropoda	Theropoda
Rasgo						
1	X	X	X	X	X	X
2	X	X	X	X	X	X
3	X	X	X	X	X	X
4	X	X	X	X	X	X
5	X	X	X	X	X	X
6	X	X	X	X	X	X
7	X	X	X	X	X	X
8	X	X	X	X	X	X
9	X	X	X	X	X	X
10	X	X	X	X	X	X
11	X	X	X	X	X	X
12	X	X	X	X	X	X
13	X	X	X	X	X	X
14	X	X	X	X	X	X
15	X	X	X	X	X	X
16	X	X	X	X	X	X
17	X	X	X	X	X	X
18	X	X	X	X	X	X
19	X	X	X	X	X	X
20	X	-	-	X	-	-
21	X	-	-	X	-	-
22	X	-	-	X	-	-
23	X	-	-	X	-	-
24	X	-	-	X	-	-
25	X	-	-	X	-	-
26	X	-	-	X	-	-
27	X	-	-	X	-	-
28	X	-	-	X	-	-
29	X	-	-	X	-	-
30	X	-	-	X	-	-
31	X	-	-	X	-	-
32	X	-	-	X	-	-
33	X	-	-	X	-	-
34	X	X (86-87)	X (86-87)	X	X (86-87)	X (86-87)
35	X	X (88-89)	X (88-89)	X	X (88-89)	X (88-89)
36	X	X (90-91)	X (90-91)	X	X (90-91)	X (90-91)

37	X	X (92-93)	X (92-93)	X	X (92-93)	X (92-93)
38	X	X (94-95)	X (94-95)	X	X (94-95)	X (94-95)
39	X	X (96-97)	X (96-97)	X	X (96-97)	X (96-97)
40	X	X (98-99)	X (98-99)	X	X (98-99)	X (98-99)
41	X	-	-	-	-	-
42	X	-	-	-	-	-
43	X	X (100-101)	X (100-101)	X (170-171)	X (100-101)	X (100-101)
Escala	387,1 mm	100 mm	100 mm	100 mm	100 mm	100 mm

Tabla 5-3. Variables biomecánicas. SCSA, sumatoria de CSA; SFmusc, sumatoria de fuerza generadas por la masa muscular; SFres, sumatoria de fuerzas resultantes afectadas por la angularidad de la musculatura respecto al plano ortal; SCAU, sumatoria de fuerzas de mordida aplicadas en el punto más caudal de la quijada; SUDB, sumatoria de fuerzas de mordida aplicadas en la base del último diente de la quijada inferior; SUPB, sumatoria de fuerzas de mordida aplicadas en la base del diente alineado al último diente premaxilar en la quijada inferior; SPPB, sumatoria de fuerzas de mordida aplicadas en la base del diente rostral de la quijada inferior; SUDA, sumatoria de fuerzas de mordida aplicadas en el ápice del último diente de la quijada inferior; SUPA, sumatoria de fuerzas de mordida aplicadas en el ápice del diente alineado al último diente premaxilar en la quijada inferior; SPPA, sumatoria de fuerzas de mordida aplicadas en el ápice del diente rostral de la quijada inferior. Todas las fuerzas de mordida consideran el factor de corrección propuesto por Lautenschlager (2013) para compensar la falta de pinnación.

	<i>Bajadasaurus</i>	<i>Camarasaurus</i>	<i>Plateosaurus</i>	<i>Allosaurus</i>	<i>Tyrannosaurus</i>	<i>Erlikosaurus</i>
SCSA	973,73507	2091,8643	2225,5509	32175,501	172151,62	909,35996
SFmusc	438,18073	941,3309	1001,49787	14478,975	77468,217	409,21195
SFres	334,8118	820,72799	841,23346	11623,155	62622,895	319,55657
SCAU	162,174943	738,00865	656,72287	6128,7175	41542,82	150,769488
SUDB	152,808662	738,14997	456,50062	4758,7765	39697,634	126,730735
SUPB	134,291666	469,50916	260,72359	3130,0174	24671,883	77,183655
SPPB	124,572524	400,94597	231,46775	2835,1756	21168,85	68,363578
SUDA	146,877752	703,93484	454,12691	4680,912	39607,054	123,992867
SUPA	124,458379	425,23603	256,16496	3296,8686	24120,617	76,704546
SPPA	118,332679	379,46282	231,18757	2888,4815	21578,622	68,359306
Min/max	0,72966068	0,5140728	0,35203216	0,462605	0,509567	0,45640291

Tabla 5-4. Validación de resultados. Estimación de áreas de sección fisiológica para cada músculo analizado, según las metodologías de Lautenschlager (2013) y la de este estudio. Si bien el presente estudio estima en promedio áreas de sección fisiológicas menores para *Erlikosaurus*, respecto al estudio de Lautenschlager (2013), dichas diferencias de medias no son estadísticamente significativas.

Músculo (CSA)	Lautenschlager, 2013	Este estudio	Relación
---------------	----------------------	--------------	----------

<i>mPtV</i>	404,76	128,3193	3,1543
<i>mPtD</i>	124,3	153,6425	0,8090
<i>mAMP</i>	77,48	202,392	0,3828
<i>mAMES</i>	184,79	97,91535	1,8872
<i>mAMEM</i>	170,66	110,4177	1,5456
<i>mAMEP</i>	173,56	68,67471	2,5273
<i>mPsTs</i>	79,45	147,9984	0,5368
Media	173,571429	129,908566	1,3361

Tabla 5-5. Comparación entre estimaciones de sección transversal fisiológica, con base en *Bajadasaurus*. MusAncG representa la estimación basada en el promedio de las superficies de anclaje para un músculo; FrusVol, recuperada de Young *et al.* (2012), representa la estimación basada en la división del volumen muscular respecto a la longitud del haz muscular (frústulo).

Músculo	MusAncG	FrusVol	Relación
<i>mPtV</i>	207,5024	171,3031	1,2113
<i>mPtD</i>	219,9872	215,7016	1,0199
<i>mAMP</i>	287,0327	287,0327	1
<i>mAMES</i>	44,70788	44,40489	1,0068
<i>mAMEM</i>	59,38716	53,05765	1,1193
<i>mAMEP</i>	106,0926	102,0253	1,0399
<i>mPsTs</i>	49,02513	48,42352	1,0124
Media	139,10501	131,70697	1,05617

Tabla 5-6. Homologación de puntos de aplicación de fuerza de mordida de otros estudios para con el presente.

Este estudio	Lautenschlager, 2013	Lautenschlager <i>et al.</i> , 2016	Button <i>et al.</i> , 2014	Button <i>et al.</i> , 2016	Sakamoto, 2022
CAU	<i>Caudal tooth</i>	Landmark 13	<i>Posterior</i>	X	<i>Posterior</i>
UDB	X	X	X	X	X
UPB	X	X	X	X	X
PPB	<i>Tip of snout</i>	Landmark 1	X	X	X

UDA	X	Landmark 7	X	<i>Posterior bite</i>	X
UPA	X	Landmark 5	X	<i>Mid bite</i>	X
PPA	<i>Rostral tooth</i>	Landmark 9	<i>Anterior</i>	<i>Anterior bite</i>	<i>Anterior</i>

Tabla 5-7. Variación angular en la musculatura temporal de *Bajadasaurus*.

	<i>mAMES</i>	<i>mAMEM</i>	<i>mAMEP</i>	<i>mPsTs</i>	Promedio
Ángulo caudal	147°	121,4°	146°	156,3°	142,68°
Ángulo rostral	161,6°	177,1°	160,4°	158°	164,28°
					153,48°
Inclinación ventral (180° - Promedio)					26,52°
Ángulos de musculatura temporal (mtemp)					
Ángulo plano ortal y borde caudal de mtemp (pre ventana temporal inf)					137,1°
Ángulo plano ortal y borde rostral de mtemp (pre ventana temporal inf)					122,5°
Promedio ángulo plano ortal (eje central pre-vti)					129,8°
Ángulo borde rostral y borde caudal de mtemp (pre ventana temporal inf)					-14,6°
Ángulo plano ortal y borde caudal de mtemp (post ventana temporal inf)					94,1°
Ángulo plano ortal y borde rostral de mtemp (post ventana temporal inf)					142,6°
Promedio ángulo plano ortal (eje central post-vti)					118,35°
Ángulo borde rostral y borde caudal de mtemp (post ventana temporal inf)					48,5°
Ángulo eje central pre-vti y post-vti					11,45°

V-3. Funciones generadas

Escala <- function(E1, E2, Scale_number)

Genera el factor de corrección por escala. Calcula la distancia 3D entre los landmarks **E1** y **E2**, y luego divide al **Scale_number** por esa distancia. Posteriormente, al resultado de esta función, dentro del script, hay que llamarla *Sca* dado que así es como se llama dentro de cada una de las funciones que calculan distancias, áreas o volúmenes. Al existir esta función, las magnitudes resultantes de las distintas funciones siguientes van a estar supeditadas a los que se seleccione para **Scale_number**. Por ejemplo, si **Scale_number** es un número que representa la distancia en cm, todas las funciones estarán en cm. Si un **Scale_number** es 10 veces mayor al caso anterior, será en mm.

```
Escala <- function(E1, E2, Scale_number){
  E <- (sqrt((E2[,1,]-E1[,1,])^2 + (E2[,2,]-E1[,2,])^2 +
            (E2[,3,]-E1[,3,])^2))
  Scale_number/E
}
```

inlever <- function (pivote, origin, insertion)

Genera un vector con distancia mínima entre el pivote y un vector generado entre los puntos del origen (**origin**) y la inserción (**insertion**) del músculo. El vector de distancia mínima corresponde al vector, perpendicular al vector origen-insertion, que incluye al punto pivote. Luego calcula la distancia de este vector. Cada uno de los argumentos debe ser un landmark 3D. Equivale al inlever. El resultado es una magnitud (dependiente de *Escala*).

```
inlever <- function (pivote, origin, insertion) {
  union_O_I <- c((insertion[,1,]-origin[,1,]), (insertion[,2,]-
origin[,2,]),
                (insertion[,3,]-origin[,3,]))
  x_un <- origin[,1,] + union_O_I[1]
  y_un <- origin[,2,] + union_O_I[2]
  z_un <- origin[,3,] + union_O_I[3]
  aa <- c(union_O_I[1], union_O_I[2], union_O_I[3])
  axb <- sqrt ( ( (union_O_I[2] * pivote[,3,]) - (union_O_I[3] *
pivote[,2,]) )^2
                + ( (union_O_I[1] * pivote[,3,]) - (union_O_I[3] *
pivote[,1,]) )^2
```

```

+ ( (union_O_I[1] * pivote[,2,]) - (union_O_I[2] *
pivote[,1,]) )^2 )
      aia <- sqrt ( (pivote[,1,])^2 + (pivote[,2,])^2 +
(pivote[,3,])^2 )
      inlever <- (Sca)*(axb)/(aia)
}

```

Plano ortal

```

nort <- c( ( ((lmar[82,2,]-lmar[81,2,])*(lmar[83,3,]-lmar[81,3,])) -
((lmar[82,3,]- lmar[81,3,])*(lmar[83,2,]-lmar[81,2,])) ) ,
          ( ((lmar[82,1,]-lmar[81,1,])*(lmar[83,3,]-lmar[81,3,])) -
((lmar[82,3,]- lmar[81,3,])*(lmar[83,1,]-lmar[81,1,])) ) ,
          ( ((lmar[82,1,]-lmar[81,1,])*(lmar[83,2,]-lmar[81,2,])) -
((lmar[82,2,]- lmar[81,2,])*(lmar[83,1,]-lmar[81,1,])) ) )
plinor <- c( nort[1], nort[2], nort[3],
( (nort[1]*lmar[81,1,])+(nort[2]*lmar[81,2,])+(nort[3]*lmar[81,3,]) ) )

```

Plano paralelo al plano ortal que incluye al pivote

```

aor <- plinor[1]
bor <- plinor[2]
cor <- plinor[3]
dor <- plinor[4]
apiv <- aor
bpiv <- bor
cpiv <- cor
dpiv <- (aor * (-lmar[1,1,]) + bor * (-lmar[1,2,]) + cor * (-lmar[1,3,]))

```

PerDis <- function (xpun,ypun,zpun)

Calcula la distancia entre un punto de aplicación de fuerza y un plano paralelo al plano ortal (que incluya al pivote) calculado previamente como vector. Los tres argumentos son las tres componentes del landmark del punto de aplicación. El resultado es una magnitud (dependiente de *Escala*).

```

PerDis <- function (xpun,ypun,zpun) {(Sca)*(apiv*xpun + bpiv*ypun +
cpiv*zpun + dpiv) / sqrt((apiv^2)+(bpiv^2)+(cpiv^2)) }

```

Dis2p <- function(x1,x2,y1,y2,z1,z2)

Calcula la distancia entre el punto de aplicación de fuerza y el pivote, siendo indistinto cuál sea el punto 1 y el 2. Los argumentos son las componentes de los landmarks. El resultado es una magnitud (dependiente de *Escala*).

```
Dis2p <- function(x1,x2,y1,y2,z1,z2) { (Sca)*(sqrt(((x2-x1)^2)+((y2-y1)^2)+((z2-z1)^2))) }
```

DisInPla <- function (diship, disop)

Calcula la distancia entre el pivote y el punto de aplicación de fuerza proyectado en el plano paralelo al plano ortal que incluye al pivote. Equivale al outlever. Los argumentos son los resultados de *PerDis* y *Dis2p* para el punto respectivo de aplicación, siendo *PerDis* = **disop** (opuesto) y *Dis2p* = **diship** (hipotenusa). El resultado es una magnitud (dependiente de *Escala*).

```
DisInPla <- function (diship, disop) {(sqrt((diship^2)-(disop^2))) }
```

MusAnc2 <- function (A, B, C, D, E)

Calcula el área del anclaje de un músculo. Los argumentos son los landmarks que definen el área. Genera tres triángulos (ABC, ACD, ADE), calcula sus áreas, y suma las áreas de los tres triángulos. Es asumido como el área de sección transversal fisiológica basado en un anclaje. El resultado es una magnitud (dependiente de *Escala*²).

```
MusAnc2 <- function (A, B, C, D, E) {
ABC <- (Sca^2)*0.5 * sqrt( sqrt( ( ( ((B[,2,]-A[,2,])*(C[,3,]-A[,3,]))
- ((B[,3,]- A[,3,])*(C[,2,]-A[,2,]))) )^2
- ( ((B[,1,]-A[,1,])*(C[,3,]-A[,3,])) - ((B[,3,]-
A[,3,])*(C[,1,]-A[,1,]))) )^2
+ ( ((B[,1,]-A[,1,])*(C[,2,]-A[,2,])) - ((B[,2,]-
A[,2,])*(C[,1,]-A[,1,]))) )^2 )^2 )
)
ACD <- (Sca^2)*0.5 * sqrt( sqrt( ( ( ((C[,2,]-A[,2,])*(D[,3,]-A[,3,]))
- ((C[,3,]- A[,3,])*(D[,2,]-A[,2,]))) )^2
- ( ((C[,1,]-A[,1,])*(D[,3,]-A[,3,])) - ((C[,3,]-
A[,3,])*(D[,1,]-A[,1,]))) )^2
+ ( ((C[,1,]-A[,1,])*(D[,2,]-A[,2,])) - ((C[,2,]-
A[,2,])*(D[,1,]-A[,1,]))) )^2 )^2 )
)
ADE <- (Sca^2)*0.5 * sqrt( sqrt( ( ( ((D[,2,]-A[,2,])*(E[,3,]-A[,3,]))
- ((D[,3,]- A[,3,])*(E[,2,]-A[,2,]))) )^2
```

```

      - ( ((D[,1,]-A[,1,])* (E[,3,]-A[,3,])) - ((D[,3,]-
A[,3,])* (E[,1,]-A[,1,]))) )^2
      + ( ((D[,1,]-A[,1,])* (E[,2,]-A[,2,])) - ((D[,2,]-
A[,2,])* (E[,1,]-A[,1,]))) )^2 )^2 )
)
ABC + ACD +ADE
}

```

MusAncG <- ***function (A, B, C, D, E, f, g, h, i, j)***

Calcula el promedio de las áreas de los anclajes de un músculo. Los argumentos son los landmarks que definen el área. Genera seis triángulos (ABC, ACD, ADE, fgh, fhi, fij), calcula sus áreas, y suma las áreas de los seis triángulos, y divide la sumatoria a la mitad. Es asumido como el área de sección transversal fisiológica basado en el promedio de ambos anclajes. El resultado es una magnitud (dependiente de *Escala*²).

```

MusAncG <- function (A, B, C, D, E, f, g, h, i, j) {
ABC <- (Sca^2)*0.5 * sqrt( sqrt( ( ( ((B[,2,]-A[,2,])* (C[,3,]-A[,3,]))
- ((B[,3,]- A[,3,])* (C[,2,]-A[,2,]))) )^2
      - ( ((B[,1,]-A[,1,])* (C[,3,]-A[,3,])) -
((B[,3,]- A[,3,])* (C[,1,]-A[,1,]))) )^2
      + ( ((B[,1,]-A[,1,])* (C[,2,]-A[,2,])) -
((B[,2,]- A[,2,])* (C[,1,]-A[,1,]))) )^2 )^2 )
)
ACD <- (Sca^2)*0.5 * sqrt( sqrt( ( ( ((C[,2,]-A[,2,])* (D[,3,]-A[,3,]))
- ((C[,3,]- A[,3,])* (D[,2,]-A[,2,]))) )^2
      - ( ((C[,1,]-A[,1,])* (D[,3,]-A[,3,])) -
((C[,3,]- A[,3,])* (D[,1,]-A[,1,]))) )^2
      + ( ((C[,1,]-A[,1,])* (D[,2,]-A[,2,])) -
((C[,2,]- A[,2,])* (D[,1,]-A[,1,]))) )^2 )^2 )
)
ADE <- (Sca^2)*0.5 * sqrt( sqrt( ( ( ((D[,2,]-A[,2,])* (E[,3,]-A[,3,]))
- ((D[,3,]- A[,3,])* (E[,2,]-A[,2,]))) )^2
      - ( ((D[,1,]-A[,1,])* (E[,3,]-A[,3,])) -
((D[,3,]- A[,3,])* (E[,1,]-A[,1,]))) )^2
      + ( ((D[,1,]-A[,1,])* (E[,2,]-A[,2,])) -
((D[,2,]- A[,2,])* (E[,1,]-A[,1,]))) )^2 )^2 )
)

```

```

AE <- (ABC + ACD +ADE)

FGH <- (Sca^2)*0.5 * sqrt( sqrt( ( ( ((g[,2,]-f[,2,])*(h[,3,]-f[,3,]))
- ((g[,3,]- f[,3,])*(h[,2,]-f[,2,]))) )^2
- ( ((g[,1,]-f[,1,])*(h[,3,]-f[,3,])) -
((g[,3,]- f[,3,])*(h[,1,]-f[,1,]))) )^2
+ ( ((g[,1,]-f[,1,])*(h[,2,]-f[,2,])) -
((g[,2,]- f[,2,])*(h[,1,]-f[,1,]))) )^2 )^2 )
)

FHI <- (Sca^2)*0.5 * sqrt( sqrt( ( ( ((h[,2,]-f[,2,])*(i[,3,]-f[,3,]))
- ((h[,3,]- f[,3,])*(i[,2,]-f[,2,]))) )^2
- ( ((h[,1,]-f[,1,])*(i[,3,]-f[,3,])) -
((h[,3,]- f[,3,])*(i[,1,]-f[,1,]))) )^2
+ ( ((h[,1,]-f[,1,])*(i[,2,]-f[,2,])) -
((h[,2,]- f[,2,])*(i[,1,]-f[,1,]))) )^2 )^2 )
)

FIJ <- (Sca^2)*0.5 * sqrt( sqrt( ( ( ((i[,2,]-f[,2,])*(j[,3,]-f[,3,])) -
((i[,3,]- f[,3,])*(j[,2,]-f[,2,]))) )^2
- ( ((i[,1,]-f[,1,])*(j[,3,]-f[,3,])) -
((i[,3,]- f[,3,])*(j[,1,]-f[,1,]))) )^2
+ ( ((i[,1,]-f[,1,])*(j[,2,]-f[,2,])) -
((i[,2,]- f[,2,])*(j[,1,]-f[,1,]))) )^2 )^2 )
)

FJ <- (FGH + FHI +FIJ)
(AE + FJ)/2
}

```

LenMusc <- function (bar1, bar2)

Calcula la longitud de la fibra muscular, asumida como igual a la longitud total del músculo. Los argumentos son los baricentros del músculo (función *Baricentre*, más abajo). El resultado es una magnitud (dependiente de *Escala*).

```

LenMusc <- function(bar1, bar2){
L <- (Sca)*(sqrt((bar2[,1,]-bar1[,1,])^2 + (bar2[,2,]-bar1[,2,])^2 +
(bar2[,3,]-bar1[,3,])^2)) }

```

FrusVol <- function (L, A1, A2)

Calcula el volumen del frústulo (paquete muscular) basado en las áreas de anclaje y la longitud del músculo. El argumento **L** se calcula con *LenMusc*, **A1** y **A2** se calculan con *MusAnc2*. El resultado es una magnitud (dependiente de *Escala*³).

```
FrusVol <- function (L, A1, A2) {
  (L/3)*(A1 + (sqrt(A1 * A2)) + A2) }
```

PSCA <- function (Vol, L)

Calcula el área de la sección transversal fisiológica basado en el volumen del músculo. **Vol** se calcula con *FrusVol*, **L** se calcula con *LenMusc*. El resultado es una magnitud (dependiente de *Escala*²).

```
PSCA <- function (Vol, L) { Vol/L }
```

Fmus <- function(CSA)

Calcula la fuerza del músculo. Previamente se define el valor de stress isométrico del músculo (**r**) y un factor de corrección (**corr**) -este en caso de ser necesario-. El argumento **CSA** se puede calcular con cualquiera de las funciones que calculan el área de sección transversal fisiológica (*MusAnc2*, *MusAncG*, *PSCA*). El resultado es una magnitud (en $N * Escala^2 / Escala^{-2}$).

```
Fmus <- function(CSA) {
  r <- 0.3
  corr <- 1.5
  corr * r * CSA
}
```

Baricentre <- function(a,b,c,d,e)

Calcula el baricentro de los anclajes. Esto significa el punto a la menor distancia de todos los puntos. Los argumentos son los landmarks que definen un anclaje de un músculo. El resultado es una matriz de [1,3,1].

```
Baricentre <- function(a,b,c,d,e) {
  baro <- c( ( (a[,1,]+b[,1,]+c[,1,]+d[,1,]+e[,1,])/5),
  ( (a[,2,]+b[,2,]+c[,2,]+d[,2,]+e[,2,])/5 ),
  ( (a[,3,]+b[,3,]+c[,3,]+d[,3,]+e[,3,])/5 ) )
  baro <- t(baro)
  baro <- as.data.frame(baro, c(1,3,1))
}
```

Ang_Pl_Mus <- *function(pl1,pl2,pl3,c1,c2)*

Calcula el ángulo entre un plano y el vector generado entre las superficies de anclaje de un músculo. El plano se genera con los argumentos **pl1**, **pl2** y **pl3**, que son landmarks que definen dicho plano. El vector restante se genera con dos landmarks **c1** y **c2**, que pueden ser los baricentros generados de las superficies de anclaje (recomendado: generados con la función *Baricentre*) o puntos entre los asignados a la superficie de anclaje. El resultado es un ángulo (en radianes).

```
Ang_Pl_Mus <- function(pl1,pl2,pl3,c1,c2) {
  n <- c( ( ((pl2[,2,]-pl1[,2,])*(pl3[,3,]-pl1[,3,])) - ((pl2[,3,]-
pl1[,3,])*(pl3[,2,]-pl1[,2,])) ),
        ( ((pl2[,1,]-pl1[,1,])*(pl3[,3,]-pl1[,3,])) - ((pl2[,3,]-
pl1[,3,])*(pl3[,1,]-pl1[,1,])) ),
        ( ((pl2[,1,]-pl1[,1,])*(pl3[,2,]-pl1[,2,])) - ((pl2[,2,]-
pl1[,2,])*(pl3[,1,]-pl1[,1,])) )
  )
  n <- as.matrix(n)
  n <- t(n)
  plin <- c( n[1], n[2], n[3] )
  plin2 <- c( n[1], n[2], n[3],
( n[1]*pl1[,1,])+n[2]*pl1[,2,])+n[3]*pl1[,3,]))
  plin <- as.matrix(plin)
  plin <- t(plin)
  musc_Vec <- c((c2[,1,]- c1[,1,]),(c2[,2,]- c1[,2,]),(c2[,3,]- c1[,3,]))
  a.n <- (plin[1]*musc_Vec[1]) + (plin[2]*musc_Vec[2]) +
(plin[3]*musc_Vec[3])
  mag.a.n <- sqrt( (a.n)^2 )
  mag.n <- sqrt( (n[1])^2 + (n[2])^2 + (n[3])^2 )
  mag.n <- sqrt( (plin[1])^2 + (plin[2])^2 + (plin[3])^2 )
  mag.a <- sqrt( (musc_Vec[1])^2 + (musc_Vec[2])^2 + (musc_Vec[3])^2 )
  maginf <- mag.a * mag.n
  sinmag <- mag.a.n / maginf
  ang <- asin(sinmag)
  ang
}
```

***Fres* <- function (Fmus,a,b)**

Calcula la fuerza resultante de la acción de un músculo. Los argumentos resultan de funciones anteriores, siendo el argumento **Fmus** el resultado de la función *Fmus*, y **a** y **b** los resultados de la función *Ang_Pl_Mus* (para el plano sagital y coronal, orden indistinto). El resultado es una magnitud (en $N * Escala^2 / Escala^{-2}$).

```
Fres <- function (Fmus, a, b) { Fmus * cos(a) * cos(b) }
```

***Fbite* <- function (Fres, Lout, Lin)**

Calcula la fuerza de mordida de un músculo para un punto de aplicación específico. El argumento **Fres** se calcula con la función *Fres*, el argumento **Lout** se calcula con la función *DisInPla*, y el argumento **Lin** se calcula con la función *inlever*. El resultado es una magnitud (en $N * Escala^2 / Escala^{-2}$).

```
Fbite <- function (Fres, Lout, Lin) {(Fres * Lin) / Lout }
```

CAPÍTULO VI: Biomecánica cervicocraneal

VI-1. Figuras

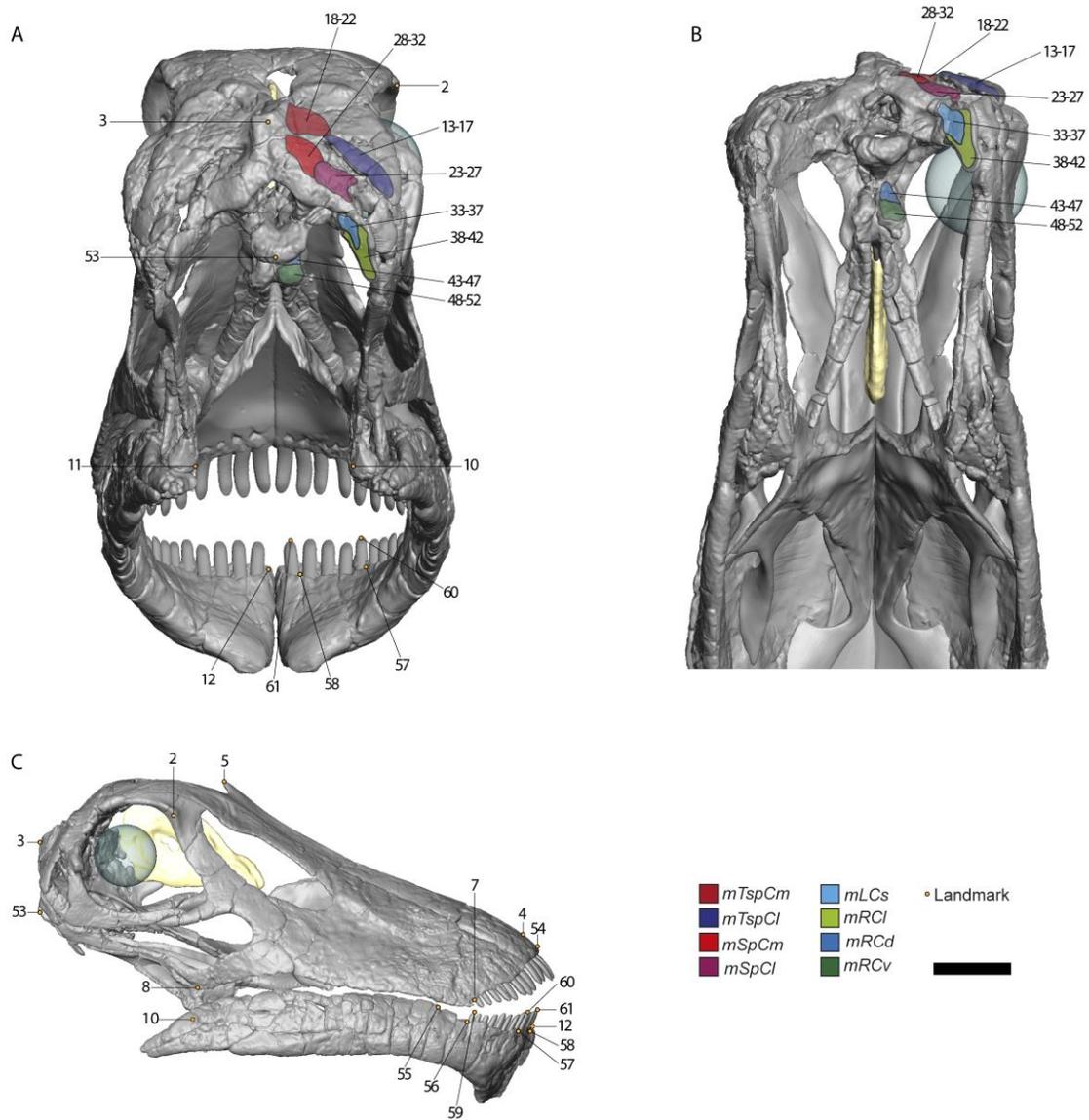


Figura 6-1. Landmarks de musculatura cervicocraneal en *Bajadasaurus*. A, vista dorsocaudal del cráneo; B, vista caudal del cráneo; C, vista lateral derecha del cráneo. La correspondencia específica de cada número asignado a cada landmark se detalla en la Tabla 6-2. Escala = 5 cm.

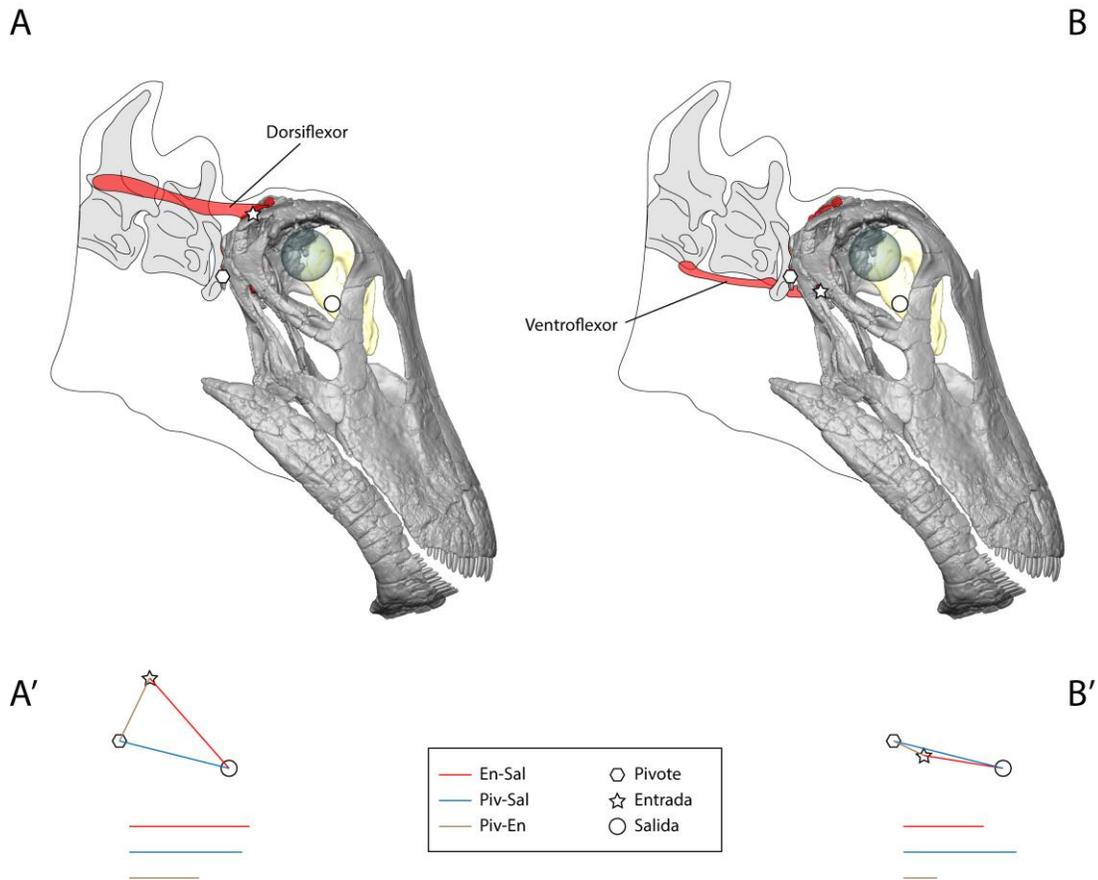


Figura 6-2. Sistemas de palanca en el sistema cervicocraneal. A, A', para musculatura dorsiflexora y lateroflexora; B, B', para musculatura ventroflexora. Para la musculatura no ventroflexora, el punto de aplicación de la fuerza muscular se ubica más alejado del centro de gravedad del cráneo (punto de salida) que el pivote (A, A'), mientras que la distancia entre el pivote y el punto de aplicación es menor a la distancia entre el pivote y el centro de gravedad, por lo que el sistema de palancas es de tipo I. Para la musculatura ventroflexora, el punto de aplicación de la fuerza muscular se ubica a menor distancia del centro de gravedad del cráneo que el pivote (B, B'), mientras que la distancia entre el pivote y el punto de aplicación es menor a la distancia entre el pivote y el centro de gravedad, por lo que el sistema de palancas es de tipo III. En-Sal, distancia entre el punto de entrada y el punto de salida de fuerzas; Piv-Sal, distancia entre pivote y el punto de salida de fuerzas; Piv-En, distancia entre el pivote y el punto de entrada de fuerzas. Sin escala.

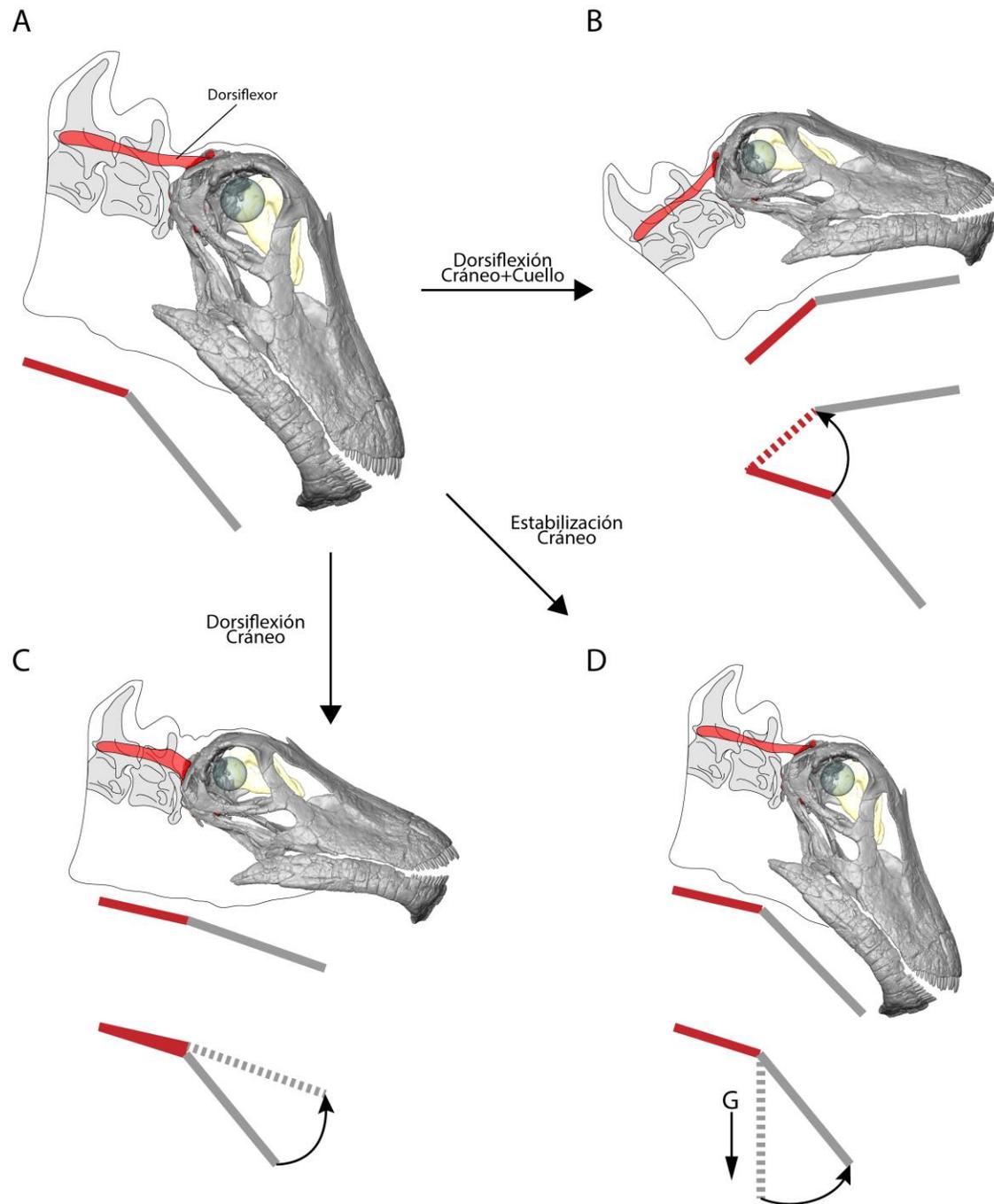


Figura 6-3. Movimientos dorsiflexivos. A, posición natural osteológica inferida; B, dorsiflexión del complejo cráneo-cuello; C, dorsiflexión del cráneo respecto del cuello; D, estabilización de posición natural respecto a la dirección de la gravedad. Las líneas punteadas indican el segmento que rota respecto a su pivote. En B el cráneo no pivota en el cóndilo occipital, sino que el movimiento ideal de su posición responde al movimiento general del cuello. En C, por el contrario, el cráneo pivota sobre el cóndilo occipital, y el movimiento ideal no responde al movimiento general del cuello. En D

la musculatura cervicocraneal evita que el cráneo se alinee con la dirección de la gravedad, la cual sería la orientación con menor energía potencial, por ende, la posición más conservativa para el sistema de fuerzas. G, gravedad; Segmento rojo, segmento paralelo a la musculatura cervicocraneal; Segmento gris, segmento paralelo al eje mayor del cráneo; Flecha curva, dirección de movimiento.

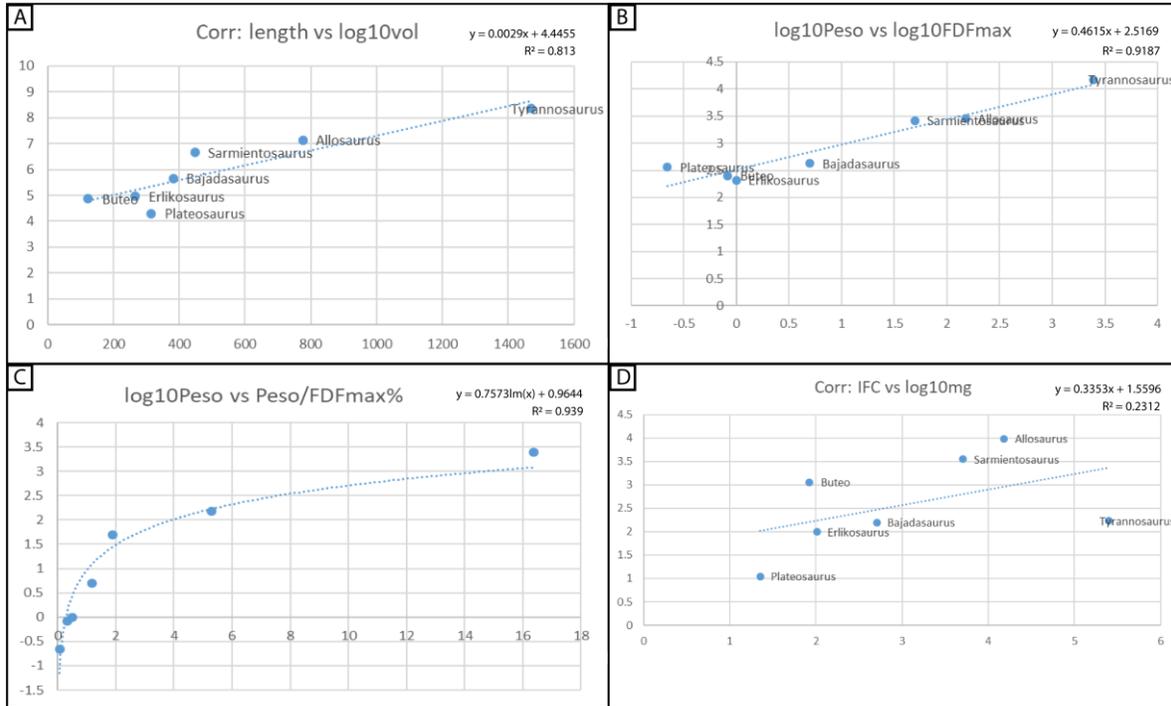


Figura 6-4. Gráficos de correlación entre variables estimadas. A, recta de correlación entre largo del cráneo y logaritmo (base 10) del volumen del modelo tridimensional; B, recta de correlación entre logaritmos (base 10) del peso y la fuerza dorsiflexora máxima; C, recta de correlación entre el logaritmo (base 10) del peso y la división entre el peso y el porcentaje de la fuerza dorsiflexora (del total de la fuerza muscular cervicocraneal); D, recta de correlación entre el índice de flexión craneal y el logaritmo (base 10) de la masa (en gramos). La baja correlación en D sugiere una discriminación de una mayor preponderancia en la facultad de dorsiflexión para taxa por encima de la recta.

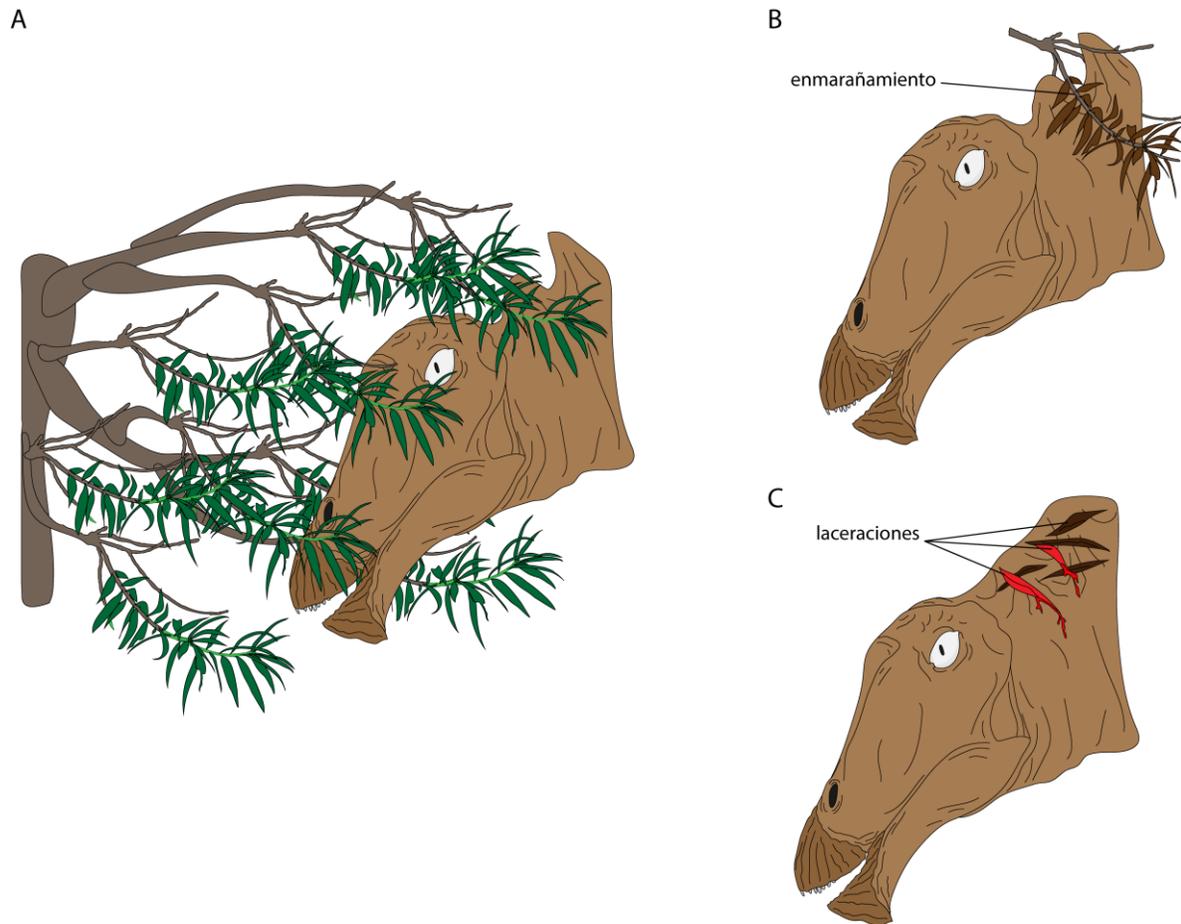


Figura 6-5. Posibles consecuencias de movimientos dorsiflexivos en la alimentación selectiva de *Bajadasaurus*. A, hábito alimentario; B, enmarañamiento y persistencia de ramas entre las espinas dorsales expandidas bajo la hipótesis de que estas se encuentran queratinizadas y separadas entre sí (Gallina *et al.*, 2019); laceraciones en el tejido epidérmico bajo la hipótesis de conexión entre espinas a través de un tejido tipo vela (Cerdeira *et al.*, 2022).

VI-2. Tablas

Tabla 6-1. Correspondencias de musculatura. Correspondencias utilizadas para selección de áreas de anclaje muscular. Referencias: ¹Snively y Russell, 2007a; ²Button *et al.*, 2014; ³Smith, 2015; ⁴Lautenschlager *et al.*, 2013.

músculo	abreviatura	Correspondencia	Función
Transversospinalis capitis	<i>mTspC</i>		
Trans. Cap. lateralis	<i>mTspCl</i>	Transversospinalis capitis ^{1,2,3} , Complexus ⁴	Dorsiflexión, lateroflexión
Trans. Cap. medialis	<i>mTspCm</i>	Complexus ^{1,2} , n/a ³ , biventer cervicis ⁴	Dorsiflexión
Splenius capitis	<i>mSpC</i>		
Sple. Cap. lateralis	<i>mSpCl</i>	Splenius capitis ^{1,2,3} , splenius capitis lateralis ⁴	Dorsiflexión, lateroflexión
Sple. Cap. medialis	<i>mSpCm</i>	n/a ^{1,2,3} , splenius capitis medialis ⁴	Dorsiflexión
Longissimus capitis	<i>mLC</i>		
Long. Cap. superficialis	<i>mLCs</i>	Longissimus capitis superficialis ^{1,2,3} , parte lateral del rectus capitis lateralis ⁴	Lateroflexión
Rectus capitis	<i>mRC</i>		
Rect. Cap. lateralis	<i>mRCl</i>	Iliocostalis capitis ^{1,2,3} , parte ventral del splenius capitis lateralis ⁴	Lateroflexión
Rect. Cap. dorsalis	<i>mRCd</i>	Longissimus capitis profundus ^{1,2,3} , rectus capitis dorsalis ⁴	Ventroflexión
Rect. Cap. ventralis	<i>mRCv</i>	Rectus capitis ventralis ^{1,2,3,4}	Ventroflexión

Tabla 6-2. Landmarks seleccionados.

Landmarks	Definen
1 a 3	Plano coronal
4 a 6	Plano sagital
7 a 9	Plano dorsoventral
10 a 12	Plano ortal
13 a 17	<i>mTspCl</i> (anc)
18 a 22	<i>mTspCm</i> (anc)
23 a 27	<i>mSpCl</i> (anc)
28 a 32	<i>mSpCm</i> (anc)
33 a 37	<i>mLCs</i> (anc)

38 a 42	<i>mRCl</i> (anc)
43 a 47	<i>mRCd</i> (anc)
48 a 52	<i>mRCv</i> (anc)
53	Cóndilo occipital (pivote)
54	Extremo rostral del cráneo
55 a 61	Aplicación de fuerzas

Tabla 6-3. Taxa y ejemplares estudiados. En los taxa para los cuales hay reconstrucciones musculares previas, se utilizaron dichos estudios. En los casos en los que no hay reconstrucciones previas, se utilizaron correlatos osteológicos o taxa emparentados como base de las reconstrucciones.

Taxón	Ejemplar	Tamaño (mm)	Basado en	Referencia
<i>Bajadasaurus</i>	MMCh-Pv 75	381,7	Correlatos osteológicos	Este estudio
<i>Camarasaurus</i>	DINO 28	356,58	Button et al., 2014	Button <i>et al.</i> , 2014
<i>Sarmientosaurus</i>	MDT-Pv 2	447,94	Correlatos osteológicos basados en <i>Camarasaurus</i> (Button <i>et al.</i> , 2014)	Martínez <i>et al.</i> , 2016
<i>Plateosaurus</i>	MB.R. 1937	315,24	Correlatos osteológicos	Button <i>et al.</i> , 2016
<i>Allosaurus</i>	MOR 693	775,44	Snively y Russell, 2007a	Lautenschlager, 2015
<i>Tyrannosaurus</i>	BHI 3003	1470	Snively y Russell, 2007a	Lautenschlager, 2015
<i>Erlikosaurus</i>	IGM 100/111	266,77	<i>Falcaurus</i> y <i>Nothronychus</i> ; Smith, 2015	Lautenschlager, 2015
<i>Buteo</i>	¿?	123,31	Lautenschlager <i>et al.</i> , 2013	Lautenschlager <i>et al.</i> , 2013

Tabla 6-4. Áreas de sección transversal (CSA) y fuerza muscular estimada a partir de dicha CSA para los ejemplares estudiados. CSA calculadas en mm², FM calculadas en N.

Taxón	<i>mTspCl</i>	<i>mTspCm</i>	<i>mSpCl</i>	<i>mSpCm</i>	<i>mLCs</i>	<i>mRCl</i>	<i>mRCd</i>	<i>mRCv</i>	Total
<i>Bajadasaurus</i>									
CSA	165,7784	63,54904	144,0458	100,5592	62,31793	124,889	56,21849	80,03074	797,3886
FM	74,60028	28,59707	64,82063	45,25164	28,04307	56,20003	25,29832	36,01383	358,8249
<i>Camarasaurus</i>									
CSA	409,3744	477,6504	222,5681	293,0953	127,1261	143,8176	90,49128	142,5961	1906,719
FM	184,2185	214,9427	100,1556	131,8929	57,20673	64,71792	40,72108	64,16826	858,02369

<i>Sarmientosaurus</i>									
CSA	1274,533	841,9938	301,8049	507,1145	111,0749	143,8334	355,248	246,5079	3782,11
FM	573,5488	378,8972	135,8122	228,2015	49,98373	64,72503	159,8616	110,9285	1701,959
<i>Plateosaurus</i>									
CSA	136,5957	115,0067	60,32885	89,62171	30,3384	59,49316	19,94734	80,12909	591,461
FM	61,46807	51,75303	27,14798	40,32977	13,65288	26,77192	8,976303	36,05809	266,158
<i>Allosaurus</i>									
CSA	767,1721	503,2503	758,8763	1105,306	491,1018	536,5009	287,119	311,6353	4760,962
FM	345,2274	226,4627	341,4943	497,3879	220,9958	241,4254	129,2035	140,2659	2142,463
<i>Tyrannosaurus</i>									
CSA	2516,797	2069,971	5577,753	6418,874	2378,414	4719,332	2061,552	3999,946	29742,64
FM	1132,559	931,4869	2509,989	2888,493	1070,286	2123,699	927,6983	1799,975	13384,19
<i>Erlikosaurus</i>									
CSA	76,71655	56,4599	54,97244	44,10077	44,19533	44,28771	41,74024	16,80577	379,2787
FM	34,52245	24,40696	24,73751	19,84534	19,8879	19,92947	18,78311	7,562596	169,6753
<i>Buteo</i>									
CSA	112,9944	22,80545	78,44579	65,3473	24,74307	99,02847	16,09544	27,76902	447,2289
FM	50,84749	10,26245	35,30061	29,40628	11,13438	44,56281	7,24295	12,49606	201,253

Tabla 6-5. Contribución porcentual de las áreas de anclaje muscular de la musculatura cervicocraneal en el mapa muscular total, con distinción en la componente principal de flexión. STDF, subtotal dorsiflexión; STLF, subtotal lateroflexión; STVF, subtotal ventroflexión.

	Dorsiflexión					Lateroflexión			Ventroflexión		
	<i>TspCl</i>	<i>TspCm</i>	<i>SpCl</i>	<i>SpCm</i>	STDF	<i>LCs</i>	<i>RCl</i>	STLF	<i>RCd</i>	<i>RCv</i>	STVF
<i>Bajadasaurus</i>											
	20,79	7,97	18,06	12,61	59,44	7,82	15,66	23,48	7,05	10,04	17,09
<i>Camarasaurus</i>											
	21,47	25,05	11,67	15,37	73,56	6,67	7,54	14,21	4,75	7,48	12,22
<i>Sarmientosaurus</i>											
	33,7	22,26	7,98	13,41	77,35	2,94	3,8	6,74	9,39	6,52	15,91
<i>Plateosaurus</i>											
	23,09	19,44	10,2	15,15	67,89	5,13	10,06	15,19	3,37	13,55	16,92

<i>Allosaurus</i>											
	16,11	10,57	15,94	23,22	65,84	10,32	11,27	21,58	6,03	6,54	12,58
<i>Tyrannosaurus</i>											
	8,46	6,96	18,75	21,58	55,76	7,99	15,87	23,86	6,93	13,45	20,38
<i>Erlikosaurus</i>											
	20,23	14,89	14,49	11,63	61,23	11,65	11,68	23,33	11,00	4,43	15,44
<i>Buteo</i>											
	25,26	5,1	17,54	14,61	62,52	5,53	22,14	27,68	3,6	6,21	9,81

Tabla 6-6. Estimaciones de masa e índice de flexión craneal. El volumen se calculó a partir de los polígonos que integran los modelos tridimensionales a escala, la masa se estimó multiplicando el volumen (en cm³) por una densidad ósea de 1.125 g/cm³. IFC, índice de flexión craneal.

	Volumen (mm ³)	Log10(V)	Masa (g)	Log10(M)	IFC
<i>Bajadasaurus</i>	453362,8	5,65644588	510,03315	2,7075984	2,193733518
<i>Camarasaurus</i>	n/a				
<i>Sarmientosaurus</i>	4521441	6,655276868	5086,621125	3,706429391	3,54987229
<i>Plateosaurus</i>	19961,8	4,3001997	22,457025	1,351352222	1,043242261
<i>Allosaurus</i>	13568597	7,132534944	15264,67163	4,183687466	3,98387156
<i>Tyrannosaurus</i>	221714608	8,345794308	249428,934	5,396946831	2,228930637
<i>Erlikosaurus</i>	91107,17	4,959552557	102,4955663	2,010705079	1,994039961
<i>Buteo</i>	74241,6	4,870647323	83,5218	1,921799845	3,057326991

CAPÍTULO VII: Paleoecología**VII-1. Figuras**

A

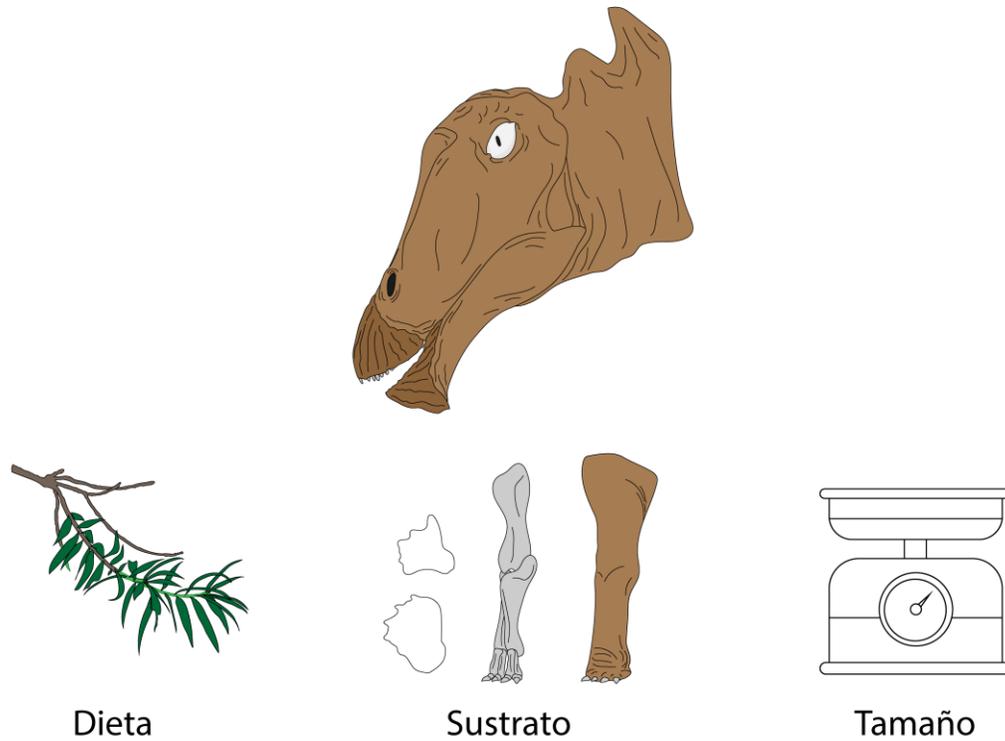


Figura 7-1. Protocolo de análisis paleobiológico de relación forma-función, basado en el análisis de los hábitos alimentarios, la relación del taxón con el sustrato, y su tamaño corporal.

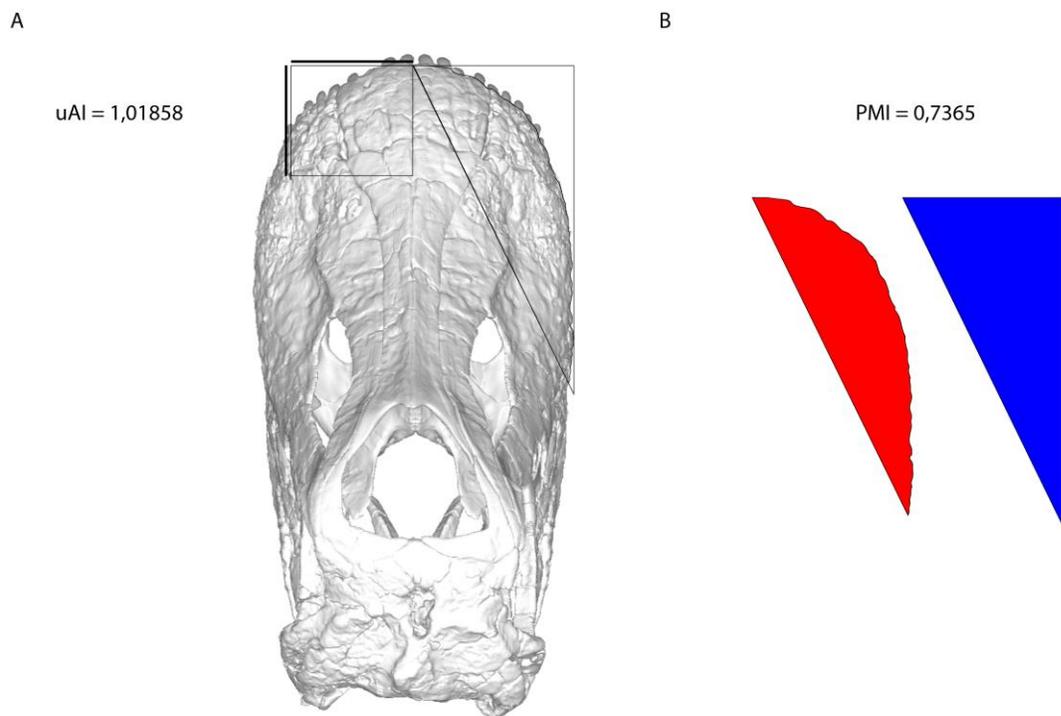


Figura 7-2. PMI y uAI en *Bajadasaurus*. A, vista dorsal con estimación de uAI en la mitad izquierda, y áreas de PMI en la mitad derecha; B, diferencia de áreas utilizadas para PMI, con un ángulo rostromedial de 26° .

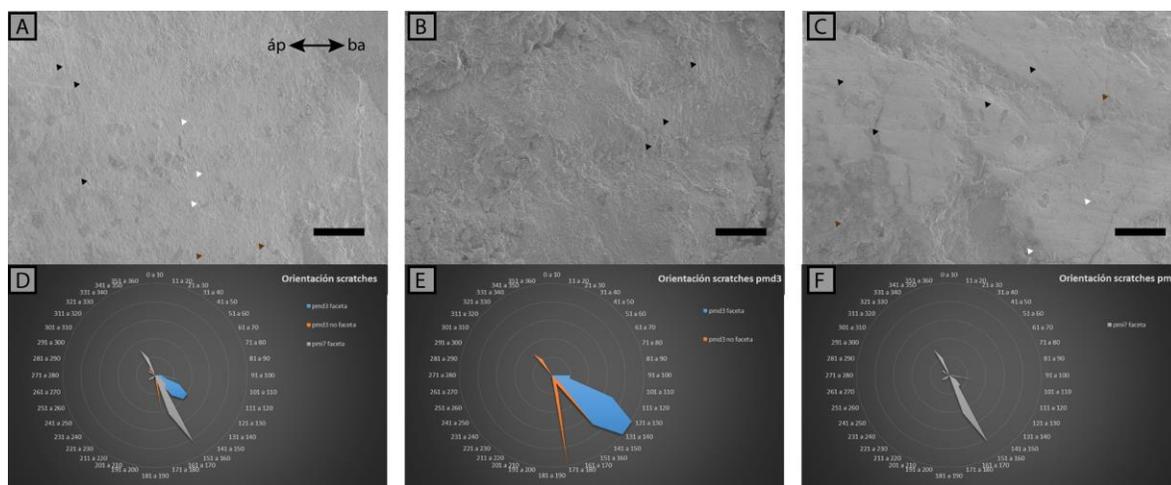


Figura 7-3. Patrones de microdesgaste dental en *Bajadasaurus*. A, detalle de la superficie de la faceta de desgaste en R-Pm-3; B, detalle de la superficie lateral del esmalte no facetario en R-Pm-3; C, detalle de la superficie de la faceta de desgaste en L-Pm- ζ 3?; D, orientación general de rayones (*scratches*) en la dentición funcional de *Bajadasaurus*; E, orientación de rayones en R-Pm-3; F, orientación de rayones en L-Pm- ζ 3?. Marcas negras indican rayones (s), marcas blancas indican hoyos (p), marcas marrones indican mellas (g). Escala (A, B, C) = $100\ \mu\text{m}$.

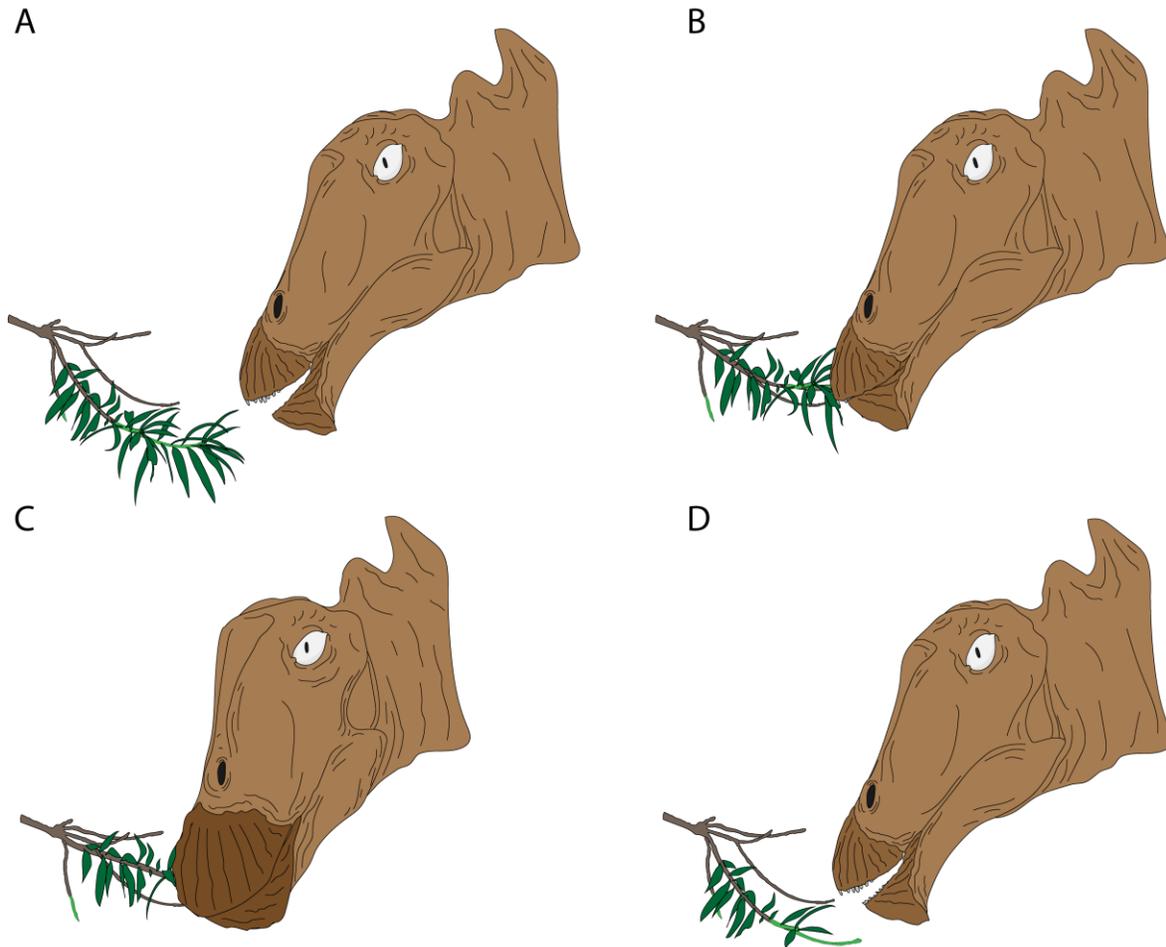


Figura 7-4. Movimientos en la alimentación. A, estado inicial en el que *Bajadasaurus* selecciona una rama; B, aprehensión de la rama foliada; C, mordida y tensión en la rama dado tanto por el movimiento de procesamiento oral como por los movimientos cervicocraneales ventrolaterales; D, liberación de rama desfoliada. Sin escala.

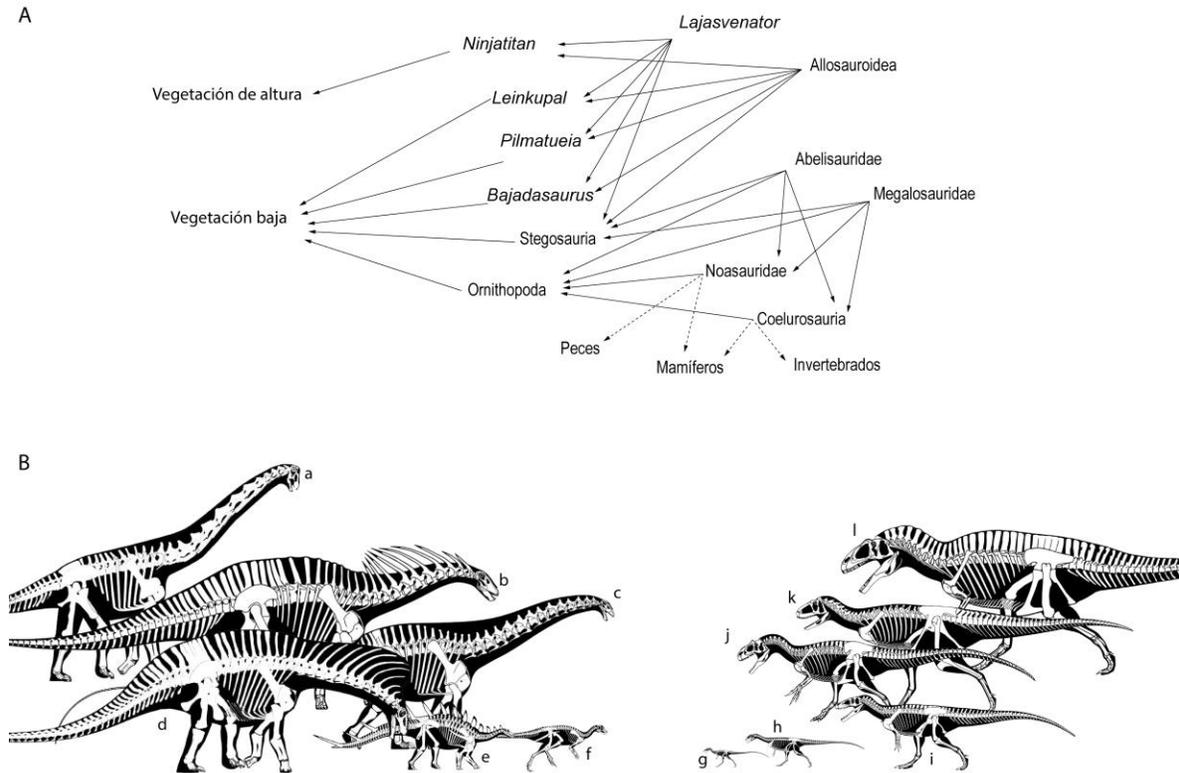


Figura 7-5. Red trófica y diversidad de la asociación Bajadense. A, red trófica, con relaciones estimativas entre la fauna presente en la asociación, incluyendo la presencia de peces dulceacuícolas, mamíferos e invertebrados terrestres; B, asociación faunística Bajadense. a, *Ninjatitan*; b, *Pilmatueia*; c, *Leinkupal*; d, *Bajadasaurus*; e, *Stegosauria* indet.; f, *Ornithopoda* indet.; g, *Coelurosauria* indet.; h, *Noosauridae* indet.; i, *Megalosauroida* indet.; j, *Allosauroida* indet.; k, *Abelisauridae* indet.; l, *Lajasvenator*. Contornos a y d, modificados de Gunnar Bivens; Contornos restantes, modificados de Scott Hartman. Sin escala.

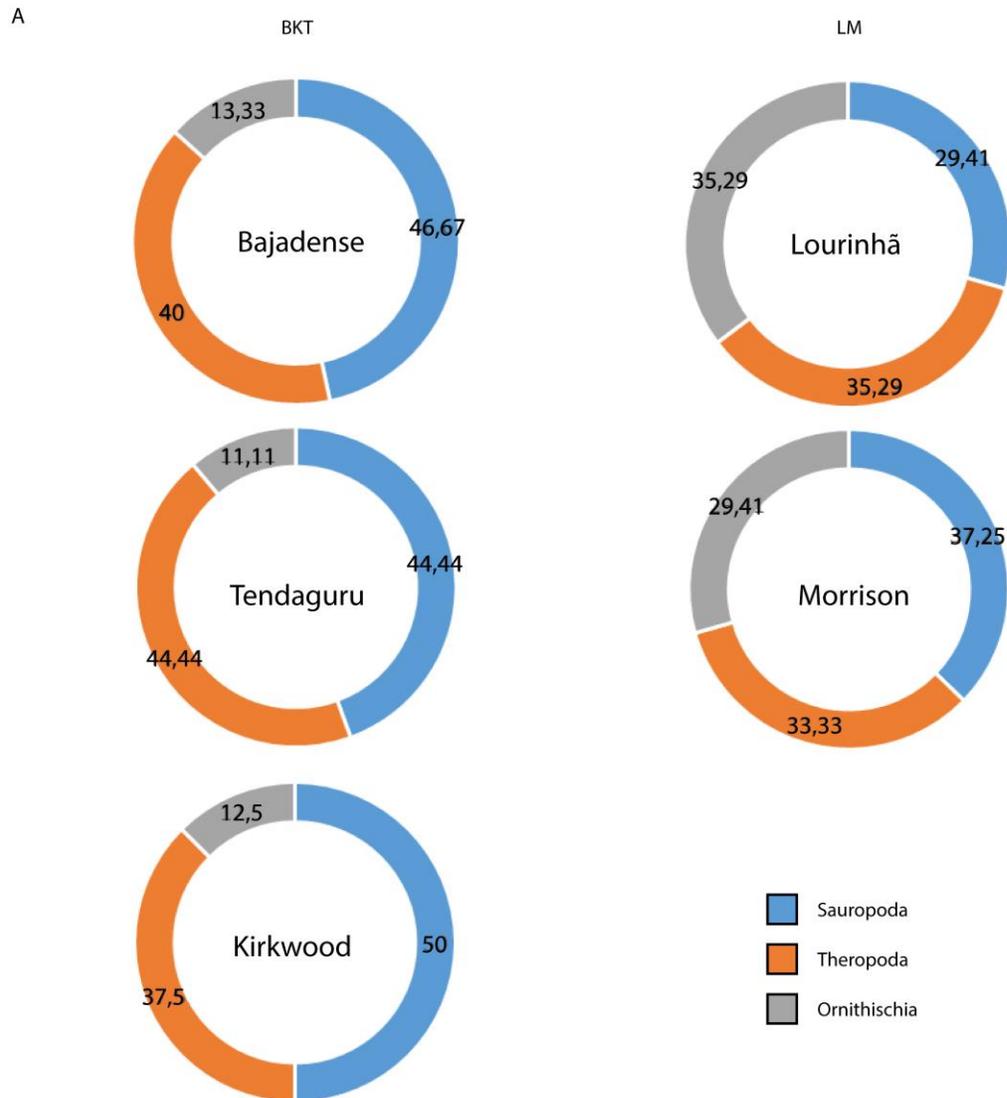


Figura 7-6. Riqueza específica bruta comparativa. El agrupamiento BKT presenta una menor proporción de dinosaurios Ornithischia, con un alto predominio de Theropoda y Sauropoda. El agrupamiento LM presenta una proporción de Ornithischia alta, similar a la misma para Sauropoda y Theropoda.

A

Bajadasense	Tendaguru	Kirkwood	Morrison	Lourinhã	
<i>Bajadasaurus</i> <i>Pilmatueia</i>	<i>Dicraeosaurus</i>	Dicraeosauridae indet.	<i>Suuwassea</i> <i>Kaatedocus</i> <i>Smitanosaurus</i>	---	 Dicraeosauridae
<i>Leinkupal</i>	<i>Tomieria</i>	Diplodocidae indet.	<i>Diplodocus</i> <i>Apatosaurus</i> <i>Galeamopus</i>	<i>Supersaurus</i> Diplodocidae indet.	 Diplodocidae
<i>Ninjatitan</i>	<i>Giraffatitan</i> <i>Australodocus</i> <i>Wamweracaudia</i>	<i>Algoasaurus</i> Brachiosauridae indet.	<i>Brachiosaurus</i> <i>Camarasaurus</i> <i>Dystylosaurus</i>	<i>Lourinhasaurus</i> <i>Lusotitan</i>	 Titanosauria/Macronaria
Stegosauria indet.	<i>Kentrosaurus</i>	<i>Paranthodon</i>	<i>Stegosaurus</i> <i>Hesperosaurus</i> <i>Mymoorapelta</i>	<i>Dacentrurus</i> <i>Miragaia</i>	 Thyrephora
Ornithopoda indet.	<i>Dysalotosaurus</i>	---	<i>Camptosaurus</i> <i>Othnielia</i> <i>Drinker</i>	<i>Dryosaurus</i> <i>Hypsilophodon</i> <i>Draconyx</i>	 Ornithopoda
<i>Lajasvenator</i>	<i>Veterupristisaurus</i>	---	---	---	 Carcharodontosauridae
Allosauroidea indet.	¿ <i>Allosaurus</i> ?	Tetanurae indet.	<i>Allosaurus</i> <i>Saurophaganax</i>	<i>Allosaurus</i> <i>Lourinhanosaurus</i>	 Allosauroidea
Abelisauridae indet.	<i>Ceratosaurus</i> <i>Ostafrikasaurus</i> ¿Abelisauridae? indet.	---	<i>Ceratosaurus</i> <i>Marshosaurus</i> <i>Fosterosaurus</i>	<i>Ceratosaurus</i> Abelisauridae indet.	 Ceratosauridae y Abelisauridae
Megalosauroidea indet.	¿ <i>Megalosaurus</i> ?	---	<i>Torvosaurus</i>	<i>Torvosaurus</i>	 Megalosauridae
Coelosauria indet.	---	<i>Nqwebasaurus</i>	<i>Koparion</i> <i>Stokesosaurus</i> Troodontidae indet.	<i>Compsognathus</i>	 Coelurosauria
Noasauridae indet.	<i>Elaphrosaurus</i>	---	<i>Elaphrosaurus</i>	---	 Noasauridae

Figura 7-7. Emparejamientos taxonómicos entre ecosistemas del límite Jurásico Tardío - Cretácico Temprano. Contornos modificados siguiendo a los mismos autores que en la Fig. 7-5.

VII-2. Tablas

Tabla 7-1. Estimaciones de masa para elementos apendiculares de Sauropoda de Bajada Colorada. Las estimaciones de Campione y Evans (2012) utilizan las circunferencias combinadas del húmero y el fémur, aplicable con una circunferencia humeral estimada en base a Benson *et al.*, 2018. Las estimaciones de Mazzetta *et al.* (2004) se basan en la circunferencia de la diáfisis (femoral y tibial), la longitud del elemento (femoral y tibial) y el ancho de la epífisis femoral.

Ejemplar	Elemento	Modelo
		Campione y Evans 2012; Benson <i>et al.</i> , 2018
MMCh-Pv 277	Fémur circun.	370 mm
	Húmero estim. circun.	308,026067 mm
	Masa	4776,35203 kg
MMCh-Pv 278	Fémur circun.	446 mm
	Húmero estim. circun.	369,152215 mm
	Masa	7924,9261 kg
MMCh-Pv 277	Fémur	Mazzetta <i>et al.</i> , 2004
	Circun.	370 mm
	Masa	2648,72027 kg
	Largo	940 mm
	Masa	3282,03715 kg
	Ancho	210 mm
	Masa	1429,96189 kg
MMCh-Pv 278	Fémur	
	Circun.	445 mm
	Masa	4569,86986 kg
	Largo	980 mm
	Masa	3749,4478 kg
	Ancho	245 mm
	Masa	2281,25186 kg
MMCh-Pv 279	Fémur	
	Circun.	235 mm
	Masa	1945,67873 kg
	Largo	490 mm
	Masa	1216,74622 kg

	Ancho	140 mm
	Masa	No estimable

Tabla 7-2. Índices ecomorfológicos en Sauropoda. Los taxa comparativos son importados de Whitlock (2011).

Taxón	PMI	uAI	Referencia
<i>Bajadasaurus</i>	74%	1,0	Este estudio
<i>Dicraeosaurus</i>	74%	0,6	Whitlock, 2011
<i>Suuwassea</i>	74%	na	
<i>Apatosaurus</i>	84%	1,5	
<i>Diplodocus</i>	84%	1,2	
<i>Tornieria</i>	71%	na	
<i>Nigersaurus</i>	95%	4,0	
<i>Camarasaurus</i>	63%	0,4	
<i>Brachiosaurus</i>	68%	0,6	

Tabla 7-3. Rasgos de microdesgaste en dentición superior de *Bajadasaurus*.

Rasgo	R-Pm-3	R-Pm-3	L-Pm-¿3?
Tipo	faceta	no faceta	faceta
Rayones (s)			
N	43	27	78
Largo medio	56,28 μm	28,54 μm	32,68 μm
Ángulo medio	-41,08°	-30,99°	-20,93°
Gubias (g)			
N	27		36
Razón media	1,339		1,334
Área media	612,808 μm^2		79,871 μm^2
Hoyuelos (p)			
N	99		120
Razón media	1,284		1,445
Área media	51,711 μm^2		14,747 μm^2

p+g	126		156
Razón (p+g)/s	2,93023		2
Razón g/s	0,6279		0,4615
Razón p/s	2,3023		1,5385
Razón p/g	3,6667		3,3333
% p respecto a p+g	78,51%		76,92%

Tabla 7-4. Paleosinecología del Jurásico-Cretácico global. REb, riqueza específica bruta; REn, riqueza específica neta; CPPb, coeficiente predador-presa bruto; CPPn, coeficiente predador-presa neto; Sauropoda-Theropoda-Ornithischia, representación porcentual de los tres grupos en la fauna hallada. La fauna Bajadense incluye a la fauna de las Formaciones Bajada Colorada y Mulichinco.

Fauna	REn	REb	CPPn	CPPb	Sauropoda	Theropoda	Ornithischia
Bajada Colorada	3	10	0	1			
Mulichinco	2	5	1	0.25			
Bjadense	5	15	0,25	0,67	46,67%	40%	13,33%
Lourinhã	15	17	0,5	0,55	29,41%	35,29%	35,29%
Morrison	33	51	0,5	0,44	37,25%	33,33%	29,41%
Tendaguru	15	18	0,67	0,8	44,44%	44,44%	11,11%
Kirkwood	2	8	1	0,6	50%	37,5%	12,5%