

TESIS DE DOCTORADO
DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES



FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

**OSTEOHISTOLOGÍA DE ARCHOSAURIFORMES
TRIÁSICOS SUDAMERICANOS (REPTILIA:
EUCROCOPODA): IMPLICACIONES
PALEOBIOLOGICAS**

DENIS A. PONCE

- Mayo 2024 -

Ilustración de la portada: Sillosuchus longicervix (Pseudosuchia: Puposauroidea) alimentándose. Se observa en detalle una microfotografía mostrando la histología ósea del fémur (arte original de Joschua Knüppe).



Tesis de Doctorado para completar la carrera de

Doctorado en Ciencias Naturales

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

Título de Tesis

Osteohistología de Archosauriformes triásicos sudamericanos (Reptilia: Eucrocopoda): implicancias paleobiológicas

Alumno

Lic. en Paleontología

Denis Alejandro Ponce

Directores:

- ▶ **Dr. Ignacio Alejandro Cerda**
- ▶ **Dra. Julia Brenda Desojo**

Lugar de Trabajo:



IIPG

Instituto de Investigación
en Paleobiología
y Geología.

▶ **IIPG:** Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (CONICET/UNRN).
Avda. Pte. J.A. Roca 1242, General Roca (8332),
Río Negro, Argentina

Mayo de 2024

Índice

1. AGRADECIMIENTOS	6
2. RESUMEN	8
3. ABSTRACT	10
4. INTRODUCCIÓN	12
4.a. Aspectos generales	12
4.b. Objetivos e hipótesis	14
4.c. Marco geológico	17
4.d. Introducción a la terminología en histología ósea	23
4.e. Antecedentes	35
5. MATERIALES Y MÉTODOS	45
5.a. Materiales	45
5.b. Preparación y seccionado	47
5.c. Modelos estadísticos para análisis de compactación	48
6. RESULTADOS	51
6.a. Descripciones histológicas	51
Eurocopoda no-Archosauria	51
<i>Cuyosuchus huenei</i> MCNAM-Pv 2669	52
Eurocopoda: Euparkeriidae	53
<i>Euparkeria capensis</i> GPIT-Pv 72025	53
Eurocopoda: Doswelliidae	54
<i>Vancleavea campi</i> GR 138	54
Eurocopoda: Proterochampsidae	55
<i>Proterochampsia barrionuevoi</i> PVSJ 606	55
<i>Tropidosuchus romeri</i> PVL 4602	57
<i>Tropidosuchus romeri</i> PVL 4604	57
<i>Tropidosuchus romeri</i> PVL 4606	58
<i>Gualosuchus reigi</i> PVL 4576	58
<i>Pseudochampsia ischigualastensis</i> PVSJ 567	60
<i>Chanaresuchus bonapartei</i> CRILAR-Pv 80	61
<i>Chanaresuchus bonapartei</i> CRILAR-Pv 81	61
<i>Chanaresuchus bonapartei</i> PULR-V 125	62
<i>Chanaresuchus bonapartei</i> PVL 4575	63
<i>Chanaresuchus bonapartei</i> PVL 6244	65
Rhadinosuchinae indet. CRILAR-Pv 488	68
Eurocopoda: Archosauria	69
Archosauria: Pseudosuchia	69
Pseudosuchia: Erpetosuchidae	69

<i>Tarjadia ruthae</i> CRILAR-Pv 339.....	69
<i>Tarjadia ruthae</i> CRILAR-Pv 477.....	70
<i>Tarjadia ruthae</i> CRILAR-Pv 478.....	71
<i>Tarjadia ruthae</i> CRILAR-Pv 665.....	72
Pseudosuchia: Ornithosuchidae.....	74
<i>Riojasuchus tenuisiceps</i> PVL 3814.....	74
<i>Riojasuchus tenuisiceps</i> PVL 3826.....	75
<i>Riojasuchus tenuisiceps</i> PVL 3827.....	77
<i>Riojasuchus tenuisiceps</i> PVL 3828.....	77
Pseudosuchia: Aetosauria.....	79
<i>Aetosauroides scagliai</i> CRILAR-Pv 580.....	79
<i>Aetosauroides scagliai</i> PVL 2052.....	81
<i>Aetosauroides scagliai</i> PVL 2059.....	83
<i>Aetosauroides scagliai</i> PVL 2073.....	83
<i>Aetosauroides scagliai</i> PVSJ 326.....	87
<i>Aetobarbakinoides brasiliensis</i> CPEZ 168.....	88
Pseudosuchia: Gracilisuchidae.....	91
<i>Gracilisuchus stipanicicorum</i> CRILAR-Pv 490.....	91
<i>Gracilisuchus stipanicicorum</i> PVL 4597.....	92
Pseudosuchia: Paracrocodylomorpha.....	93
Paracrocodylomorpha: Puposauroidea.....	93
<i>Sillosuchus longicervix</i> PVSJ 85.....	94
Paracrocodylomorpha: Loricata no-Crocodylomorpha.....	94
<i>Saurosuchus galilei</i> PVL 2557.....	95
<i>Saurosuchus galilei</i> PVSJ 32.....	96
<i>Saurosuchus galilei</i> PVSJ 47.....	96
<i>Fasolasuchus tenax</i> PVL 3850.....	97
“Rauisuchia” indet. CRILAR-Pv 570.....	99
Paracrocodylomorpha: Loricata: Crocodylomorpha.....	102
<i>Trialestes romeri</i> PVL 2561.....	102
<i>Trialestes romeri</i> PVL 3889.....	103
6.b. Análisis de compactación e inferencias del estilo de vida.....	105
7. DISCUSIÓN.....	108
7.a. Esqueletocronología y variación inter-elemental.....	108
<i>Cuyosuchus huenei</i>	109
Euparkeriidae.....	110
Doswelliidae.....	110
Proterochampsidae.....	110
Erpetosuchidae.....	111
Ornithosuchidae.....	112
Aetosauria.....	112
Gracilisuchidae.....	114
Paracrocodylomorpha no-Crocodylomorpha.....	114

Crocodylomorpha.....	116
7.b. Maduración	117
<i>Cuyosuchus huenei</i>	118
Euparkeriidae	118
Doswelliidae.....	119
Proterochampsidae	119
Erpetosuchidae	122
Ornithosuchidae	123
Aetosauria	123
Gracilisuchidae.....	124
Paracrocodylomorpha no-Crocodylomorpha.....	125
Crocodylomorpha.....	126
7.c. Patrones de crecimiento	127
<i>Cuyosuchus huenei</i>	129
Proterochampsidae	129
Erpetosuchidae	132
Ornithosuchidae	134
Aetosauria	134
Gracilisuchidae.....	137
Paracrocodylomorpha no-Crocodylomorpha.....	137
Crocodylomorpha.....	140
7.d. Estilo de vida	143
Proterochampsidae	145
Aetosauria	147
7.e. Osteogénesis de osteodermos	148
7.f. Caracteres de osteodermos con potencial en estudios sistemáticos	150
8. CONCLUSIONES	155
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	157

1. AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero brindar un enorme agradecimiento a mis directores, Nacho y Julia. A pesar de que los primeros años fueron complicados, ellos siempre me apoyaron y confiaron en mi para realizar esta tesis, animándome a no bajar los brazos. Su constante guía, orientación y ayuda fortalecieron mi formación profesional y personal. En segundo lugar, deseo agradecer a mi familia, Eve y Gael, que fueron mi pilar emocional y sostén durante este camino. Ambos han contribuido de manera invaluable y no podría haber llegado completado esta tarea sin su amor, apoyo inquebrantable y sacrificio. También a mis amigas de cuatro patas, Xena y Cata, que me acompañaron dulcemente. En cuarto lugar, deseo agradecer a mis padres, que cultivaron y promovieron mi hábito como académico desde siempre.

Adicionalmente, también quiero agradecer al equipo de investigadores del Archosauriformes Research Group (A.R.G.) de quienes he aprendido conocimientos invaluable, perspectivas e ideas. En especial, a Jimena Trotteyn, Lucas Fiorelli y Belén von Baczko, con quienes participé directamente en diversas contribuciones. Además, agradezco a mis compañeros becarios del A.R.G., Karen Ulloa Guaiquin, Claudio Mamani y Juan Escobar, por esas charlas inagotables entre bromas, comentarios y resolución de dudas que aportaron información valiosa para esta tesis.

Igualmente, agradezco a mis colegas en la labor docente, Juan Canale y Virginia Zurriaguz, porque sus consejos, debates y conversaciones enriquecieron en gran manera mis puntos de vista.

Asimismo, agradezco especialmente a Eugenia Pereyra, por sus aportes respecto a la tarea de gestión del doctorado en la FCNyM e incansables recomendaciones en la preparación de los materiales.

Por otro lado, quiero agradecer a mis compañeros del Museo Provincial ‘Carlos Ameghino’, Tamara Navarro, Flavio Bellardini y Sol Cavasín. En este espacio, he tenido el privilegio de compartir no solo tareas y responsabilidades con ellos, sino también experiencias y momentos que me han enriquecido tanto profesional, como personalmente. Igualmente, agradezco al personal del museo que colaboró con diferentes aportes técnicos durante mi estancia en el mismo.

También quiero expresar mis agradecimientos a Jordi Garcia Marsà, Laureano Carivali y Torsten Scheyer por su colaboración en varios trabajos y contribuciones directas en esta tesis.

Agradezco a los curadores y encargados de los museos, quienes permitieron el acceso a los materiales y asistieron en la preparación de los mismos, a Pablo Ortiz y Rodrigo González del Museo del Instituto Miguel Lillo (S.M. de Tucumán), a Ricardo Martínez y Diego Abelin del Museo de la Universidad Nacional de San Juan (San Juan) y a Juan Moly del Museo de La Plata.

Por otra parte, agradezco a los evaluadores y revisores de los diferentes proyectos, resúmenes y artículos en los que he participado, principalmente a los jurados de esta tesis: Andrea Arcucci, Yanina Herrera y Martín Ezcurra. También quiero ofrecer un especial agradecimiento a Ariana Paulina-Carabajal y Ari Iglesias por servir de mediadores en el otorgamiento del Sepkoski Grant.

Finalmente, quiero agradecer a Sebastián Cadierno por devolverme a mi otra pasión. Porque esos turnos sirvieron para relajar el cuerpo y despejar la mente.

Este proyecto de doctorado fue financiado por: (1) Beca Interna Doctoral 2019 (CONICET), (2) Sepkoski Grant 2022 (The Paleontological Society) y (3) Subsidio APA-Bunge y Borne 2022 a cargo de D.A.P.; y (4) PICT 2018-00717 (ANPCyT) a cargo de J.B.D. y I.A.C.

2. RESUMEN

Los arcosauriformes fueron los reptiles dominantes durante el Mesozoico. En los inicios de esta era, en el Período Triásico, los arcosauriformes radiaron en una gran variedad de formas, siendo Archosauria el grupo predominante. Este está formado por dos clados principales: Avemetatarsalia y Pseudosuchia. Aunque los avemetatarsales son ampliamente reconocidos por los pterosaurios, dinosaurios no-avianos y avianos, durante el Triásico Superior, los pseudosuquios ocuparon la mayoría de los nichos ecológicos continentales con una amplia variedad de formas, tamaños y hábitos. Así, aunque los pseudosuquios fueron los arcosaurios dominantes durante el Triásico Superior, sus aspectos paleobiológicos están escasamente examinados. Esta tesis pretende explorar las características osteohistológicas de los huesos apendiculares, axiales y dérmicos de varios taxones de Archosauriformes no-Avemetatarsalia, principalmente de Sudamérica, para proporcionar inferencias sobre su esqueletocronología y estimación de edades, variación inter-elemental, seguimiento y correlación de diferentes eventos durante su historia de vida (es decir, madurez sexual, somática y esquelética), patrones y dinámica de crecimiento, estilos de vida, osteogénesis y mantenimiento de la ornamentación de osteodermos y evaluación de caracteres con potencial para estudios sistemáticos. Los taxones examinados comprenden más de 17 especies Archosauriformes no Archosauria (e.g., Proterochampsidae) y Pseudosuchia (i.e., Erpetosuchidae, Ornithosuchidae, Gracilisuchidae, Aetosauria, Puposauroidea, Loricata no-Crocodylomorpha y Crocodylomorpha tempranos). Este estudio constituye el primer aporte paleohistológico realizado a gran escala para el Triásico Superior de Sudamérica.

Los proterocámpsidos exhiben una configuración histológica dispar. Taxones como *Proterochampsia barrionuevoi* y *Gualosuchus reigi* están formados por hueso entretejido, mientras que en *Tropidosuchus romeri* y *Chanaresuchus bonapartei* se reconoce la presencia de hueso entretejido intercalado con hueso pseudolamelar. En cambio, en *Pseudochampsia ischigualastensis* la corteza está formada homogéneamente por hueso pseudolamelar. Dentro de Pseudosuchia, *Tarjadia ruthae* (Erpetosuchidae), *Aetosauroides scagliai* (Aetosauria), *Gracilisuchus stipanicorum* (Gracilisuchidae) y *Trialestes romeri* (Crocodylomorpha) muestran una composición de hueso entretejido embebido en una matriz pseudolamelar. Por el contrario, *Riojasuchus tenuisiceps* (Ornithosuchidae) exhibe una corteza dominada por hueso pseudolamelar. Además, *Sillosuchus longicervix* (Puposauroidea), *Saurosuchus galilei* y

Fasolasuchus tenax (Loricata no-Crocodylomorpha) exhiben el complejo fibrolamelar fuertemente desarrollado y vascularización laminar o subplexiforme.

En general, las edades estimadas de las muestras se consideran como la edad mínima al momento de la muerte debido a que el pobre estado de conservación y las evidencias de los procesos de remodelación ósea avanzada (i.e., líneas de reabsorción, osteonas secundarias) impiden la conservación de un mayor número de marcas de crecimiento. Los osteodermos ofrecen mejores resultados para la estimación de edades debido a la ausencia de signos de remodelación en comparación a los huesos apendiculares.

Los parámetros de madurez en los taxones examinados son muy variables, incluso dentro de grupos más inclusivos, como Proterochampsidae. En proterocámpsidos como *P. ischigualastensis* y en pseudosuquios Erpetosuchidae, Ornithosuchidae y Aetosauria la madurez sexual se logra antes del comienzo de la fusión de algunas suturas neurocentrales (i.e., madurez esquelética). En cambio, en otros proterocámpsidos como *Tro. romeri* y en otros pseudosuquios como Gracilisuchidae (*G. stipanicorum*) y Crocodylomorpha (*Tri. romeri*) la madurez esquelética se alcanza antes de la madurez sexual.

La dinámica de crecimiento de los taxones examinados también es variable, no ligada a diferencias de tamaño. En consecuencia, ningún grupo inclusivo en particular muestra un patrón de crecimiento claramente reconocible. Estas diversas tasas de crecimiento contradicen la presencia de una señal filogenética osteohistológica en Archosauromorpha no-Avemetatarsalia en la que la tasa de crecimiento disminuye desde los taxones tempranos a grupos más recientes (como los cocodrilos).

El estilo de vida se infirió para taxones con un hábito incierto o discutido en la literatura (i.e., Proterochampsidae y Aetosauria) utilizando un modelo estadístico que emplea valores de compactación y el perfil de compactación arrojados por Bone Profiler. Los resultados obtenidos coinciden con inferencias realizadas basadas en estudios anatómicos.

El modo de osteogénesis de los osteodermos analizados se infirió como intramembranoso, debido a la ausencia de fibras estructurales. Además, el mecanismo para el mantenimiento de la ornamentación se postuló como un proceso de deposición preferencial en *Euparkeria capensis*, *C. bonapartei* y *R. tenuisiceps* y se sugirió un desarrollo por reabsorción local y redepositación parcial de la corteza externa en *Aetobarbakinoides brasiliensis*.

Finalmente, debido a la diversidad de características microestructurales reconocidas en la mayoría de los osteodermos examinados, estos resultan inadecuados para estudios sistemáticos, excepto los de los proterocámpsidos.

Esta tesis arroja información novedosa sobre los Achosauriformes no-Avemetatarsalia del Triásico y abre el camino para profundizar sobre varias líneas de investigación.

3. ABSTRACT

Archosauriformes were the ruling reptiles during the Mesozoic. They experienced a very important radiation in the Triassic, being Archosauria the most diverse and important clade. Archosauria comprises two main clades: Avemetatarsalia and Pseudosuchia. Although the avemetatarsalians are widely recognized by non-avian and avian dinosaurs and pterosaurs, during the Upper Triassic, the pseudosuchians occupied the majority of the continental ecological niches in a great variety of forms, sizes and habits. Although pseudosuchians were the ruling archosaurs during the Upper Triassic, their paleobiological aspects remain poorly examined. This thesis pretends to explore the osteohistological features of appendicular, axial and dermal bones of several taxa of non-Avemetatarsalia Archosauriformes mainly from South America to provide inferences regarding their paleobiology, including: ages estimation, inter-elemental variation, tracking and correlation of different events during the life history (i.e., sexual, somatic and skeletal maturity), patterns and dynamics of growth, growth rates, lifestyles, mechanisms of osteoderm formation and evaluation of characters with potential for systematic studies. The taxa examined comprise more than 17 species of archosauriforms, including non-archosaurian Archosauriformes (e.g., Proterochampsidae) and pseudosuchians (i.e., Erpetosuchidae, Ornithosuchidae, Gracilisuchidae, Aetosauria, Puposauroidea, Loricata non-Crocodylomorpha and early Crocodylomorpha). This study constitutes the first paleohistological contribution performed at major scale for the Upper Triassic of South America.

The proterochampsids exhibit an irregular histological configuration. The bone tissue of taxa like *Proterochampsia barrionuevoi* and *Gualosuchus reigi* are formed by woven-fibered bone, while in *Tropidosuchus romeri* and *Chanaresuchus bonapartei* is of woven-fibered bone interspersed with parallel-fibered bone. Instead, in *Pseudochampsia ischigualastensis* the cortex is formed by extensively distributed parallel-fibered bone. Within Pseudosuchia, *Tarjadia ruthae* (Erpetosuchidae), *Aetosauroides scagliai* (Aetosauria), *Gracilisuchus stipanicorum* (Gracilisuchidae) and *Trialestes romeri* (Crocodylomorpha) show a woven-fibered bone mixed with parallel-fibered bone composition in their appendicular bones. In contrast, *Riojasuchus tenuisiceps* (Ornithosuchidae) exhibits a cortex dominated by parallel-fibered bone. Besides, *Sillosuchus longicervix* (Puposauroide), *Saurosuchus galilei* and *Fasolasuchus tenax* (Loricata non-Crocodylomorpha) exhibit a strong and homogeneous pattern of fibrolamellar bone alongside a laminar or sub-plexiform vascularization.

In general, the estimated ages of the samples are considered as the minimum age at death since the poor state of preservation and the evidences of advanced bone remodeling process (i.e., resorption lines, secondary osteons) avoid the conservation of a greater number of growth marks. Osteoderms appear to offer better results for ages estimation because the absence of remodeling signs in comparison with appendicular bones.

The maturity parameters in the taxa examined are highly variable, even within more inclusive groups, such as Proterochampsidae. In proterochampsids like *P. ischigualastensis* and in pseudosuchians like Erpetosuchidae, Ornithosuchidae and Aetosauria, sexual maturity is achieved before the beginning of the fusion of some neurocentral sutures (i.e., skeletal maturity). In contrast, in other proterochampsids like *Tro. romeri* and in other pseudosuchians such as Gracilisuchidae (*G. stipanicorum*) and Crocodylomorpha (*Tri. romeri*) the skeletal maturity is reached prior to the achievement of sexual maturity.

The growth dynamics of the examined taxa is highly variable also, non-related with size differences. In consequence, none inclusive group in particular show a clearly recognizable growth pattern. These diverse growth rates contradict the presence of an osteohistological phylogenetical signal in non-Avemetatarsalia Archosauromorpha, in which the growth rate decrease from stem taxa to crown groups (such as the crocodiles).

The life style was inferred for taxa with an uncertain or discussed habit in the literature (i.e., Proterochampsidae and Aetosauria) using a statistical model that employs values of compactness and the compactness profile analyzed in Bone Profiler. The results obtained concur with inferences based on anatomical studies.

The mode of osteogenesis of the analyzed osteoderms was inferred as intramembranous, based in the absence of structural fibers. In addition, the mechanism for the maintenance of the ornamentation was proposed as a preferential deposition process in *Euparkeria capensis*, *C. bonapartei* and *R. tenuisiceps* and local resorption and partial redisposition of the external cortex was suggested in *Aetobarbakinoides brasiliensis*.

Finally, due the diversity of microstructural features recognized in the majority of the osteoderms examined, these results inappropriate for systematic studies, except those of proterochampsids.

This thesis provides novel information about the non-Avemetatarsalia Archosauriformes from the Upper Triassic and improve our knowledge on different paleobiological aspects that can be used for several lines of research.

4. INTRODUCCIÓN

4.a. Aspectos generales

Los arcosauriformes son un clado de diápsidos que se originaron durante el Pérmico superior (Nesbitt et al., 2010; Nesbitt, 2011). Tras la extinción de fines del Pérmico ocuparon el nicho ecológico dejado atrás por los terápsidos, se convirtieron en las formas dominantes durante gran parte del Triásico y tuvieron una distribución global durante la existencia del supercontinente Pangea (Nesbitt et al., 2010; Nesbitt, 2011). Formas como *Proterosuchus*, *Erythrosuchus* y *Euparkeria* representaron un nuevo plan corporal de diápsidos no presentes en el Paleozoico (Brusatte et al., 2008). En este sentido, un cuerpo relativamente grácil con miembros fuertemente desarrollados, una cabeza anteroposteriormente elongada y una postura semi-erecta a erecta constituyeron características que les permitieron colonizar la mayoría de los nichos ecológicos durante el Triásico (Ezcurra et al., 2013).

Durante el Triásico, los arcosauriformes radiaron en diferentes grupos (e.g., Proterosuchidae, Erythrosuchidae, Euparkeriidae, Proterochampsia), constituyendo Archosauria el clado más importante porque conformaron el grupo más diverso y sobrevivieron hasta la actualidad (Ezcurra, 2016). Los arcosaurios, a su vez, se diversificaron en dos grandes grupos: Avemetatarsalia y Pseudosuchia (Serenó y Arcucci, 1990; Ezcurra, 2016). Tradicionalmente, la principal diferencia anatómica entre ambos clados, estriba en la forma y tamaño de dos huesos de la primera línea de tarsos: el astrágalo y el calcáneo, los cuales articulan con la tibia y la fibula. En los avemetatarsales, la línea articular es recta y horizontal y pasa por debajo del calcáneo y del astrágalo (Serenó, 1991; Benton, 2015). Esta construcción se denomina pie mesotarsal. En tanto, en los pseudosuquios, la línea articular pasa entre ambos huesos. A esta estructura se la denomina pie crurotarsal (Serenó y Arcucci, 1990; Benton, 2015).

Los avemetatarsales incluyen diversas formas, tales como pterosauriformes, dinosaurios no-avianos y avianos, siendo estos últimos el único grupo sobreviviente hasta la actualidad (Nesbitt et al., 2013a; Müller et al., 2023). Por otra parte, los pseudosuquios también incluyen diferentes formas, tales como erpetosúquidos, ornitosúquidos, aetosaurios, gracilisúquidos, “rauisúquios” y cocodrilos, entre otros, siendo estos últimos el único linaje que posee representantes vivientes hasta la actualidad (Nesbitt et al., 2013a). Durante el Triásico Superior, fueron los pseudosuquios el grupo dominante sobre los ambientes continentales, alcanzando una amplia diversidad de planes corporales y tamaños, ocupando la mayoría de los

Actualmente, en la paleontología de vertebrados, existen varios métodos para indagar diferentes aspectos paleobiológicos. Así, por ejemplo, se pueden mencionar las reconstrucciones en tres dimensiones (3D) del cráneo y otros huesos a partir de escáneres tomográficos (Paulina-Carabajal et al., 2020; Baczko et al., 2021, 2023), la indagación sobre la estructura interna de elementos óseos mediante el uso de microtomógrafos (Aureliano et al., 2021), el uso de análogos modernos en experimentos para estudios comparativos (Rayfield, 2007), el empleo de reconstrucciones en 3D a partir de técnicas de fotogrametría para determinar comportamientos individuales y grupales a partir de icnitas (Navarro-Lorbés et al., 2021) y el análisis de la microestructura ósea interna a partir de secciones delgadas (i.e., paleohistología) (Chinsamy, 2023), entre otros.

Una de los métodos más tradicionales para observar la microestructura interna en huesos fósiles es la utilización de secciones petrográficas delgadas. A pesar de tratarse de una técnica invasiva de carácter destructivo, la paleohistología continúa siendo una de las principales fuentes de información paleobiológica. Desde las secciones delgadas, puede inferirse la edad de muerte (mínima) de los individuos (e.g., Cerda et al., 2017), su sexo (e.g., Canoville et al., 2020), estadio ontogenético (e.g., Klein y Sander, 2008), la dinámica de crecimiento e historia de vida (e.g., Botha y Chinsamy, 2001; Prondvai, 2017), el estilo de vida (hábito común de locomoción) (e.g., Quémeneur et al., 2013), el origen de estructuras particulares (e.g. Scheyer y Sander, 2004) y la etiología de algunas enfermedades/traumas (e.g., Haridy et al., 2019). Asimismo, los datos paleohistológicos pueden incluso ser empleados en sistemática y filogenia, ya sea como fuente de caracteres (e.g., Buffrénil et al., 2016) e incluso en la validación de taxones (e.g., Carr, 2020).

Dada la importancia que representan los primeros arcosauriformes y pseudosuquios en cuanto a su diversidad dentro de las faunas de los ecosistemas continentales del Triásico de Sudamérica, el presente trabajo de disertación doctoral pretende reconocer diferentes aspectos paleobiológicos de diversos grupos dentro de estos linajes. Estos aspectos son abordados a partir del análisis microestructural de los restos óseos de diversos taxones, los cuales provienen principalmente de localidades fosilíferas del Triásico de Argentina.

4.b. Objetivos e hipótesis

Objetivo general: contribuir al conocimiento paleobiológico de los Archosauriformes triásicos de Sudamérica a partir del estudio de la estructura fina (microanatomía e histología) de su esqueleto axial, apendicular y dérmico. Las relaciones filogenéticas de los taxones examinados se muestran en la figura 2. Particularmente, se pretende ahondar en aspectos relacionados a la dinámica del crecimiento, morfología funcional, esqueletocronología, paleoecología y sistemática; a fin de conocer los roles paleobiológicos de este clado de amniotas.

Objetivos específicos:

1) Caracterizar la microanatomía y la histología del esqueleto postcranial de diversas formas de Archosauriformes no-Avemetatarsalia triásicas, incluyendo: *Cuyosuchus huenei*, euparkéridos (*Euparkeria capensis*), doswélliidos (*Vancleavea campi*), proterocámpsidos (*Proterochampsia barrionuevoi*, *Tropidosuchus romeri*, *Gualosuchus reigi*, *Pseudochampsia ischigualastensis*, *Chanaresuchus bonapartei* y CRILAR-Pv 488), erpetosúquidos (*Tarjadia ruthae*), ornitosúquidos (*Riojasuchus tenuisiceps*), aetosaurios (*Aetosauroides scagliai*, *Neoaetosauroides engaeus* y *Aetobarbakinoides brasiliensis*), gracilisúquidos (*Gracilisuchus stipanicorum*), “rauisúquios” (*Sillosuchus longicervix*, *Saurosuchus galilei*, *Fasolasuchus tenax* y CRILAR-Pv 570) y cocodrilomorfos (*Trialestes romeri*).

2) Establecer los elementos que pueden ser empleados como herramienta en estudios esqueletocronológicos mediante la identificación de marcas de crecimiento en distintos huesos del esqueleto apendicular, axial y dérmico.

3) Determinar si la maduración somática (i.e., momento en el cual el organismo detiene por completo su crecimiento corporal) y sexual (i.e., momento en el cual la maduración de las gónadas permite su reproducción) en Archosauriformes no-Avemetatarsalia es previa a la maduración morfológica (i.e., instancia en la que el esqueleto fusiona por completo sus suturas neurocentrales).

4) Reconocer las principales variaciones ocurridas en los tejidos óseos durante la ontogenia de los grupos estudiados.

5) Reconstruir la evolución de la dinámica de crecimiento de los Archosauriformes no-Avemetatarsalia.

6) Reconstruir curvas de crecimiento de Archosauriformes no-Avemetatarsalia, cuando fuese posible.

7) Inferir el estilo de vida (hábito común de locomoción: acuático, anfibio o terrestre) para las formas con un hábito incierto.

8) Determinar los principales mecanismos relacionados a la formación de la armadura dérmica en Archosauriformes no-Avemetatarsalia

9) Reconocer los mecanismos implicados en la formación y el mantenimiento de la ornamentación en los osteodermos.

10) Reconocer caracteres histológicos de valor sistemático en los osteodermos, evaluando su distribución entre los distintos grupos.

En el presente proyecto se pondrán a prueba las siguientes hipótesis:

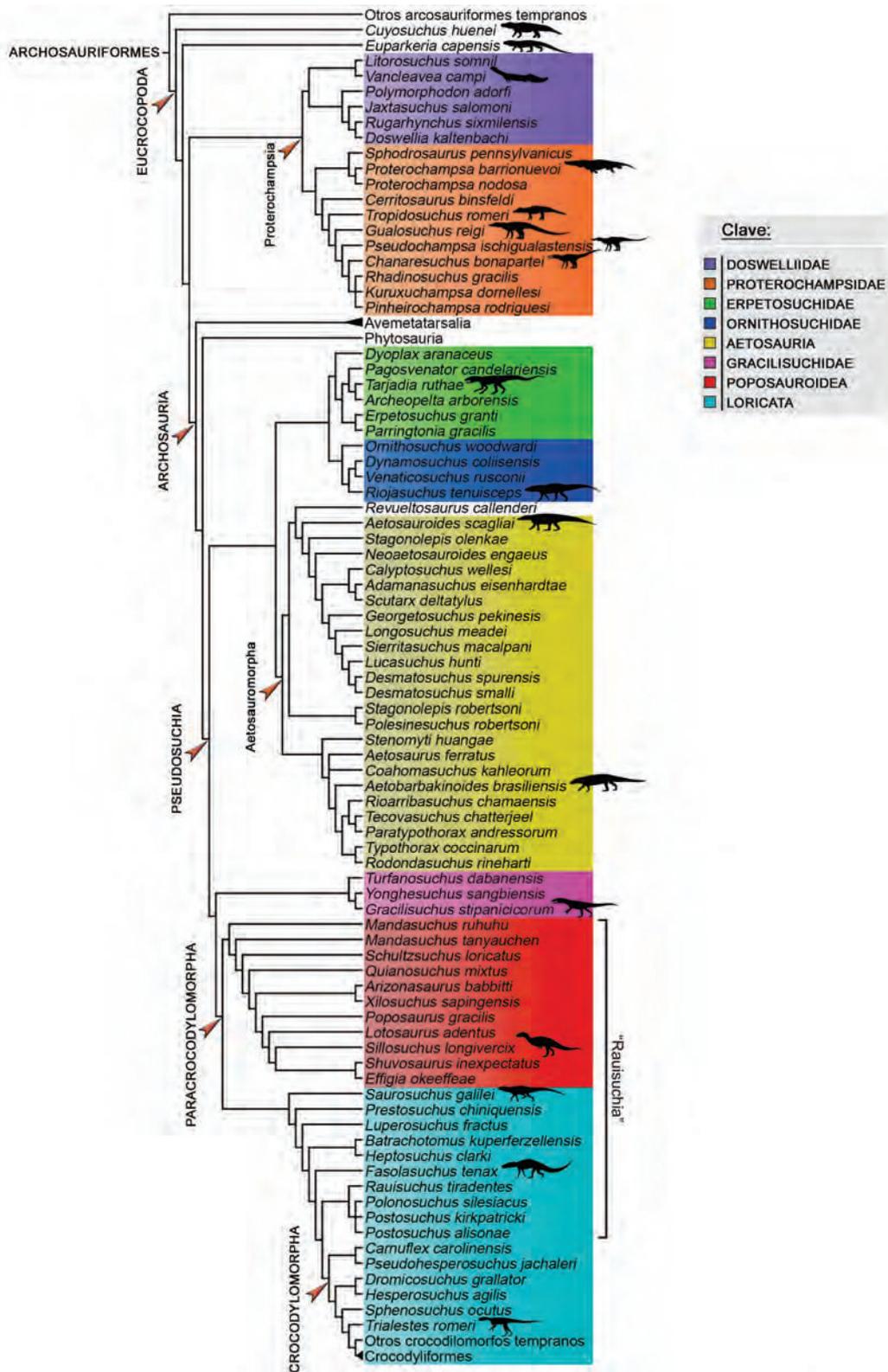


Figura 2. Cladograma simplificado mostrando las principales relaciones filogenéticas entre los taxones muestreados, elaborado a partir de los estudios de Ezcurra (2016), Lecuona et al. (2016), Ezcurra et al. (2017), Parker (2018), Foffa et al. (2020), Müller et al. (2020), Butler et al. (2022), Soares Damke et al. (2022), Ezcurra et al. (2023), Paez-Neto et al. (2023) y Desojo y Rauhut (2024). Las siluetas indican las especies examinadas.

1) Los osteodermos son los mejores elementos para efectuar estimaciones de edad en Eucrocopoda.

2) En Archosauriformes hay una relación directa entre la masa corporal y la tasa relativa de crecimiento. Es decir, formas de mayor porte exhibirán una mayor proporción de tejidos tales como el fibrolamelar (alta tasa de crecimiento) y aquellas formas de talla reducida depositarán mayormente tejidos de tipo lamelar o pseudolamelar (bajas tasa de crecimiento).

3) La maduración sexual, somática y esquelética no ocurren de forma simultánea en Archosauriformes. Estas se dan en una secuencia temporal bien definida. En este sentido, al igual que lo reportado en Archosauriformes no-Avemetatarsalia vivientes (Ikejiri, 2012), la maduración sexual de los Archosauriformes (reflejada en su histología) precede a la maduración esquelética (i.e., fusión completa de todas las suturas craneales y neurocentrales).

4) La presencia de tejido fibrolamelar (indicador de tasas de crecimiento altas) es un rasgo plesiomórfico para Archosauria.

5) Los aspectos anatómicos relacionados al estilo de vida, se ven reflejados a nivel micronatómico, siendo los taxones con huesos densos, formas acuáticas o anfibias, mientras que los taxones con huesos más bien ligeros son terrestres.

6) A diferencia de lo reportado en Crocodyliformes, los osteodermos en Eurocopoda se formaban mediante osificación intramembranosa.

7) Al igual que los caracteres macroanatómicos, los caracteres microanatómicos e histológicos en los Archosauriformes (principalmente de sus osteodermos) presentan variaciones a nivel taxonómico.

4.c. Marco geológico

El Triásico corresponde al primer período de la Era Mesozoica y se extendió de los 251,9–201,3 Ma. Desde un punto de vista global, está caracterizado por un clima cálido y seco, bajos niveles del mar, el inicio de la fragmentación de Pangea y un importante recambio faunístico tanto en ambientes continentales como marinos luego de la extinción Permo–Triásica (Benedetto, 2018). Múltiples cuencas sedimentarias triásicas alrededor del mundo registran un amplio contenido fosilífero. Entre ellas, se destacan las cuencas Eiberg, Dolomites, Germánica y Jameson Land en Europa, las cuencas Godavari, Mahanadi y Wardha en India, la Cuenca Sichuan en China, las cuencas de Carnarvon, Perth y Sidney en Australia, las cuencas de Fundy, Chinle y Newark en América del Norte y las cuencas Argana y Karoo en África (Fig. 3) (Srivastava y Jha, 1997; Benedetto, 2018; Lucas, 2018). Durante el Triásico, Sudamérica se extendía por el margen suroeste de Pangea, en el subcontinente de Gondwana, quedando constituidas numerosas cuencas sedimentarias de relevancia fosilífera (Kokogian et al., 1999; Spalletti, 1999). Algunas de estas cuencas triásicas que quedaron establecidas en Sudamérica incluyen la Cuenca de Atacama, la Cuenca Cuyana y la Cuenca San Rafael, entre otras (Mancuso et al., 2021). Las cuencas más

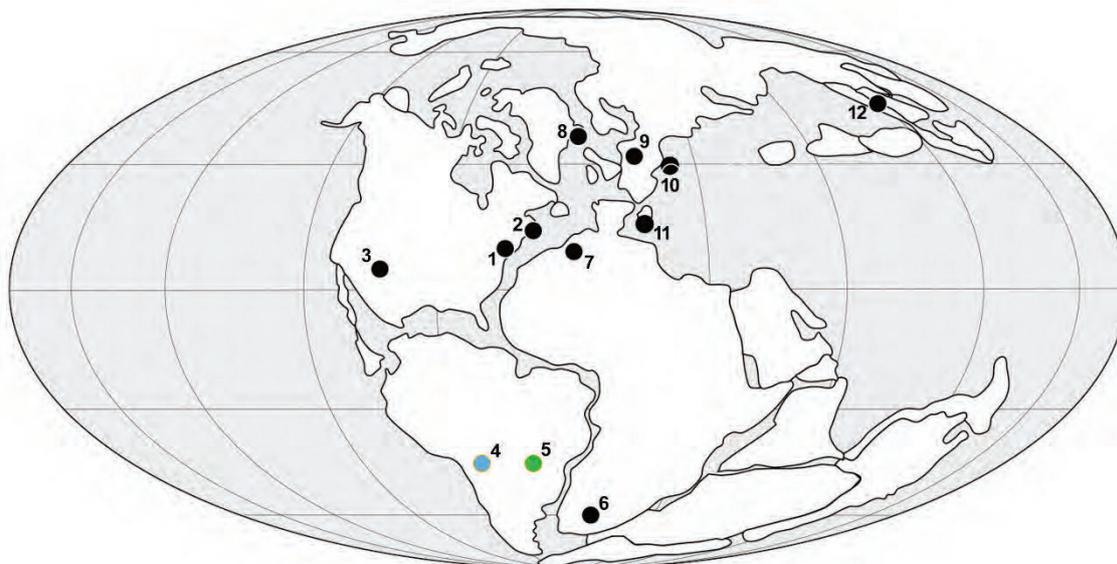


Figura 3. Reconstrucción paleogeográfica global durante el Triásico Superior, señalando la localización aproximada de algunas de las diferentes cuencas sedimentarias mencionadas en el texto (modificado de Tanner, 2018). 1: Cuenca Newark, E.U.A. 2: Cuenca Fundy, Canadá 3: Cuenca Chinle/Plateau Colorado. **4: Cuenca Ischigualasto-Villa Unión, Argentina.** **5: Cuenca Paraná, Brasil.** 6: Cuenca Karoo, Sudáfrica. 7: Cuenca Argana, Marruecos. 8: Cuenca Jameson Land, Groenlandia. 9: Cuenca Germánica, Alemania. 10: Cuenca Eiberg, Austria. 11: Cuenca Dolomites, Italia. 12: Cuenca Sichuan, China.

importantes desde un punto de vista paleontológico son la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión en Argentina y la de Paraná en Brasil (Benedetto, 2018). De estos dos yacimientos provienen la mayoría de los materiales fósiles examinados en esta tesis.

La Cuenca Ischigualasto-Villa Unión se extiende mayormente sobre las provincias de La Rioja y San Juan, al noroeste de Argentina y se prolonga en dirección NO–SE en forma elongada (*echelon*) con un espesor que supera los 4.000 m (Fig. 4) (Fauqué et al., 2020). Está compuesta por seis formaciones litoestratigráficas incluidas en dos diferentes sistemas. El más antiguo es denominado Grupo Paganzo III y está constituido por las formaciones Talampaya y Tarjados (Fauqué et al., 2020). El segundo sistema es el Grupo Agua de la Peña e incluye a las formaciones Chañares, Los Rastros, Ischigualasto y Los Colorados (Fauqué et al., 2020). A continuación, se enumeran brevemente las características geológicas más importantes de cada formación, desde la más antigua a la más reciente, basadas principalmente en las descripciones de Fauqué et al. (2020).

- Formación Talampaya: tradicionalmente, se corresponde a los últimos depósitos del Pérmico de la Era Paleozoica y a los primeros del piso Induano del Triásico (Fig. 5). No obstante, dataciones basadas en zircones U-Pb estiman un techo de $249,66 \pm 0,11$ Ma llegando a la transición Olenekiano–Anisiano en la localidad Cuesta de Miranda (La Rioja) (Salvo Bernárdez et al., 2023). Está compuesta por dos series de facies, cuya potencia máxima ronda los 290 m en total. La primera está conformada por una serie volcánica; basaltos, aglomerados volcánicos y conglomerados epiclásticos. La segunda es una facie sedimentaria formada por conglomerados, areniscas, limolitas y brechas intraformacionales. Diversos ambientes fluviales constituían el ambiente deposicional de la formación, intercalado con algunos depósitos volcánicos y eólicos.

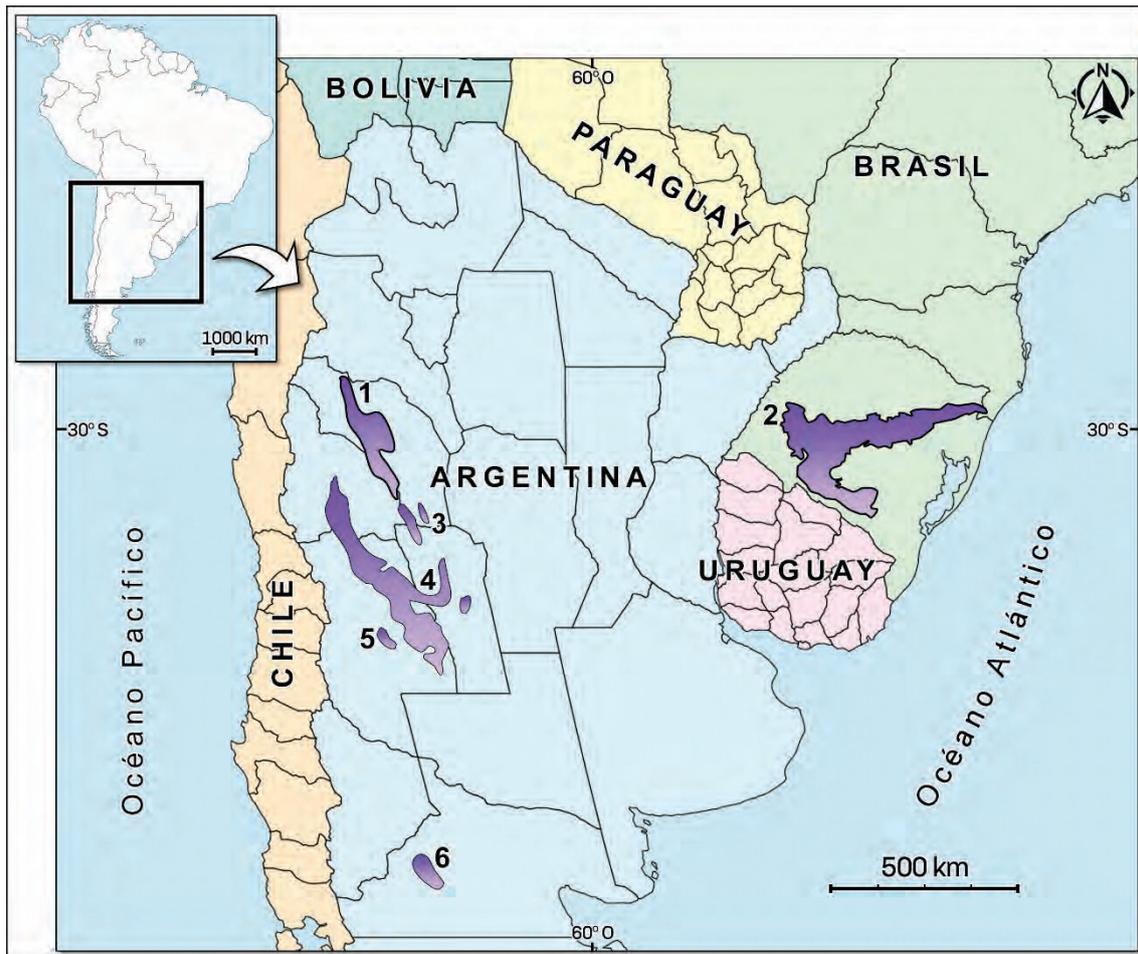


Figura 4. Localización de las principales cuencas triásicas en Sudamérica (áreas en violeta) (modificado de Mancuso et al., 2021). 1: Cuenca Ischigualasto-Villa Unión. 2: Cuenca Paraná. 3: Cuenca Marayes-Carrizal. 4: Cuenca Cuyana. 5: Cuenca San Rafael. 6: Cuenca Los Menucos.

- Formación Tarjados: se extiende desde mediados del Induano (Triásico Inferior) hasta mediados del Ladiniano (Triásico Medio) con un espesor máximo de 1530 m (Fig. 5). Al igual que en la Fm. Talampaya, pueden diferenciarse dos facies. La primera está conformada por una serie volcánica de basaltos y conglomerados epiclásticos y la segunda por una secuencia sedimentaria de conglomerados, areniscas y lutitas. Asimismo, se reconocen dos ambientes principales de deposición: el primero es de carácter volcánico/eólico y el segundo está conformado por un sistema fluvial de cursos entrelazados.

- Formación Chañares: posee una edad estimada de mediados del Ladiniano (Triásico Medio) a mediados del Carniano (Triásico Superior) (Fig. 5) y posee un espesor máximo de 60 m. Litológicamente, se caracteriza principalmente por la presencia de depósitos resedimentados volcánicos emplazados en entornos aluviales y lacustres, los cuales representan parte de la fase sin-rift de sedimentación en la cuenca (Fiorelli et al., 2018).

- Formación Los Rastros: pertenece al Carniano medio (Triásico Superior) (Fig. 5) y su espesor es de unos 280 m. Está formada por lutitas negras carbonosas, mantos de carbón y areniscas finas a medianas. Se infirió un ambiente de tipo lacustre-deltaico para esta formación.

· Formación Ischigualasto: se extiende desde mediados del Carniano hacia comienzos del Noriano (Triásico Superior) (Fig. 5) y posee una potencia variable de 600–900 m. Tiene una composición litológica diversa, conformada por tobas, tufitas, pelitas, areniscas, conglomerados y basaltos (Fig. 6). El ambiente de depositación consistió en un sistema fluvial, ríos entrelazados y planicies de inundación.

· Formación Los Colorados: su rango temporal se extiende desde el Noriano temprano hasta fines del Noriano (Triásico Superior) (Fig. 5). No obstante, según Kent et al. (2014) llegaría hasta los 213 Ma aproximadamente (Fig. 5). Sin embargo, Desojo et al. (2020) sugieren una edad de fin de depositación cinco millones de años más joven (Fig. 5). Su espesor es altamente variable, pero en promedio es de unos 700 m. Litológicamente, la formación está compuesta por dos secciones, una inferior granocreciente y otra superior granodecreciente. La sección inferior está formada por bancos tabulares de areniscas rojas medias a finas intercalados con limolitas (Fig. 6) y, hacia el techo, se reconocen niveles de conglomerados. Para esta sección, se infirió un ambiente restringido de planicies de inundación. La sección superior está constituida por bancos tabulares estrato y granodecrecientes de areniscas gruesas y limolitas. El paleoambiente de esta sección fue interpretado como un sistema fluvial, caracterizado por un alargamiento de los cursos y el gran desarrollo de las planicies de inundación atribuido a un estado de estabilidad de la cuenca.

Asimismo, debido a la riqueza fósil de vertebrados de la cuenca se han podido establecer algunas zonas de asociación (ZA [*assemblage zones*, *AZ*]). Las mismas consisten en un tipo especial de biozona empleada en bioestratigrafía, caracterizada por el conjunto de especies que tienden a aparecer asociadas en forma más o menos constante, prescindiendo del biocrón de cada una, en un determinado intervalo estratigráfico (Benedetto, 2018). Se han realizado diversos análisis de las asociaciones de vertebrados en varias localidades de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión. De esta manera, pueden mencionarse aquellos realizados en localidades tales como El Torcido (La Rioja) (Fiorelli et al., 2013; Ezcurra et al., 2017); Brazo del Puma, Campo de Córdoba, Chañares (La Rioja) (Ezcurra et al., 2017); Valle de la Luna (San Juan) (Martínez et al., 2011) y Hoyada del Cerro Las Lajas (La Rioja) (Desojo et al., 2020; Colombi et al., 2021) entre otros, estableciéndose en algunos casos la extensión de las biozonas mediante métodos radiométricos. A modo ilustrativo y de manera general, se enumeran las zonas de asociación marcadas por Martinelli et al. (2024) en su estudio sobre *Riojanodon neno*i. En primer lugar, figuran la ZA *Tarjadia* y, por encima, la ZA *Massetognathus-Chanaresuchus* en el límite Ladiniano–Carniano. Ambas tienen correspondencia con la Fm. Chañares (Fig. 5). Les siguen dos biozonas que guardan correspondencia con la Fm. Ischigualasto, la ZA *Hyperodapedon-Exaeretodon-Herrerasaurus* y por encima, la ZA *Hyperodapedon* en el límite Carniano–Noriano (Fig. 5). Finalmente, la ZA *Jachalera* se extiende desde el Noriano temprano hasta el Noriano

medio aproximadamente entre el límite de las formaciones Ischigualasto y Los Colorados (Fig. 5).

Por otra parte, la Cuenca Paraná en Brasil es una extensa cuenca intracratónica rellena de cinco principales secuencias depositacionales desde el Ordovícico hasta el Cretácico, predominantemente silicoclásticas en su naturaleza (Zalán et al., 1990). La cuarta de estas secuencias es la que corresponde a depósitos del Triásico y la mayoría de estos yacimientos se encuentran al sur de Brasil, en el estado de Río Grande do Sul (Fig. 4) (Zalán et al., 1990). La división lito-cronoestratigráfica de este período en la Cuenca Paraná es compleja y se ha visto severamente modificada en los últimos años, dependiendo principalmente del criterio con el que se clasifican los afloramientos. La división clásica basándose en características litoestratigráficas consta de tres formaciones, pertenecientes al grupo Rosário do Sul, las cuales incluyen a la Fm. Sanga do Cabral (Induano temprano–Olenekiano medio, Triásico Inferior), la Fm. Santa María (Ladiniano–Carniano, Triásico Medio) y la Fm. Caturrita (Noriano–Rhaetiano, Triásico Superior) (Fig. 5) (Andreis et al., 1980). No obstante, esta clasificación litoestratigráfica ha quedado en desuso, y en la actualidad se emplean “supersecuencias” y “secuencias” propuestas inicialmente por Zerfass et al. (2003). Las secuencias de segundo orden, denominadas Supersecuencias, representan etapas particulares de la evolución de la cuenca y están relacionados con cambios en la tasa de subsidencia y levantamiento del basamento. A continuación, se describirán brevemente las supersecuencias de segundo y tercer orden del grupo Rosário do Sul (supersecuencia de primer orden) propuestas por Zerfass et al. (2003):

- Supersecuencia Sanga do Cabral: se extiende desde el Induano temprano hasta el Olenekiense medio (Triásico Inferior) (Fig. 5). Es la secuencia equivalente a la Fm. Sanga do Cabral de la clasificación de Andreis et al. (1980). Esta unidad de 50 m (hasta 100 m, excepcionalmente) de espesor está compuesta por conglomerados intraformacionales laminados macizos y areniscas de laminación horizontal. Se interpreta un paleoambiente fluvial de ríos anastomosados atravesado por eventos ocasionales y repentinos de inundación.

- Supersecuencia Santa María: posee una sucesión de hasta 200 m de espesor y está dividida en tres subsecuencias de tercer orden:

- Secuencia Santa María 1: tiene una potencia de unos 50 m y tiene una correspondencia aproximada con el miembro inferior de la Fm. Santa María, Mb. Passo das Tropas (Fig. 5) de la clasificación de Andreis et al. (1980). Litológicamente, está compuesta por dos series, la primera por conglomerados y la segunda por areniscas finas estratificadas. De esta manera se establecieron episodios de regresión y transgresión en un ambiente fluvial y lacustre.

- Secuencia Santa María 2: tiene su equivalente al miembro superior de la Fm. Santa María, Mb. Alemoa (Fig. 5), sumado a la mayor parte de la Fm. Caturrita (Carniano temprano–Noriano tardío, Triásico Superior) de la clasificación de Andreis et al. (1980). Con un

espesor máximo de 130 m, está formada por pelitas laminares depositadas en episodio cortos y sucesivos de transgresión, denotando la presencia de ambientes de lagos poco profundos y llanuras aluviales de un sistema fluvial anastomosado efímero.

- Secuencia Santa María 3: corresponde a la última porción de la Fm. Caturrita (Noriano tardío–Rhaetiano, Triásico Superior) de la clasificación de Andreis et al. (1980) (Fig. 5). Posee un espesor de unos 20 m y su litología está integrada por conglomerados y areniscas de grano medio a grueso. Dadas estas características, se infirió un ambiente de mayor energía para esta secuencia, constituyendo posiblemente las regiones de terrazas de ambientes fluviales.

Asimismo, las supersecuencias propuestas por Zerfass et al. (2003) se han visto modificadas posteriormente, siendo los estudios de Horn et al. (2014) los más considerados al momento de establecer las series estratigráficas de la cuenca. Horn et al. (2014) basaron la identificación de supersecuencias y subsecuencias en características litológicas, geomorfológicas (incluidos datos satelitales) y paleontológicos. En su perfil, la Fm. Sanga do Cabral también es reconocida como una supersecuencia equivalente, pero también identificaron y nombraron cuatro subsecuencias (de tercer orden) dentro de la Supersecuencia Santa María. Desde la más antigua a la más reciente, se incluyeron la Secuencia Pinheiros-Chiniquá (Ladiniano temprano a medio–Carniano temprano, Triásico Medio–Superior), la Secuencia Santa Cruz (Carniano medio, Triásico Medio), la Secuencia Candelária (Carniano tardío–Noriano tardío, Triásico Superior) y

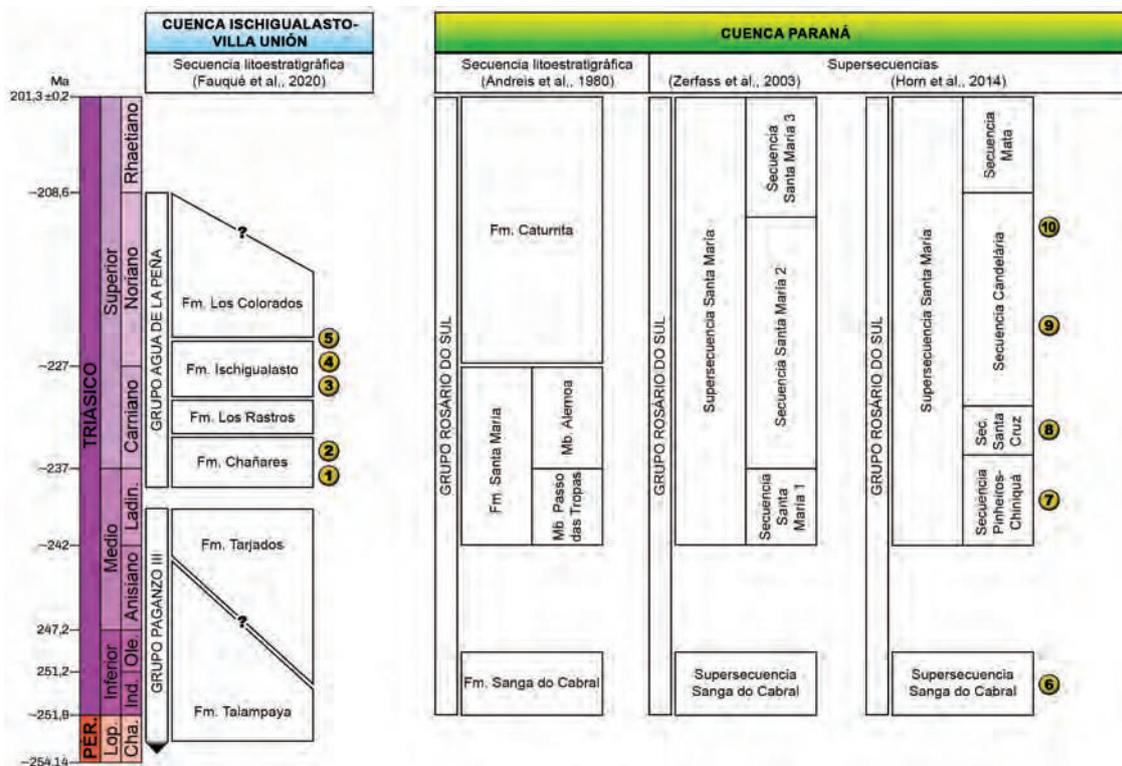


Figura 5. Cuadro cronoestratigráfico simplificado, mostrando las principales formaciones y secuencias sedimentarias de las cuencas Ischigualasto-Villa Unión y Paraná, de acuerdo a diferentes estudios. Las unidades marcadas con “?” indican la posible extensión de las mismas de acuerdo a estimaciones recientes (ver en el texto). Los números indican las biozonas. 1: ZA *Tarjadia*. 2: ZA *Massetognathus-Chanaresuchus*. 3: AZ *Hyperodapedon-Exaeretodon-Herrerasaurus*. 4: AZ *Exaeretodon*. 5: ZA *Jachaleria*. 6: ZA *Procolophon*. 7: ZA *Dinodontosaurus*. 8: ZA *Santacruzodon*. 9: ZA *Hyperodapedon*. 10: AZ *Riograndia*.

la Secuencia Mata (Rhaetiano, Triásico Superior) (Fig. 5). Asimismo, la Secuencia Pinheiros-Chiniquá es equivalente a las zonas de asociación *Tarjadia* + *Massetognathus-Chanaresuchus* de la Cuenca Ischigualasto-Villa Unión.

Ateniéndose exclusivamente al registro fósil, se han establecido algunas biozonas en la Cuenca Paraná, cuyos límites cronoestratigráficos, en su mayoría, no han sido fijados por métodos radiométricos. De

esta manera, se definieron cinco zonas de asociación de tetrápodos, las cuales incluyen, desde la más antigua a la más reciente, la ZA *Procolophon* de la Supersecuencia Sanga do Cabral, la ZA *Dinodontosaurus* de la Secuencia Pinheiros-Chiniquá, la ZA *Santacruzodon* de la Secuencia Santa Cruz, la ZA *Hyperodapedon* ($233,23 \pm 0,73$ Ma) y la ZA *Riograndia* ($225,42 \pm 0,37$ Ma) que constituyen la base y el techo de la Secuencia Candelaria respectivamente (Fig. 5) (Dias-Da-Silva et al., 2017; Ezcurra et al., 2017, 2021; Martinelli et al., 2017; Langer et al., 2018; Desojo et al., 2020).



Figura 6. Formación Ischigualasto y Formación Los Colorados. Vista de los afloramientos en el Parque Provincial Ischigualasto, Provincia de San Juan, Argentina (extraída del sitio web oficial del parque). Nótese la clara diferenciación entre ambos tipos geológicos, constituyendo las areniscas claras la Fm. Ischigualasto, y por encima, las areniscas rojizas típicas de la Fm. Los Colorados.

4.d. Introducción a la terminología en histología ósea

La paleohistología es una amplia disciplina que estudia la microestructura de diferentes estructuras como huesos, dientes, escamas y otros materiales “duros” de vertebrados e invertebrados conservados durante la fosilización (Padian, 1997). La presente tesis doctoral está enfocada en el estudio paleohistológico de estructuras óseas de arcosauriformes, incluyendo huesos apendiculares, costillas y osteodermos. Como otras tantas disciplinas, la paleohistología cuenta con una serie de términos propios, los cuales no sólo se emplean para identificar a las estructuras histológicas, sino que también implican ciertos procesos biológicos. Es por eso que una breve introducción a la nomenclatura y terminología en histología ósea es necesaria ya que facilita la comprensión de los términos empleados y contribuye al entendimiento de las inferencias obtenidas a partir de las descripciones de la microestructura. La mayor parte de los términos y definiciones histológicas presentadas en esta sección corresponden a los trabajos de Francillon-Vieillot et al. (1990) y Buffrénil y Qhilac (2021a), aunque también se efectúa un complemento basado en otras publicaciones, las cuales son pertinentemente citadas según el caso.

El hueso es un tipo de tejido conectivo de soporte, capaz de ser estudiado a diferentes escalas (Burr y Allen, 2019). Esta tesis se enfoca en descripciones a nivel microestructural y

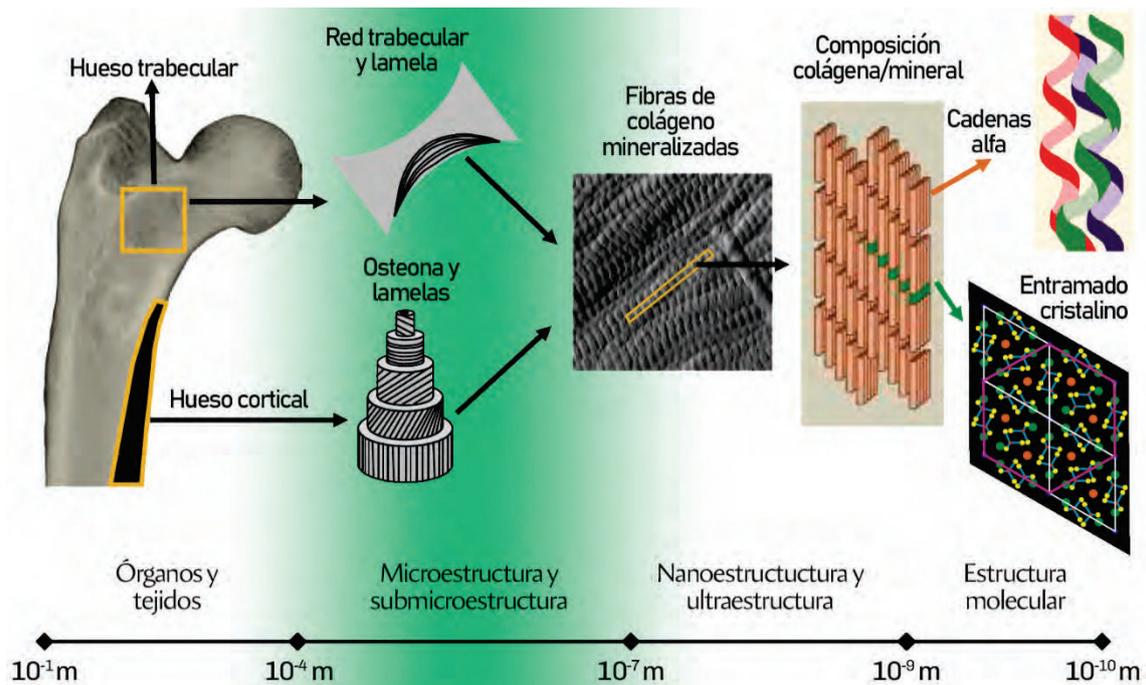


Figura 7. La organización jerárquica del hueso (modificado de Burr y Allen, 2019). A nivel macroscópico, el hueso está compuesto por un hueso cortical compacto formando una capa exterior y hueso esponjoso (o trabecular) dentro de la cavidad medular. El hueso esponjoso atenúa las cargas y dirige las fuerzas al hueso cortical más fuerte. A nivel microscópico, el hueso cortical está compuesto por muchos sistemas de osteonas, ya sean primarias o secundarias, que son producto de la formación y reabsorción ósea. Estas osteonas están compuestas por un canal central que transporta un vaso sanguíneo, nervios y linfáticos rodeados por capas de laminillas concéntricas. A nivel ultra y nanoestructural, el hueso es un compuesto de fibras de colágeno con placas de minerales intercaladas dentro de las fibrillas de colágeno (intrafibrilares) y entre las propias fibras de colágeno (interfibrilares). Juntos, pueden formar una fase transfibrilar en la que los cristales pueden expandirse más allá de las dimensiones de una sola fibrilla de colágeno. Las fibrillas de colágeno están compuestas por moléculas que forman una triple hélice compuesta por dos cadenas α_1 y una única cadena α_2 .

submicroestructural (Fig. 7). La mayoría de los huesos tienen dos orígenes embriológicos, la cresta neural (aquellos huesos formados por osificación intramembranosa) y el mesodermo (aquellos huesos formados por osificación endocondral) (Hall, 2015). A pesar de estas diferencias, ambos tipos poseen el mismo metabolismo a grandes rasgos (Hall, 2015). Asimismo, el hueso está formado por componentes celulares y extracelulares (Fig. 8). A nivel nanoestructural, la porción extracelular consiste principalmente en una matriz de colágeno reticulado Tipo I mineralizado con apatita carbonatada nanocristalina e hidratada ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4\text{CO}_3)_6\text{OH}_2$) (Burr y Allen, 2019). El mineral y el colágeno se combinan para formar un material compuesto, donde el mineral proporciona rigidez a la estructura y el colágeno proporciona resiliencia y ductilidad (Burr y Allen, 2019). Asimismo, existe una cantidad casi despreciable de proteínas no-colagénicas que conforman la matriz extracelular, pero que juegan un papel fundamental en la regulación del desarrollo de la misma (Burr y Allen, 2019) (Fig. 8). Entre ellas se destacan los proteoglicanos y glicoproteínas, y, en menor medida, las osteocalcinas y las osteonectinas (Burr y Allen, 2019). A escala microscópica, las fibras individuales de colágeno intercaladas con el mineral se organizan en diversas formas, dependiendo principalmente de la tasa de formación, posición y sustrato (si es que se forma sobre uno) en el que se desarrollan (Burr y Allen, 2019).

Por otra parte, la fase celular del tejido óseo está permeada y revestida por varios tipos de células especializadas, encargadas de su formación y mantenimiento (Currey, 2002). De estas, las más importantes son las células osteoprogenitoras, osteoblastos, osteocitos y osteoclastos.

Células osteoprogenitoras: se trata de células madres, distribuidas por todo el revestimiento óseo, cubren todas las superficies de los huesos, incluidos los canales vasculares, periostio y endostio, formando una capa delgada y continua que controla el movimiento de iones entre el cuerpo y el hueso (Fig. 9) (Currey, 2002).

Osteoblastos: derivan de las células osteoprogenitoras y son responsables de la formación del hueso (Currey, 2002). Depositán inicialmente la matriz colágena, osteoide, en la que luego se deposita el mineral y probablemente también tengan un papel importante en su mineralización (Currey, 2002). Cuando un osteoblasto queda completamente rodeado por una matriz calcificada, se diferencia en un osteocito (Fig. 9) (Martini y Bartholomew, 2021).

Osteocitos: derivan de los osteoblastos (Martini y Bartholomew, 2021). Están aprisionados en el tejido óseo mineralizado y se conectan con los osteocitos adyacentes por medio de procesos que se alojan en pequeños canales (canalículos), de alrededor de 0,2 a 0,03 μm de diámetro (Cooper et al., 1966). Cada osteocito se encuentra encerrado dentro de su correspondiente cavidad, llamada laguna (*lacuna* u *osteoplasto*) (Fig. 9). Mantienen la estructura ósea normal al reciclar las sales de calcio en la matriz ósea y contribuyen en las reparaciones por daños a la misma (Martini y Bartholomew, 2021).

Osteoclastos: son células relativamente grandes, con 50 o más núcleos (Martini y Bartholomew, 2021). Secretan ácidos y enzimas que disuelven la matriz ósea y liberan los minerales almacenados a través de la osteólisis o reabsorción ósea (Fig. 9). Este proceso ayuda a regular las concentraciones de calcio y fosfato en los fluidos corporales (Martini y Bartholomew, 2021). En un momento dado, los osteoclastos eliminan la matriz y los osteoblastos la segregan (Martini y Bartholomew, 2021).

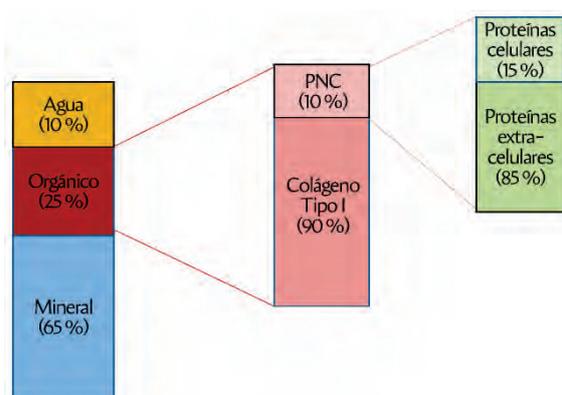


Figura 8. Composición del tejido óseo medida en proporciones (modificado de Burr y Alen, 2019). El hueso está compuesto por una matriz orgánica, mineral y agua. La mayor parte de la matriz orgánica es de colágeno Tipo I, pero también están presentes proteínas no-colagénicas (PNC) que contribuyen a la mineralización y la adhesión. En estas últimas, la mayor parte es extracelular, aunque también se encuentra una pequeña cantidad de proteínas celulares.

El hueso de los vertebrados parte de una serie de procesos que llegan a ser comunes a un amplio número de metazoos. En un principio, el endurecimiento de los tejidos es comúnmente una consecuencia de la mineralización de una matriz orgánica en la que pueden estar involucrados varios iones metálicos (hierro, magnesio, estroncio, etc.) o sílice. Entre los diversos procesos de mineralización, la calcificación es probablemente el más común. En este caso, las

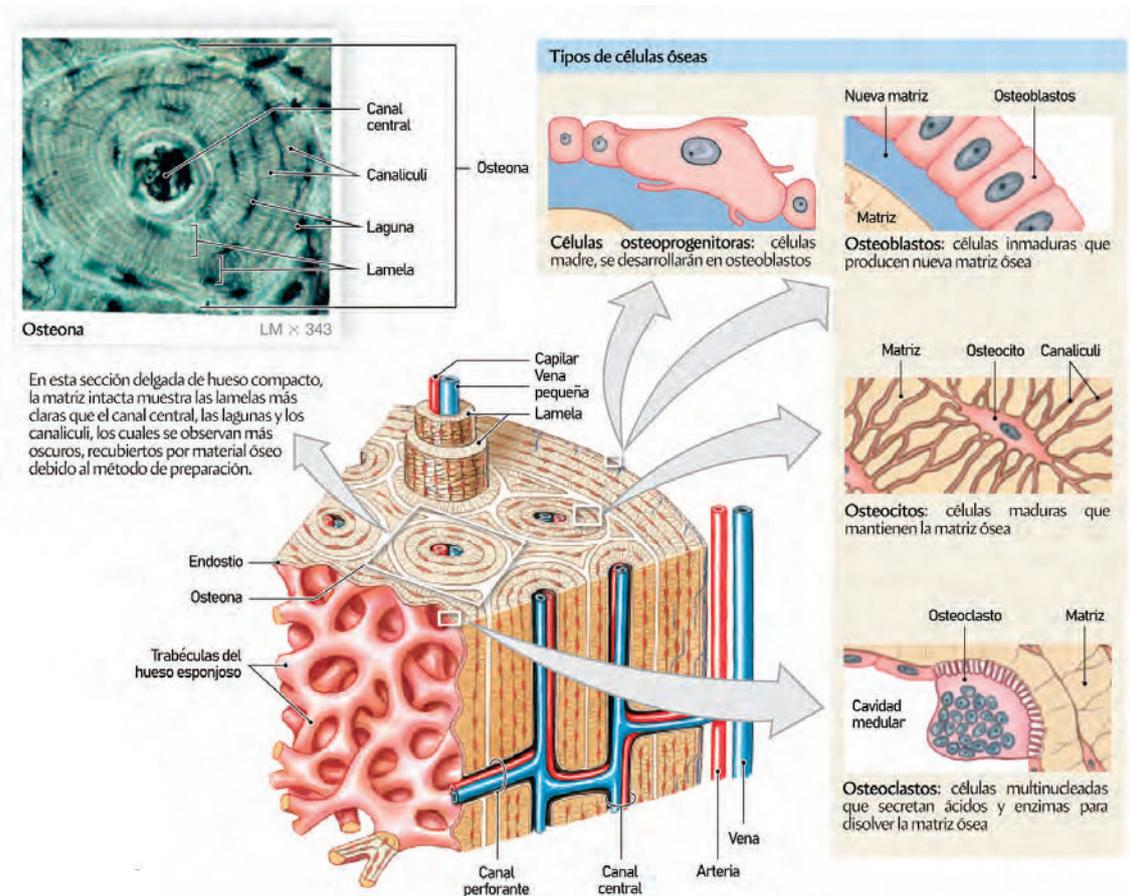


Figura 9. La fase celular del tejido óseo (modificado de Martini y Bortholomew, 2021). Diagrama mostrando la organización microestructural del hueso en sección transversal y longitudinal. Se observan las diferencias entre el hueso esponjoso y el hueso cortical o compacto. También se esquematizan los diferentes tipos de células que se encargan de la generación, mantenimiento y degradación del hueso. En el margen superior izquierdo, se muestra una osteona secundaria, indicando las diferentes estructuras que la componen.

sales minerales son carbonatos de calcio tales como calcita y aragonito. Finalmente, la osificación, peculiar de los vertebrados, es la calcificación de matrices orgánicas específicas compuestas de colágeno, proteínas no colágenas y glúcidos complejos, por depósitos minerales que consisten principalmente en apatita nanocrystalina. La osificación es un fenómeno complejo controlado por las células vivas del tejido mineralizante y por las condiciones físicas y químicas que prevalecen a nivel de las matrices extracelulares que subyacen en el proceso de mineralización.

La osificación incluye todos los procesos que dan como resultado la formación de hueso. La osificación normal implica el depósito de hueso nuevo sobre superficies libres en lugar de la expansión desde dentro del hueso ya depositado (desarrollo por aposición). El proceso imperante incluye dos etapas:

1. Síntesis de matriz (colágena) y excreción por osteoblastos. Esto implica el autoensamblaje de fibrillas en fibras o haces de fibras fuera de las células, y el atrapamiento de estas células en la nueva matriz para convertirse en osteocitos.

2. Mineralización progresiva del osteoide (la matriz recién producida) por hidroxiapatita, según la organización espacial de las fibrillas.

La osificación puede ocurrir directamente en una membrana especializada (i.e., osificación intramembranosa, como en los huesos dérmicos y el periostio) o en la superficie de los restos de trabéculas en el cartílago calcificado (en la osificación endocondral) (Fig. 10). Una variedad especial de osificación incluye el depósito de hidroxapatita en tejidos fibrosos densos preexistentes que, por lo tanto, se transforman en hueso (i.e., metaplasia). A continuación, se describirán brevemente estos mecanismos de osificación:

Osificación intramembranosa: este proceso se inicia y es llevado a cabo dentro de una capa del mesénquima, la cual consiste en un tejido conectivo embriológico compuesto primariamente de células madre (Burr y Allen, 2019). Aunque este tipo de osificación es a menudo asociado con el desarrollo embriológico, también puede darse en etapas postnatales (durante la reparación de un hueso roto, por ejemplo). La fase inicial en la osificación intramembranosa consiste en la consolidación de las células del mesénquima, en lo que es denominada blastema óseo (Fig. 10) (Burr y Allen, 2019). Posteriormente, las células dentro del blastema se diferencian en osteoblastos y éstos comienzan a producir la matriz ósea (Fig. 7) (Burr y Allen, 2019).

Osificación endocondral: ocurre comúnmente en el desarrollo de huesos largos y se inicia por la condensación de células madre del mesénquima. Sin embargo, a diferencia de la osificación intramembranosa, estas células madre primero se diferencian en condrocitos, producto de la expresión de un conjunto de genes en particular (Fig. 10) (Zhu et al., 2021). Los condrocitos en el área de condensación son estimulados por proteínas relacionadas con la hormona paratiroidea (PTHrP) secretadas por el pericondrio para proliferar continuamente y secretar colágeno Tipo II (Zhu et al., 2021). A medida que la matriz del cartílago continúa expandiéndose, los condrocitos se convierten en hipertróficos. Éstos secretan una matriz de cartílago compuesta principalmente por colágeno Tipo X y liberan gránulos de CaP, que se convierten en núcleos para el crecimiento de microcristales de apatita (Fig. 10) (Zhu et al., 2021). Los condrocitos hipertróficos inducen a las células pericondrales en el margen del área de condensación a diferenciarse en osteoblastos y luego formar el collar o “manguito” óseo (Fig. 10) (Zhu et al., 2021). Mientras tanto, los condrocitos hipertróficos también inducen a los condroclastos a participar en la invasión de vasos sanguíneos y osteoblastos (Zhu et al., 2021). Después de atravesar la membrana pericondral, las células endoteliales vasculares periféricas ingresan al área de la matriz del cartílago y forman un centro de osificación altamente vascularizado (Fig. 10) (Zhu et al., 2021). Con la apoptosis de los condrocitos hipertróficos, la matriz cartilaginosa forma el tejido esponjoso primario (Zhu et al., 2021). En éste, los condrocitos hipertróficos ubicados en el “límite” entre el cartílago y los tejidos osteogénicos (no cartilagosos) experimentan una mayor diferenciación en células similares a los osteoblastos y, junto con los osteoblastos, secretan colágeno Tipo I para formar la matriz del hueso esponjoso (Fig. 10) (Zhu et al., 2021). Los

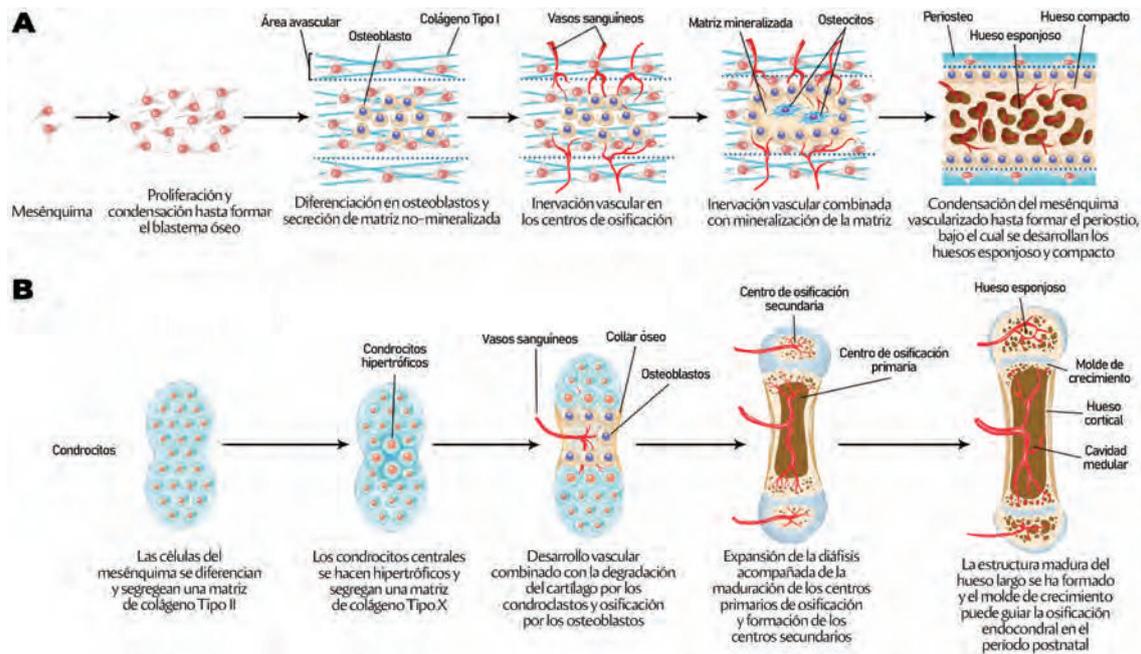


Figura 10. Los dos principales tipos de desarrollo del tejido óseo (modificado de Zhu et al., 2021). **A:** Osificación intramembranosa: las células del mesénquima se dividen hasta consolidarse en un blastema, el cual se convierte en condrocitos. Eventualmente, se produce una matriz ósea y posteriormente, se forman el hueso esponjoso y compacto. **B:** Osificación endocondral: se desarrolla a partir de un molde de cartilago (condrocitos), generando diferentes centros de osificación.

osteoblastos en el área del collar óseo forman el hueso cortical. Ambos extremos de los huesos largos pueden sufrir hipertrofia de condrocitos, invasión vascular y actividad osteogénica para formar centros de osificación secundarios (Fig. 10) (Zhu et al., 2021). El área entre los centros de osificación primario y secundario se transforma en el disco epifisiario, que es un reservorio para almacenar condrocitos y puede continuar guiando el crecimiento de los huesos largos a través de la osificación endocondral en el período posnatal (Fig. 10) (Zhu et al., 2021).

Osificación metaplástica: la metaplasia ocurre sobre un tejido conjuntivo preexistente, con una progresiva mineralización de la matriz e inclusión de células sin multiplicación ni hipertrofia celular (Haines y Mohuiddin, 1968). Cuando los requisitos mecánicos impiden la presencia de un periostio, se forma un hueso nuevo por “metaplasia” (Haines y Mohuiddin, 1968), es decir, la transformación de una matriz fibrosa preexistente de tejido conjuntivo directamente en hueso. Este modo de osificación metaplástica puede ocurrir en la formación de osteodermos en reptiles (Levrat-Calviac y Zylberberg, 1986).

Durante la osteogénesis, se dice que el hueso es primario cuando es formado sin la presencia de un tejido óseo preexistente, es decir, es generado *de novo* (Fig. 11A). En cambio, el hueso secundario, es formado tras la reabsorción de tejido óseo preexistente (Fig. 11B). Este último a su vez, puede ser primario o también secundario. Dicho proceso es denominado remodelación ósea.

Durante la formación de hueso primario o secundario, usualmente se forman canales vasculares, los cuales albergan vasos sanguíneos, linfáticos y nervios (Starck y Chinsamy, 2002). Estos se clasifican dependiendo de su origen en la histogénesis: son canales primarios si se

formaron tras la generación de tejido primario o canales secundarios o de *Havers* si se formaron durante la remodelación ósea.

En el proceso de formación del tejido óseo también pueden formarse canales vasculares simples u osteonas. Si un canal es formado por hueso primario y se encuentran circundados sólo por la matriz ósea recién depositada se dice que es un canal vascular simple. En cambio, si se depositan una o varias capas de tejido óseo sobre la superficie interna de los canales (sean primarios o secundarios) estos se clasifican como osteonas primarias o secundarias, dependiendo de su origen durante la histogénesis.

Las inferencias efectuadas en esta tesis se basan fundamentalmente en interpretaciones realizadas a partir de datos tanto microestructurales (i.e., caracteres histológicos) como microanatómicos de diferentes huesos. Desde el punto de vista microanatómico, el hueso puede clasificarse como hueso esponjoso y hueso compacto, de acuerdo a la porosidad del tejido. En términos específicos, el hueso esponjoso es aquel en el que los poros ocupan la mayor parte (i.e., más del 50%) del tejido y el hueso compacto es aquel en el cual el volumen óseo ocupa la mayor parte del tejido óseo (Fig. 11C). El hueso esponjoso se compone por un retículo tridimensional de espículas óseas ramificadas (trabéculas) que delimitan un complejo de espacios

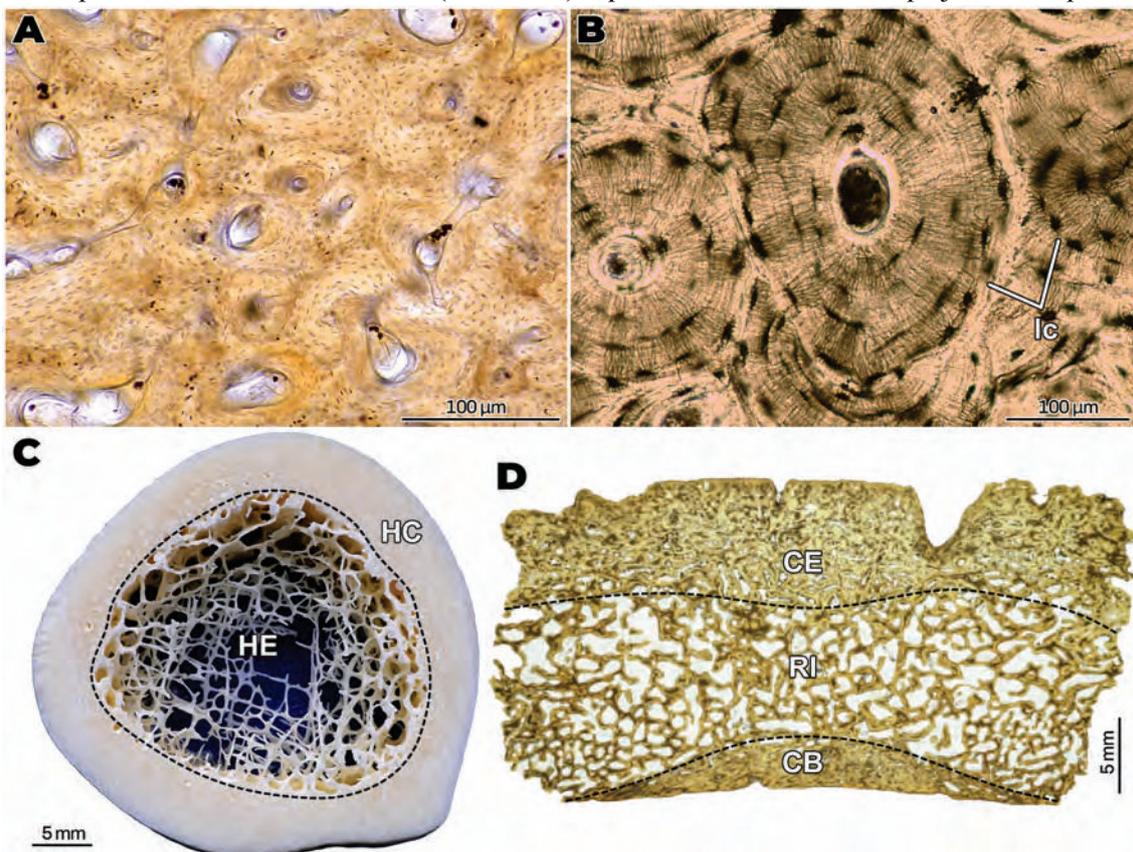


Figura 11. Clasificaciones del hueso según el grado de desarrollo (A–B) y la arquitectura del tejido óseo (C–D). **A:** Hueso primario, conformado por tejido formado *de novo*, conformado por una matriz ósea entretejida y osteonas y canales primarios (extraída del Yale Lab). **B:** Hueso remodelado, compuesto por osteonas secundarias y delimitadas por líneas cementantes (lc) que marcan los procesos de reabsorción ósea (extraída del Yale Lab). **C:** Porción de hueso apendicular en vista transversal, mostrando su estructura formada por una cavidad medular de hueso esponjoso (HE) rodeada por una capa densa de hueso cortical o compacto (HC) (modificado de Ed Reschke/Getty Images). **D:** Osteodermo del pampatérico *Glyptodon clavipes* seccionado en el plano transversal. Nótese su estructura trilaminar formado por una corteza basal (CB) y una corteza externa (CE) de hueso compacto que encierran una región interna (RI) de hueso esponjoso (modificado de Wolf et al., 2012).

intercomunicados (Fawcett y Jensch, 2002) (Fig. 11C). En el caso de los huesos planos, puede existir una organización denominada trilateral o *diplöe*, en la cual dos capas de hueso compacto encierran una capa interna de hueso esponjoso (Cerda y Desojo, 2011) (Fig. 11D).

A nivel histológico, el tejido óseo puede ser clasificado en tres tipos básicos, dependiendo del grosor y arreglo de las fibras de colágeno que constituyen el hueso (fibras intrínsecas). El primero de estos tipos es la matriz ósea entretejida (*woven fibered bone*), la cual consiste en densos paquetes de fibras de colágeno pobremente ordenados (Fig. 12A). Este tejido óseo está generalmente relacionado a tasas de rápido crecimiento y a una alta densidad de canales vasculares (Geneser, 2015). Bajo luz polarizada, la matriz entretejida es monorrefringente o bien exhibe un mosaico de áreas mono y birrefringentes muy reducidas que otorgan un aspecto “entretejido” a la matriz. El segundo tipo es la matriz ósea lamelar (*lamellar bone*), la cual se corresponde con el más alto nivel de organización espacial. Debido a este grado de ordenamiento, el tejido lamelar es indicativo de crecimiento más lento que el entretejido. El tejido lamelar consiste en la formación de sucesivas capas delgadas llamadas lamelas (*lamellae*). Las fibras de colágeno en cada lamela se orientan de forma paralela (Fig. 12B). Este tejido suele clasificarse según la orientación relativa de las fibras colágenas en cada lamela, la cual afecta las propiedades ópticas del mismo (Bromage et al., 2003). En este sentido, la matriz lamelar es anisótropa y cada lamela puede ser mono o birrefringente según la orientación del corte respecto a las fibras (paralelo a éstas en el primer caso, perpendicular en el segundo) (Fig. 12B). El tercer tipo de matriz es la pseudolamelar (*parallel fibered bone*). En este tipo de tejido las fibras de colágeno están estrechamente empaquetadas y orientadas en la misma dirección. La matriz pseudolamelar es anisótropa, por lo cual, dependiendo del plano de corte respecto a la orientación de las fibras, la misma se observará mono o birrefringente bajo luz polarizada (Fig. 12C). Tanto su organización como su tasa de formación son intermedias entre el hueso entretejido y el hueso lamelar. Entre los tres tipos de tejidos recién mencionados, también pueden aparecer formas intermedias. Una de estas organizaciones mixtas es denominada hueso pseudolamelar cruzado (*crossed parallel fibered bone*), recientemente identificada por Cerda et al. (2018) en osteodermos de aetosaurios. A diferencia de lo que ocurre en el hueso pseudolamelar, en donde las fibras se orientan en una única dirección principal, en el hueso pseudolamelar cruzado las fibras intrínsecas se disponen en dos direcciones principales, variando la predominancia de una sobre otra en diferentes áreas de los osteodermos (Cerda et al., 2018) (Fig. 12D).

Estos tipos de ordenamientos fibrilares corresponden a las típicas matrices formadas en huesos apendiculares y del esqueleto axial, pero existe otro tipo de configuración característica encontrada en huesos tales como los osteodermos. Uno de estos tipos de arreglos son las llamadas fibras estructurales (*structural fibers*), las cuales fueron identificadas por primera vez por Barret et al. (2002), aunque estos autores no asignaron ningún nombre para las mismas. Scheyer y Sander

(2004) fueron los primeros en acuñar el término “fibras estructurales” como un tipo especial de tejido. Se definen como densos paquetes o haces de fibras de colágeno con una organización similar a la de una estera, con los haces cruzándose a diferentes ángulos (Fig. 12E). Asimismo, estas fibras son formadas por osificación metaplástica.

Otras estructuras fibrilares comunes en el tejido óseo son las fibras extrínsecas a la matriz ósea, denominadas fibras de *Sharpey* (Fig. 10F). Típicamente, representan fibras colágenas pertenecientes a tejidos blandos, como músculos, tendones, ligamentos o dermis (Fig. 12F).

Además del tipo y organización de las fibras colágenas de la matriz, la forma y orientación de los canales primarios representan parámetros fundamentales al momento de caracterizar al tejido óseo. La más básica de todas, en este sentido, es la ausencia o presencia de canales vasculares. El tejido es avascular si no presenta canales vasculares, mientras que está vascularizado cuando dichos canales existen, sea su densidad pobre, moderada o alta. A diferencia de otros criterios de clasificación (e.g., ordenamiento de las fibras intrínsecas de la matriz), la clasificación de los tejidos óseos según la orientación de sus canales vasculares primarios depende estrictamente de la orientación de los mismos con respecto al eje mayor del elemento que los

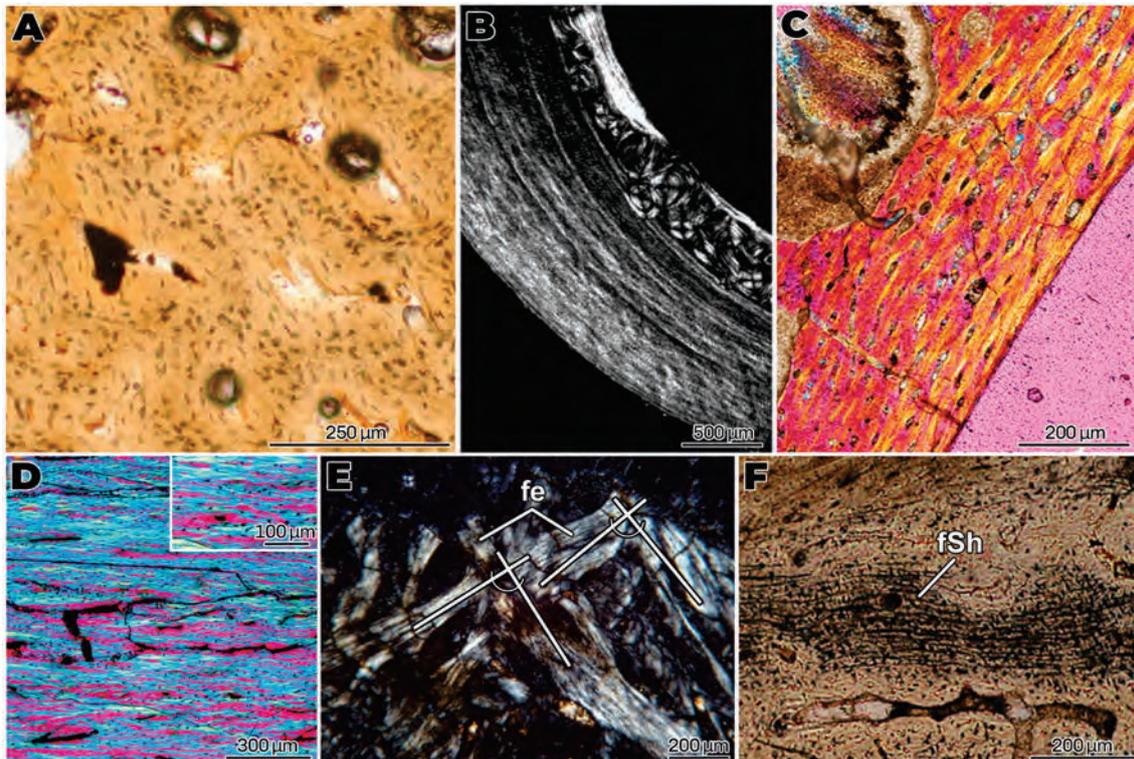


Figura 12. Clasificaciones de las matrices óseas (A–E) y fibras extrínsecas (F) presentes en el tejido óseo de tetrápodos. **A:** hueso entretejido en la tibia del dinosaurio no-aviano *Parasaurolophus*, compuesto por osteonas primarias y abundantes lagunas de osteocitos de forma generalmente redondeada y distribuidas al azar (modificado de Farke et al., 2013). **B:** hueso lamelar de un elemento apendicular indeterminado de *Homo sapiens*. Bajo luz polarizada con nicoles cruzados, se observa fuertemente birrefringente, y en general, las lagunas de osteocitos son elongadas (modificado de Burr y Alen, 2019). **C:** hueso pseudolamelar en el fémur del terápsido *Ictidosuchoides*, caracterizado por una moderada birrefringencia bajo luz polarizada con nicoles cruzados y lagunas de osteocitos moderadamente abundantes de forma subredondeada o elongada (modificado de Huttenlocker y Botha-Brink, 2014). **D:** hueso pseudolamelar cruzado del osteodermo del aetosaurio *Aetosauroides*. Bajo luz polarizada, la matriz posee una intercalación en las direcciones de las fibras intrínsecas (extraído de Cerda et al., 2018). **E:** fibras estructurales mineralizadas en el osteodermo del dinosaurio anquilosaurio *Patagopelta*. Bajo luz polarizada con nicoles cruzadas, se observan paquetes gruesos de fibras estructurales (fe) fuertemente birrefringente dispuestas en diferentes direcciones. En esta sección en particular, las fibras estructurales se orientan en ángulos rectos aproximadamente (extraído de Ponce y Cerda, 2017). **F:** fibras extrínsecas al tejido óseo. Fibras de Sharpey (fSh) sobre el osteodermo de Aetosauria indet. (MCP 42–80), asociadas posiblemente a músculos, ligamentos o tendones (modificado de Cerda y Desojo, 2011).

contiene. Los canales pueden ser longitudinales (paralelos al eje mayor del elemento), circulares o circunferenciales (concéntricos al eje mayor del elemento), radiales (perpendiculares al eje mayor del elemento) u oblicuos (Fig. 13A–C). Cuando existe más de una orientación de los canales en el tejido, se agrupan formando tres tipos de patrones vasculares: laminar (canales mayormente circulares y algunos longitudinales), plexiforme (canales circulares, longitudinales y radiales) y reticular (trama irregular de canales, sin una orientación específica) (Fig. 13B, D, E).

El tejido óseo posee estructuras específicas que surgen de la variación en la tasa de crecimiento, tanto a nivel morfológico como histológico. Estas son llamadas marcas de crecimiento y han demostrado ser de gran utilidad para estudiar la dinámica del desarrollo de los vertebrados. Una de las marcas más comunes son las líneas de crecimiento detenido (LCD) (*lines of arrested growth [LAGs]*) (Fig. 14A). Estas indican un cese o detenimiento temporario de la osteogénesis. Diversos estudios han mostrado la naturaleza estacional de estas estructuras, las cuales son formadas durante épocas del año desfavorables (Castanet et al., 1993). Otras marcas de crecimiento son los annuli y las zonas (Fig. 14B). Las primeras consisten de tejido lamelar o pseudolamelar, pobremente vascularizado o avascular, que se corresponden con períodos de disminución de la tasa de osteogénesis. Cada marca individual se denomina *annulus* (Fig. 14B: barras rojas). Las zonas, por el contrario, corresponden a períodos de osteogénesis rápida y sostenida. Las zonas exhiben un mayor grado de vascularización que los annuli y poseen matrices con fibras más desorganizadas que en estos últimos. Asimismo, las zonas exhiben mayor grosor que los annuli (Fig. 14B: barras verdes).

Adicionalmente, se reconocen estructuras tisulares que surgen como variaciones en la tasa de osteogénesis y que son indicativas de eventos particulares en el desarrollo ontogenético. La capa circunferencial externa (CCE) (*outer circumferential layer [OCL], external fundamental system [EFS]*) es una estructura que indica una reducción extrema en la tasa de osteogénesis, la cual resulta en un crecimiento prácticamente nulo del animal. Dicha estructura es indicativa que el individuo ha alcanzado su tamaño adulto (i.e., la maduración somática). Es un tejido depositado en la porción más periférica de la corteza, típicamente avascular y su matriz es lamelar o pseudolamelar (Fig. 14C: CCE). Esta estructura, también puede presentar una serie de líneas de crecimiento fuertemente agrupadas. Por otra parte, la capa circunferencial interna (CCI) (*internal circumferential layer [ICL]*) se encuentra rodeando la cavidad medular, formada comúnmente por hueso lamelar o pseudolamelar de origen secundario y separada por el resto del tejido compacto de la corteza por una línea cementante (Fig. 14D: CCI). La misma indica las primeras etapas de expansión de la cavidad medular. Frecuentemente, la CCI es asimétrica, reflejando un desvío en el crecimiento del diámetro de la cavidad medular (i.e., deriva cortical).

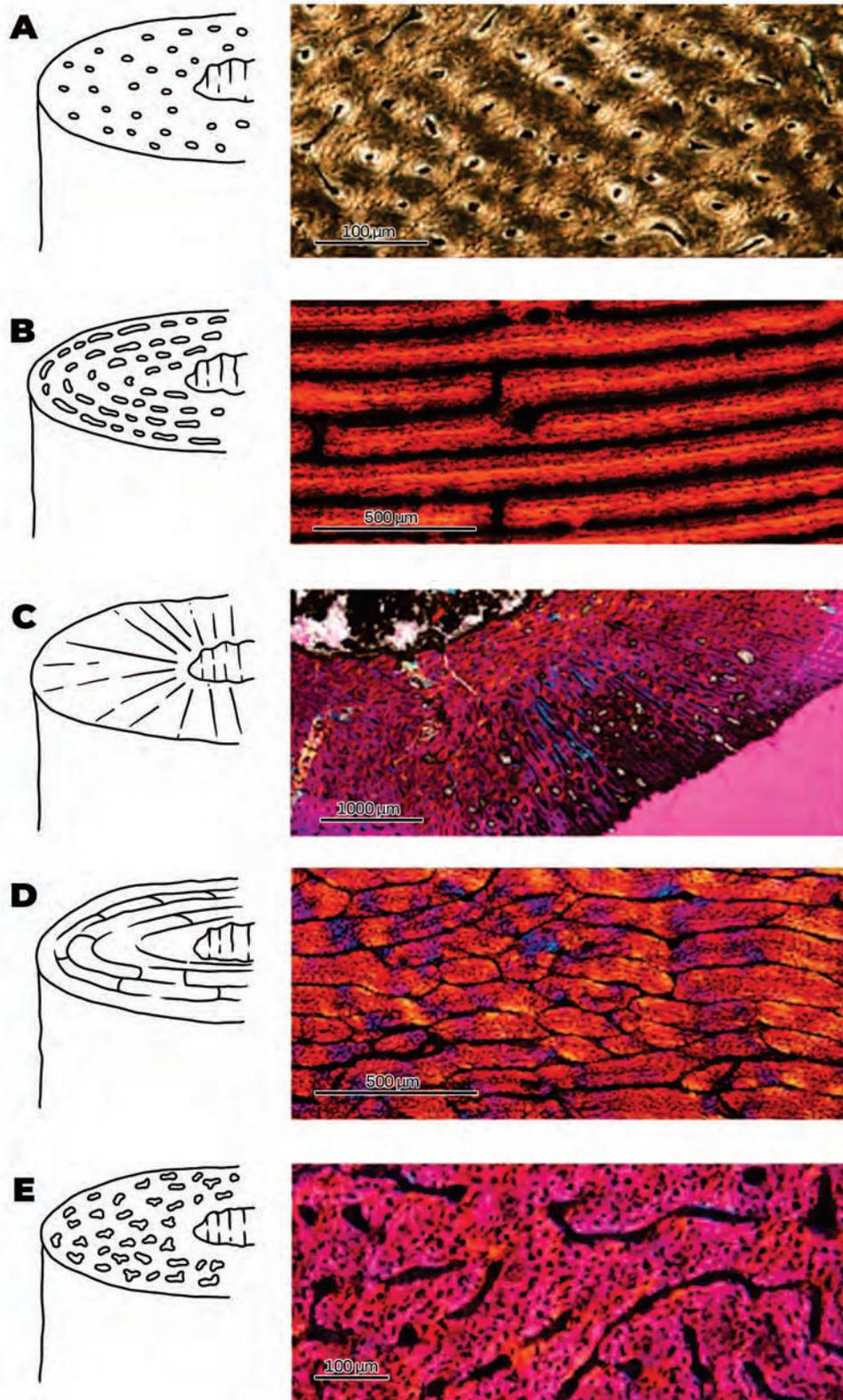


Figura 13. Diagramas esquemáticos y microfotografías adjuntas que ilustran las orientaciones de los canales vasculares en el hueso cortical (modificado de Huttenlocker et al., 2013). **A:** Canales longitudinales en la tibia del dinosaurio *Coelophysis*. **B:** Patrón laminar (red de canales circunferenciales mayormente) en la tibia del dinosaurio *Allosaurus*. **C:** Canales radiales en el fémur del dinosaurio *Maiasaura* (juvenil). **D.** Patrón plexiforme (canales circunferenciales + canales radiales) en la tibia de emú. **E:** Patrón reticular en la falange del pterosaurio *Pterodactylus*.

Por último, todas las definiciones y términos descriptos anteriormente pueden integrarse en algunos tipos especiales de tejido. Uno de estos es el hueso fibrolamelar o complejo

fibrolamelar, que consiste en tejido primario altamente vascularizado y formado por matriz entretejida (Fig. 14E). Las osteonas observables en este tejido son primarias (Fig. 14E). Los canales vasculares pueden estar organizados, dando origen a patrones de vascularización de tipo laminar, plexiforme o reticular (Fig. 14E). En grupos fósiles, el hueso fibrolamelar se encuentra ampliamente distribuido en arcosaurios avemetatarsales y terápsidos (Chinsamy Turan, 2005). Adicionalmente, en el hueso secundario o Haversiano, pueden encontrarse sucesivas generaciones de osteonas secundarias, sin restos de tejido primario intersticial (Fig. 14F), así como canales de Volkmann (Ricqlès, 1980), espacios que comunican conductos de Havers o entre conductos de Havers y un canal primario (Fig. 14F). Otro tipo especializado de tejido óseo es el hueso zonal, el cual muestra un patrón estratificado en la corteza. En este tipo de hueso se observan annuli, líneas de crecimiento detenido o ambos, los cuales se intercalan con zonas de mayor espesor (Fig. 14G). Esta alternancia en la tasa de osteogénesis indica que el crecimiento del elemento óseo (así

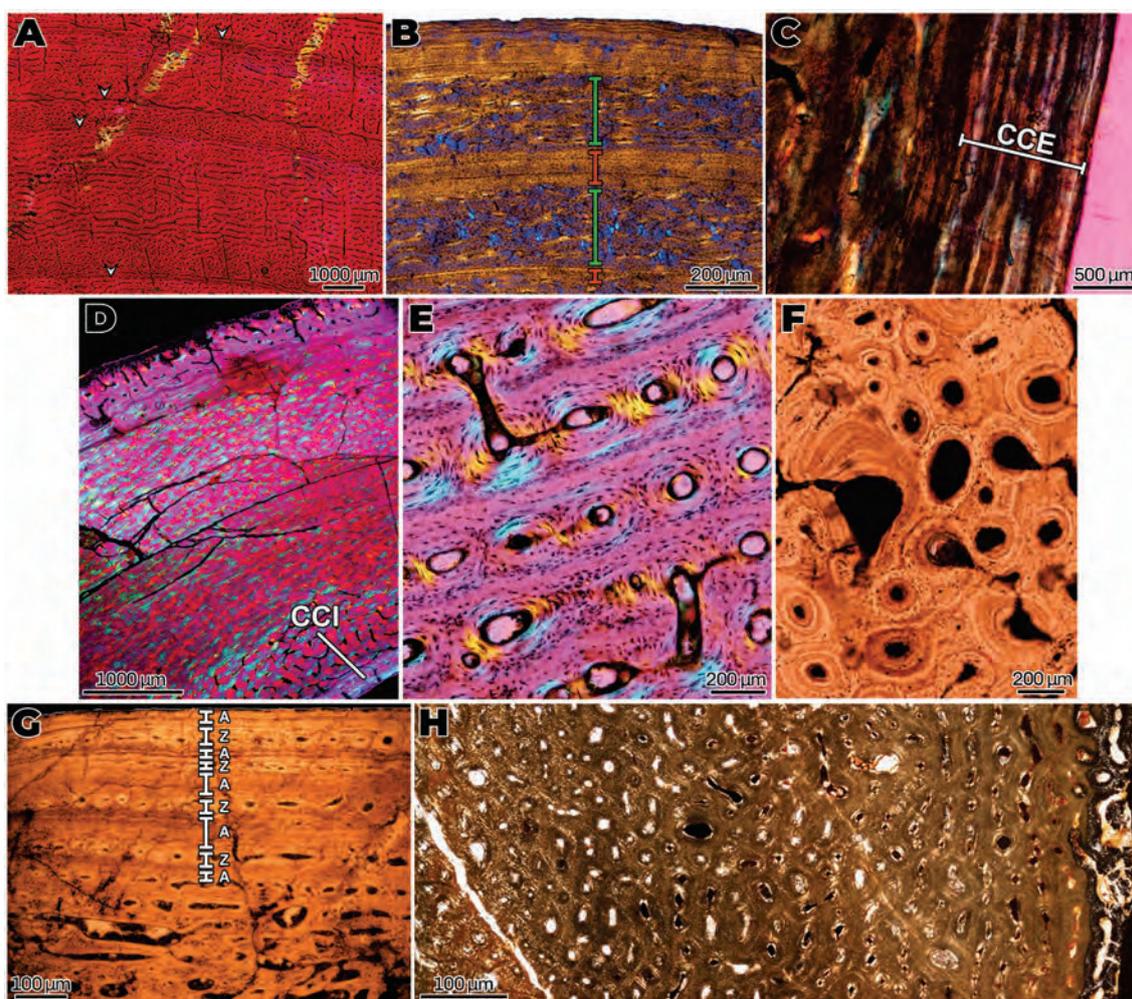


Figura 14. Marcas de crecimiento (A–B), estructuras tisulares diagnósticas (C–D) y conjuntos especializados de tejidos óseos (E–H). **A:** Líneas de crecimiento detenido (LCD) reconocidas en la tibia del dinosaurio *Maiaasaura* (extraído de Woodward et al., 2015). **B:** Annuli (barras rojas) y zonas (barras verdes) registradas en el fémur del ciervo rojo europeo (modificado de Köhler et al., 2012). **C:** Capa circunferencial externa (CCE) en el fémur del cocodrilo *Alligator* (modificado de Woodward et al., 2011). **D:** Capa circunferencial interna (CCI) observada en la corteza de un hueso largo indeterminado del dinosaurio *Trinisaura* (García Marsà et al., 2020a). **E:** Complejo fibrolamelar en un hueso largo indeterminado de un terápsido fósil de Sudáfrica (Cubo y Huttenlocker, 2020). **F:** Hueso secundario o Haversiano en la tibia del testudínido *Chersina* (modificado de Bhat et al., 2023). Nótese como algunas osteonas secundarias están comunicadas por canales de Volkmann. **G:** Hueso zonal, registrado el húmero del temnospondilo *Panthalasaurus* (modificado de Teschner et al., 2020). La corteza está formada por capas estratificadas de annuli (A) y zonas (Z). **H:** Hueso uniforme o ininterrumpido, carente de cualquier tipo de marcas de crecimiento en el fémur del dinosaurio *Saurolophus* (modificado de Słowiak et al., 2020).

como el de todo el organismo) se vuelve más lento o se detiene completamente siguiendo, en general, ciclos estacionales. En dinosaurios no-avianos, por ejemplo, se observa que las zonas están constituidas por tejido fibrolamelar (Reid, 1990; Ricqlès et al., 2008). Finalmente, y como contraparte del hueso zonal, también se reconoce el hueso azonal (o también llamado ininterrumpido), el cual no presenta ningún tipo de variación en la corteza, indicando un crecimiento continuo del individuo (Fig. 14H). Todas estas clasificaciones de tejidos no tienen solamente valor descriptivo, sino que además brindan información biológica de los tejidos (e.g., fibras estructurales indican un origen metaplástico).

4.e. Antecedentes

Los estudios paleohistológicos de elementos óseos sobre los grupos de Archosauriformes no-Avemetatarsalia y Pseudosuchia son relativamente recientes, mayormente del siglo XXI. Debido a la extensa presencia de osteodermos en los grupos de estudio, dada su abundancia y facilidad para estudios microestructurales, la mayoría de la literatura osteohistológica se enfoca en estos elementos. De esta manera, pueden considerarse, por un lado, los estudios en los que se examinan huesos apendiculares, costillas y otros huesos del esqueleto y, por otra parte, los estudios que se analizan únicamente osteodermos. A continuación, se mencionarán brevemente los aportes osteohistológicos realizados sobre los principales grupos de estudio de la presente tesis, separados de acuerdo al criterio antes mencionado. También se incluyen grupos, que, si bien no se examinarán en este trabajo de investigación, guardan estrechas relaciones filogenéticas con los taxones que son objeto de estudio y se emplearán en un marco comparativo. Por otra parte, en el transcurso de esta tesis, se publicaron tres artículos (Ponce et al., 2021, 2022, 2023) empleando los propios materiales de estudio de la misma. Tales publicaciones no serán incluidas en esta revisión de antecedentes, ya que serán desarrolladas más adelante en los resultados y discusión de la tesis.

Estudios realizados sobre huesos del esqueleto axial y apendicular

Archosauriformes no-Archosauria

Proterosuchidae: Botha-Brink y Smith (2011) analizaron diferentes huesos de los miembros posteriores de cinco especímenes de *Proterosuchus fergusi* (Triásico Inferior de Sudáfrica). Se infirió que poseían una alta tasa de crecimiento, marcada por la presencia de hueso fibrolamelar y unas pocas marcas de crecimiento. Mantenían esta tasa de crecimiento tardíamente en su ontogenia (hasta alcanzar el ~67% de su máximo tamaño).

Erythrosuchidae: Ricqlès et al. (2008) observaron algunas costillas, tibia y algunos restos fragmentarios de *Erythrosuchus africanus* (Triásico Medio de Sudáfrica). La presencia del

complejo fibrolamelar y una amplia vascularización denotaron una tasa de crecimiento relativamente alta. Más tarde, Botha-Brink y Smith (2011) examinaron diferentes huesos (tibia, radio y costillas) de nueve ejemplares de la misma especie, llegando a las mismas conclusiones en general. Posiblemente, *E. africanus* mantenía una elevada tasa de crecimiento durante la mayor parte de su ontogenia. Posteriormente, Gower et al. (2014), en su diagnosis de *Garjania madiba*, estimaron una tasa de crecimiento relativamente alta para esta especie, similar a la de *E. africanus*, basándose en la presencia de hueso fibrolamelar y una amplia vascularización en un patrón radial registrada en elementos apendiculares y osteodermos.

Euparkeriidae: descripciones preliminares de *Euparkeria capensis* (Triásico Inferior de Sudáfrica) de Ricqlès et al. (2008) fueron complementadas por los estudios de Botha-Brink y Smith (2011) y Legendre et al. (2013). Se examinaron huesos largos (húmero, fémur, tibia y fibula) entre individuos presumiblemente adultos (aunque no se observó una CCE). Se registró una organización fibrolamelar distinta entre la corteza más interna y media en el húmero, la tibia y la fibula, pero la gran parte del hueso cortical está formada por tejido pseudolamelar (especialmente en el fémur) con una baja densidad vascular, y con una alta variabilidad en el número de LCD y annuli presentes en los ejemplares.

Doswelliidae: Nesbitt et al. (2009) describieron brevemente el fémur de un ejemplar (UCMP 152662) asignado a *Vanclavea campi* (Triásico Superior de E.U.A). Describieron la presencia de hueso esponjoso en la región medular y una gruesa capa de tejido compacto. Este último estaba mayormente formado por hueso zonal (hueso pseudolamelar y lamelar), pobremente vascularizado y atravesado por cuatro LCD. Los autores infirieron que tales características eran compatibles con un modo de vida acuático.

Proterochampsidae: los proterocámpsidos (Triásico Medio–Superior de Argentina y Brasil) son los arcosauriformes tempranos más estudiados desde una perspectiva osteohistológica. Ricqlès et al. (2008) reconocieron en un hueso largo no identificado de *Chanaresuchus bonapartei* (MCZ 4036), la presencia de vascularización moderada y tejido fibrolamelar (corteza profunda) y tejido pseudolamelar (corteza exterior). Posteriormente, Arcucci et al. (2019) y Garcia Marsà et al. (2020b, 2023) estudiaron varios especímenes de Proterochampsidae indet., *C. bonapartei* y *Tropidosuchus romeri*. Se infirió que las muestras exhiben un rápido crecimiento en general, evidenciado por la presencia de hueso fibrolamelar. No obstante, el crecimiento de *C. bonapartei* se mostró más estacional y desacelerado en etapas tardías de la ontogenia (hueso pseudolamelar y LCD registrados). Asimismo, también se realizaron inferencias preliminares (cualitativas y cuantitativas) sobre el hábito de los especímenes, llegando a estilos de vida anfibios o terrestres.

Archosauria: Pseudosuchia

Phytosauria: hasta la fecha, este grupo solo se ha registrado en yacimientos del hemisferio norte actual, aunque algunos (e.g., ejemplar MCN-FZB 1865, *Colossosuchus techniensis*) fueron hallados en localidades que durante el Triásico fueron parte del “hemisferio sur” (e.g., Brasil, India) en Pangea (Kischlat y Lucas, 2003; Datta y Ray, 2023). Los primeros estudios osteohistológicos de este grupo se realizaron sobre fémures de dos especímenes indeterminados de Phytosauria (revisado por Werning, 2013) del Triásico Superior de E.U.A. (Ricqlès et al., 2003). En general, poseen hueso entretejido pobremente definido en la porción más profunda de la corteza y hueso pseudolamelar en la porción media/externa atravesada por varias LCD, denotando una lenta/moderada tasa de crecimiento. Posteriormente, Butler et al. (2019) realizaron una breve reseña histológica (sobre el fémur) en la descripción de *Mystriosuchus steinbergeri* NHMW 1986/0024/0013 (Triásico Superior de Austria). En general, el tejido evidenció una baja tasa de crecimiento, inferida por la presencia de hueso zonal (capas de tejido pseudolamelar y tejido lamelar) y pobre vascularización. Heckert et al. (2021) analizaron elementos apendiculares de *Smilosuchus gregorii* USNM 18313 (Triásico Superior de E.U.A.). Describieron la ocurrencia de tejido estratificado en capas de hueso entretejido y hueso lamelar, además de una capa irregular de hueso entretejido. Este crecimiento anormal parece ser compatible con lesiones provocadas por una hipertrofia osteopática. Posteriormente, Teschner et al. (2022a) describieron la microestructura de algunos ejemplares *Parasuchus* cf. *P. arenaceus* y *Nicrosaurus* sp. (Triásico Superior de Polonia). Concluyeron que crecieron a un ritmo lento y prolongado, marcado por la presencia de hueso pseudolamelar distribuido homogéneamente, moderada vascularización y la ausencia casi total de LCD (sólo reportan una única LCD en *Nicrosaurus*). Este modo de crecimiento reflejaría una restricción ambiental, caracterizada por la escasa o nula estacionalidad del medio. Recientemente, López-Rojas et al. (2023) incluyeron una breve reseña histológica del húmero en la descripción de *Mystriosuchus alleroq* (Triásico Superior de Groenlandia). Su composición está determinada por la presencia de hueso pseudolamelar, pobremente organizado en la región perimedular, y altamente organizado hacia el subperiostio, además de contar con varios annuli, marcando así un crecimiento relativamente lento, característico de los fitosaurios.

Erpetosuchidae: en su trabajo de 2008, Ricqlès et al. analizaron un fémur del espécimen MCZ 4077 primariamente asignado a *Luperosuchus fractus* de la Formación Chañares (Triásico Medio–Tardío [Ladiniano–Carniano] de Argentina). Sin embargo, Ezcurra (2016) revisó el material original de MCZ 4077 de primera mano y lo reasignó a *Tarjadia ruthae*. En este sentido, Nesbitt y Desojo (2017) reconocieron la naturaleza fragmentaria del material y rechazaron la identificación de MCZ 4077 como *L. fractus* (especialmente porque *L. fractus* solo se conoce por el cráneo y un axis). Histológicamente, el fémur posee una corteza profunda de hueso fibrolamelar con abundantes osteonas primarias longitudinales conectadas por anastomosis

de canales circunferenciales y radiales. La corteza media y externa es de hueso zonal (hueso pseudolamelar y lamelar) con seis a siete ciclos de crecimiento (Ricqlès et al., 2008).

Ornithosuchidae: solo hay un estudio reportado sobre una costilla de *Ornithosuchus longidens* NHMUK-PV 3142 (Triásico Superior de Escocia) (Ricqlès et al., 2008). Estaba formada principalmente por hueso fibrolamelar y en su porción más profunda, está invadida por abundantes osteonas secundarias, mostrando un relativamente grado avanzado de desarrollo ontogenético.

Aetosauromorpha

***Revueltosaurus callenderi*:** Parker et al. (2022) incluyeron una breve reseña histológica sobre el fémur de *R. callenderi* (Triásico Superior de E.U.A.) en un amplio estudio sobre esta especie. Debido a la presencia de tejido pseudolamelar pobremente vascularizado e interrumpido por varias LCD y annuli se estableció una tasa de crecimiento relativamente baja.

Aetosauria: Ricqlès et al. (2003) examinaron elementos apendiculares, tales como el húmero, radio y fémur de varios especímenes de Aetosauria indet. (Triásico Superior de E.U.A.). Su crecimiento estaba marcado por una moderada/rápida tasa de crecimiento en etapas tempranas (evidenciado por la abundancia de hueso fibrolamelar intercalado con pseudolamelar en la corteza interna) y una desaceleración en etapas tardías (predominancia de hueso pseudolamelar en la corteza externa). Poseen varias LCD en su corteza. Por otra parte, Hoffman et al., (2018) analizaron el radio y la fibula de dos individuos de *Coahomasuchus chathamensis* (Triásico Superior de E.U.A.). Se infirió que poseían una alta tasa de crecimiento (predominancia de hueso fibrolamelar) durante la mayor parte de su ontogenia. Posteriormente, Teschner et al. (2022a) examinaron la microestructura de varios especímenes de *Stagonolepis olenkae* (Triásico Superior de Polonia). Concluyeron que poseían una tasa de crecimiento relativamente baja, marcada por la presencia de hueso zonal (capas de zonas y annuli difusas), mayormente compuesto por hueso pseudolamelar. Por otra parte, Teschner et al., (2022b) infirieron un comportamiento gregario en ejemplares juveniles de *Aetosarus ferratus*. Llegaron a esta conclusión, analizando histológicamente dos especímenes de una acumulación de 24 individuos de *A. ferratus* (del Triásico Superior de Alemania). Se registró hueso entretejido, con la configuración típica de individuos recientemente eclosionados y no se reconocieron marcas de crecimiento.

Gracilisuchidae: Lecuona et al. (2020) examinaron el fémur de *Gracilisuchus stipanicorum* CRILAR-Pv 490 (Triásico Superior de Argentina). Su pobre vascularización y composición de hueso pseudolamelar, además de la ausencia de LCD y CCE sugieren una tasa de crecimiento relativamente lenta y un estadio ontogenético juvenil.

“Rauisuchia” (sensu lato): bajo los últimos análisis cladísticos, la mayoría de las especies tradicionalmente reconocidas como “rauisúquios”, quedan posicionadas dentro de Loricata y Puposauroidea, ambos subclados pertenecientes al clado Paracrocodylomorpha (Fig.

2). A la fecha, se han reportado estudios osteohistológicos sobre cuatro especímenes de “rauisúquios”. Ricqlès et al. (2003) examinaron el fémur de *Postosuchus* sp. (Loricata) (Triásico Superior de E.U.A.), Nesbitt et al. (2007) describieron el fémur de *Effigia okeeffeae* (Poposauroida) (Triásico Superior de E.U.A.), Klein et al. (2017) analizaron varios huesos (fémur, costilla y gastralia) de *Batrachotomus kupferzellensis* (Loricata) (Triásico Medio de Alemania) y Desojo et al. (2019) examinaron el húmero, fémur y fibula de *Prestosuchus chiniquensis* (Loricata) (Triásico Superior de Brasil). *Postosuchus* y *E. okeeffeae* poseían un crecimiento acelerado y estacional (hueso zonal y varias LCD) y en etapas tardías la vascularización tendía a reducirse. En tanto, *B. kupferzellensis* crecía a un ritmo elevado relativamente constante durante la mayor parte de su ontogenia (hueso fibrolamelar y pocas LCD registradas). Finalmente, *P. chiniquensis* crecía a una tasa más lenta y constante (hueso zonal dominado por hueso pseudolamelar), similar a los cocodrilos actuales.

Crocodylomorpha: múltiples estudios enfocados en la histología ósea se han reportado en cocodrilomorfos dado su carácter de taxón actual, abundante material fósil y su extenso biocrón. En general, se observa que los Crocodylomorpha no-Neosuchia exhiben una alta variabilidad a nivel microestructural, mientras los neosuquios exhiben un patrón más bien constante. Por ejemplo, los notosuquios *Araripesuchus buitreaensis* e *Iberosuchus macrodon* exhiben una tasa de crecimiento relativamente lenta (Cubo et al., 2017; Fernandez Dumont et al., 2021; Navarro et al., 2024), mientras que otros notosuquios como *Adamantinasuchus navae*, *Araripesuchus wegeneri*, *Pepesuchus deiseae*, *Mariliasuchus amarali* y *Notosuchus terrestris* muestran una tasa de crecimiento moderada, reportándose cierta plasticidad fenotípica en este último (Sena et al., 2018, 2022; García Marsà et al., 2022; Navarro et al., 2023).. Adicionalmente, se ha inferido que los Crocodylomorpha no-Crocodyliformes *Saltoposuchus connectens* y el espécimen Crocodylomorpha indet. BP/1/8484 poseían elevadas tasas de crecimiento (Spiekman, 2022, Botha et al., 2023). Contrariamente, la mayoría de los neosuquios muestran una histología homogénea a grandes rasgos en sus huesos apendiculares: una corteza dominada por hueso pseudolamelar, ocasionalmente una matriz entretejida y atravesada por varias marcas de crecimiento, además de presentar la CCE en individuos adultos. Estas características se han reportado tanto en taxones extintos y actuales, tales como *Susisuchus anatoceps* (Sayão et al., 2016), *Goniopholis*, *Dyrosaurus* (Faure-Brac et al., 2022) y *Alligator mississippiensis* (Woodward et al., 2014).

Estudios realizados sobre osteodermos

Archosauriformes no-Archosauria

Doswelliidae: Scheyer et al. (2014) examinaron la estructura histológica de osteodermos de *Jaxtasuchus salomoni* (Triásico Medio de Alemania). La corteza externa exhibe

un patrón característico de crestas y valles. En ellos se observó una estructura trilaminar, con una corteza muy gruesa, encerrando un núcleo pequeño de hueso esponjoso con trabéculas cortas y gruesas. Posteriormente, Ponce et al. (2017) examinaron osteoderms de *Doswellia kaltenbachi* y *Vancleavea campi* (Triásico Superior de E.U.A.). *Doswellia kaltenbachi* poseía una estructura trilaminar, con su corteza externa fuertemente ornamentada con crestas y surcos. Se concluyó que mantiene su ornamentación por formación preferencial de hueso sobre determinadas áreas, sin involucrar procesos de reabsorción. Adicionalmente, se infirió un estilo de vida semi-acuático basado en la compactación del osteodermo. En tanto, los osteoderms de *V. campi* también poseían una estructura trilaminar. Asimismo, se registraron LCD que rodean de manera concéntrica algunas cavidades del interior de los osteoderms. También se propone un modo de osificación mixta (metaplástica e intramembranosa) para los osteoderms. Se postula que la alta compactación de los mismos es una adaptación a la flotabilidad, ya que se propone un estilo de vida acuático para esta especie.

Proterochampsidae: Cerda et al. (2015) realizaron un estudio preliminar de la histología de los osteoderms de dos especies de Proterochampsidae, *Pseudochampsia ischigualastensis* (PVSJ 567) y *Chanaresuchus bonapartei* (PVL 6244). Estas estructuras dérmicas son completamente compactas, aunque evidenciaron ciertas diferencias con respecto al tipo de tejido primario y su vascularización. El modo predominante de osificación parece ser compatible con osificación intramembranosa. Ponce et al. (2017) examinaron otro osteodermo de *C. bonapartei* (PULR-V 07). En su composición, es similar al descrito por Cerda et al. (2015), pero es mayormente avascular. Estos autores arribaron a las mismas conclusiones en cuanto al mecanismo de osificación de estas estructuras.

Archosauria: Pseudosuchia

Phytosauria: Scheyer y Sander (2004) evaluaron que aspectos histológicos de los osteoderms de distintos dinosaurios anquilosaurios son plesiomórficos y apomórficos, comparándolos con diferentes grupos externos, incluyendo Phytosauria. En dicho trabajo, se describe el osteodermo de un individuo de Phytosauria indet. IPB R479 (Triásico Superior de E.U.A.). El osteodermo poseía una estructura trilaminar, con una corteza delgada. También se reconoció la presencia de fibras de Sharpey, sobre todo en la corteza basal. Posteriormente, Scheyer et al. (2014) describieron los osteoderms de varios fitosaurios, incluyendo *Leptosuchus*, *Paleorhinus*, *Pseudopalatus* (Triásico Superior de E.U.A.) y tres ejemplares de Phytosauria indet. (Triásico Superior de E.U.A. y Alemania). Los osteoderms presentaron una estructura laminar, con diferentes extensiones de la región interna. En la corteza se observaron distintos tipos de marcas de crecimiento (LCD, zonas y annuli), vascularización variable y fibras de Sharpey. En general, los osteoderms demuestran una alta variabilidad histológica.

Erpetosuchidae: Cerda et al. (2015) describieron osteodermos de *Tarjadia ruthae* y *Archeopelta arborensis*. Ambos poseían una estructura trilaminar, con cortezas de tejido compacto relativamente gruesas. La presencia de varias LCD sobre tejido primario reveló un alto potencial para estudios esquelétocronológicos. También se infirió un origen intramembranoso y una ornamentación mantenida por procesos locales de reabsorción ósea para los mismos.

Ornithosuchidae: Baczkó et al. (2020) reseñaron brevemente dos osteodermos (cervicales y dorsales) del ejemplar PVL 3814 referido a *Riojasuchus tenuisiceps* (Triásico Superior de Argentina). Se infirió que los mismos no resultan útiles para análisis esquelétocronológicos (debido a su alto grado de remodelación ósea) y se propone un modo de osificación intramembranosa, basado en la ausencia de fibras estructurales.

Aetosauromorpha

***Revueltosaurus callenderi*:** Scheyer y Desojo (2011) y Scheyer et al. (2014) emplearon osteodermos de *R. callenderi* para hacer estudios comparativos respecto a la histología de fitosaurios, aetosaurios, “rauisúquios” y otros arcosauriformes. La corteza externa de los osteodermos de *R. callenderi* consiste en hueso pseudolamelar y fibras de Sharpey. La región del núcleo interno muestra tejido pseudolamelar densamente remodelado. La corteza basal exhibe tejido pseudolamelar, escasa vascularización y algunas fibras de Sharpey. Se concluyó que los estudios no son suficientes para establecer grados precisos de parentesco entre los grupos estudiados. Más recientemente, Parker et al. (2022) incluyeron una breve reseña histológica de un osteoderma de *R. callenderi* en un amplio estudio sobre la especie. Microestructuralmente, es similar a los estudiados por Scheyer y Desojo (2011) y Scheyer et al. (2014). Dadas estas semejanzas, en conjunto con otros caracteres morfológicos, Parker et al. (2022) sugirieron el establecimiento del clado Aetosauromorpha, el cual incluye a *R. callenderi* y a Aetosauria.

Aetosauria: Parker et al. (2008) emplearon métodos histológicos sobre osteodermos para verificar si la edad del holotipo *Sierritasuchus macalpini* UMMP V60817 (Triásico Superior de E.U.A.) posee un correlato con el grado de desarrollo de las suturas neurocentrales en vértebras dorsales y cervicales. De esta manera, arribaron a un estado ontogenético subadulto para el espécimen examinado. Cerda y Desojo (2011) analizaron la microestructura de osteodermos de *Aetosauroides scagliai* y Aetosaurinae indet. (Triásico Superior de Argentina y Brasil). Los osteodermos consisten en estructuras compactas de carácter trilaminar que incluye: una corteza basal de tejido pseudolamelar pobremente vascularizada, un núcleo de hueso fibrolamelar altamente vascularizado y una corteza externa de tejido lamelar avascular. También se propone un mecanismo de crecimiento para los osteodermos: la distribución del tejido revela que éste comenzaría en una posición situada medial al punto medio de las placas dérmicas, y los principales sitios de la osteogénesis activa ocurrirían hacia los bordes lateral y medial de la placa. Taborda et al. (2013) estimaron curvas de crecimiento sobre *A. scagliai* (Triásico Superior de

Argentina y Brasil), empleando LCD de los osteodermos y sirviéndose de datos de otras especies de aetosaurios (*Aetobarbakinoides brasiliensis*, *Aetosaurus ferratus*, *Neoaetosauroides engaeus*, *Paratyphorax* sp., *Typothorax coccinarum*) para su elaboración. Teniendo en cuenta el largo del cuerpo del animal, todas las especies mostraron un crecimiento similar. No obstante, considerando la masa corporal, se observaron dos morfotipos, relacionados a las especies más gráciles (e.g., *A. brasiliensis*) y a las más pesadas y robustas (e.g., *T. coccinarum*). También se infirió que *A. scagliai* parece poseer un crecimiento más lento que los cocodrilomorfos. Scheyer et al. (2014) describieron la histología de múltiples osteodermos de aetosaurios (11 taxones: *Adamanasuchus eisenhardtae*, *Aetosaurus ferratus*, *Calypotosuchus wellsi*, *Desmatosuchus smalli*, *Desmatosuchus spurensis*, *Paratyphorax andressorum*, *Paratyphorax* sp., *Stagonolepis olenkae*, *Stagonolepididae* sp., *Tecovasuchus chatterjeei* y *Typothorax* sp.), obtenidos de diferentes yacimientos del Triásico Superior del hemisferio norte. Los osteodermos de los aetosaurios presentan una estructura trilaminar, la cual consiste en una corteza lamelar, con líneas de reabsorción, indicando ciclos sucesivos de formación y erosión sobre el hueso primario. La corteza basal está compuesta de tejido pseudolamelar y además se observa un amplio centro esponjoso. Más recientemente, Cerda et al. (2018) describieron los osteodermos de diferentes individuos de *Aetosauroides scagliai*, *Neoaetosauroides engaeus* y *Aetobarbakinoides brasiliensis* (Triásico Superior de Argentina y Brasil). Su principal aporte consiste en el reconocimiento de ‘hueso pseudolamelar cruzado’ (*‘crossed parallel fibred bone’*) en la corteza basal. Este tejido consiste en un arreglo de hueso pseudolamelar, cuyas fibras presentan diferentes orientaciones a lo largo de la extensión de esta corteza. También se propuso que los modos de osificación metaplástica e intramembranosa pudieron haberse desarrollado en un mismo individuo en diferentes etapas de su ontogenia. Finalmente, se postula que los osteodermos de aetosaurios exhibieron un desarrollo peculiar, en el que, debido a la remodelación externa, el engrosamiento del osteoderma se lleva a cabo principalmente por la acumulación de deposición ósea en la superficie basal.

Gracilisuchidae: Lecuona et al. (2020) examinaron un osteoderma del ejemplar *Gracilisuchus stipanicorum* CRILAR-Pv 490. El mismo posee una estructura trilaminar y una amplia distribución de hueso pseudolamelar conformado por fibras de pequeño tamaño en un patrón de “enrejado”. Además, la presencia de numerosas fibras de Sharpey indicó la vinculación del osteoderma con ligamentos o músculos.

“Rauisuchia” (sensu lato): Scheyer y Desojo (2011) estudiaron ocho especímenes de “rauisúquios” de Alemania, Suiza, India y Brasil. Entre los taxones examinados se incluyen *Batrachotomus kupferzellensis*, *Prestosuchus chiniquensis*, *Prestosuchus’ loricatus*, *‘Rauisuchus tiradentes* y *Tikisuchus romeri*. En la mayoría se observó una estructura compacta, excepto en los ejemplares de la India (*Ti. romeri*), que mostraron un patrón trilaminar, indicando así variación

interespecífica. El taxón *P. chiniquensis* presentó variación intraespecífica en cuanto a la microanatomía (compacta y trilaminar) según un estudio posterior efectuado por Cerda et al. (2013). Estos autores además analizaron otras especies (e.g., *Saurosuchus galilei*, *Fasolasuchus tenax*) haciendo implicaciones esqueletocronológicas. Debido a la presencia de líneas de crecimiento en el hueso compacto (no remodelado) de las muestras, se estimó que los osteodermos resultan útiles para estimaciones de edades mínimas. Además, infieren una osificación intramembranosa basada en la ausencia de fibras estructurales.

Crocodylomorpha: los estudios osteohistológicos en osteodermos de cocodrilos son los más abundantes en la literatura considerando este taxón dentro de Pseudosuchia. En general, los osteodermos tienen una estructura trilaminar, con una región interna de tamaño variable, y dos cortezas, formadas principalmente por hueso pseudolamelar y atravesadas por marcas de crecimiento (e.g., Scheyer y Sander, 2004). Adicionalmente, poseen una ornamentación de crestas y surcos, mantenida por procesos locales de reabsorción (e.g., Scheyer y Sander, 2004). Por otra parte, múltiples estudios esqueletocronológicos se han realizado sobre taxones extintos y vivientes, por ejemplo, peirosauridos (Filippi et al., 2013), *Deinosuchus* (Erickson y Brochu, 1999) y *Crocodylus niloticus* (Hutton, 1996). Asimismo, a partir de estos estudios esqueletocronológicos, se determinó que los osteodermos en *Alligator mississippiensis* demuestran un retraso en la aparición del desarrollo en comparación con el resto del esqueleto, comenzando su osificación muy tardíamente durante el desarrollo (después del primer año de vida) (Vickaryous y Hall, 2008).

También se han realizado análisis filogenéticos y taxonómicos basados en la histología ósea de osteodermos de cocodrilos. Algunos de los taxones incluidos en estos estudios comprendieron *Goniopholis* (Scheyer y Sander, 2004), *Akanthosuchus langstoni* (Hill y Lucas, 2006), *Simosuchus clarki* (Hill, 2010), *Leidyosuchus*, *Albertochampsia*, *Alligator mississippiensis* y *Caiman crocodilus* (Burns et al., 2013), entre otros.

Adicionalmente, se examinaron otras posibles funciones de los osteodermos, además de la defensiva, a partir de estudios microestructurales. En estos estudios, se concluyó, por ejemplo, que los osteodermos sirven como depósito de calcio para la ovogénesis en las hembras (Dacke et al., 2015), funciones de termorregulación (Farlow et al., 2010; Veentstra y Broeckhoven, 2022) y como buffer durante las inmersiones (Grigg y Kirshner, 2015), entre otros. Finalmente, otro tópico de interés empleando, en este caso, la microanatomía, es la estimación de los estilos de vida. Se han empleado en general, métodos cuantitativos para inferir el hábito de las distintas formas, llegando a conclusiones ambiguas (e.g., Hua y de Buffrénil, 1996; Pochat-Cottilloux, 2022; Sena y Cubo, 2023).

En resumen, la histología ósea de los pseudosuquios extintos, se encuentra pobremente examinada. Actualmente, se presenta un sesgo geográfico, ya que la mayoría de los taxones

estudiados, excepto los proterocámpsidos, provienen del hemisferio norte. Por otra parte, la mayoría de la literatura se enfoca principalmente en los osteodermos, posiblemente debido a su abundancia relativa en comparación con los huesos apendiculares y del esqueleto axial. Los cocodrilos extintos y, principalmente vivientes, dado su carácter de taxón actual y posible uso como elemento comparativo, son los más analizados entre los pseudosuquios. La temática más abordada es aquella que hace referencia a la esqueletocronología, tanto en taxones fósiles como actuales, haciendo comparaciones en muchas ocasiones, y en menor medida, para inferir estados ontogenéticos y patrones de crecimiento. Otro tópico muy investigado también, es el que se refiere al origen y el mecanismo de osificación de los osteodermos. Menos abundantes son los estudios que aluden a la paleoecología, la relación con estructuras blandas y a las relaciones filogenéticas. También son escasos los estudios que exponen temas como la ornamentación y su desarrollo en los osteodermos.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.a. Materiales

Los materiales incluyen elementos óseos del postcráneo (huesos apendiculares, costillas, osteodermos) de diferentes especies de arcosauriformes no-avemetatarsales de Sudamérica (Tabla 1). También se incluyen algunas muestras externas a Sudamérica (Estados Unidos, Sudáfrica) para analizarlas en un marco comparativo (Tabla 1). Adicionalmente, también se examinaron algunas muestras descritas en estudios previos (*Tro. romeri* PVL 4602 y PVL 4604, *C. bonapartei* PULR-V 125, *A. brasiliensis* CPEZ 168 [osteoderma], *G. stipanicorum* CRILAR-Pv 490, *S. galilei* PVSJ 32 y *F. tenax* PVL 3850 [osteoderma]), con el objetivo de arribar a nuevas implicaciones paleobiológicas.

Cabe resaltar que huesos apendiculares del aetosaurio *Neoetosauroides engaeus* también fueron seccionados, pero debido a su pobre estado de preservación (i.e., corteza mayormente erosionada) fue descartado para su descripción y, por ende, sus posibles inferencias.

Tabla 1. Elementos óseos analizados en esta tesis. **Aclaraciones:** H, holotipo.

Taxón	Nº de colección	Elemento/s	Localidad	Horizonte y edad
<i>Cuyosuchus huenei</i>	MCNAM-Pv 2669 ^H	Húmero (frg. prox.)	Bajada de la Obligación, Mendoza	Fm. Caucheta (Triásico Superior)
<i>Euparkeria capensis</i>	GPIT-Pv 72025	Osteoderma	Aliwal North, Sudáfrica	Fm. Burgersdorp (Triásico Medio)
<i>Vancleavea campi</i>	GR 138	Costilla dorsal	<i>Coelophysis</i> Quarry, Ghost Ranch, E.U.A.	Fm. Chinle (Triásico Superior)
<i>Proterochampsa barrionuevoi</i>	PVSJ 606	Húmero, fémur	San Juan	Fm. Ischigualasto (Triásico Superior)
<i>Tropidosuchus romeri</i>	PVL 4602	Fémur	La Rioja	Fm. Chañares (Triásico Superior)
<i>Tropidosuchus romeri</i>	PVL 4604	Fémur (parc. completo)	La Rioja	Fm. Chañares (Triásico Superior)
<i>Tropidosuchus romeri</i>	PVL 4606	Fémur	La Rioja	Fm. Chañares (Triásico Superior)
<i>Gualosuchus reigi</i>	PVL 4576	Húmero, fémur, tibia	La Rioja	Fm. Chañares (Triásico Superior)
<i>Pseudochampsa ischigualastensis</i>	PVSJ 567 ^H	Fémur (mitad distal)	San Juan	Fm. Ischigualasto (Triásico Superior)
<i>Chanaresuchus bonapartei</i>	CRILAR-Pv 80	Osteoderma	La Rioja	Fm. Chañares (Triásico Superior)
<i>Chanaresuchus bonapartei</i>	CRILAR-Pv 81	Húmero	La Rioja	Fm. Chañares (Triásico Superior)
<i>Chanaresuchus bonapartei</i>	PULR-V 125	Fémur	La Rioja	Fm. Chañares (Triásico Superior)

Taxón	Nº de colección	Elemento/s	Localidad	Horizonte y edad
<i>Chanaresuchus bonapartei</i>	PVL 4575	Fémur, osteodermo	La Rioja	Fm. Chañares (Triásico Superior)
<i>Chanaresuchus bonapartei</i>	PVL 6244	Húmero, fémur, costilla dorsal	La Rioja	Fm. Chañares (Triásico Superior)
<i>Rhadinosuchinae</i> indet.	CRILAR-Pv 488	Fémur (mitad distal)	La Rioja	Fm. Chañares (Triásico Superior)
<i>Tarjadia ruthae</i>	CRILAR-Pv 339	Fémur (mitad dist.)	La Rioja	Formación Chañares (Triásico Medio–Sup.)
<i>Tarjadia ruthae</i>	CRILAR-Pv 477	Fémur (frg. dist.)	La Rioja	Formación Chañares (Triásico Medio–Sup.)
<i>Tarjadia ruthae</i>	CRILAR-Pv 478	Fémur y tibia (frg. dist.)	La Rioja	Formación Chañares (Triásico Medio–Sup.)
<i>Tarjadia ruthae</i>	CRILAR-Pv 665	Fémur y fibula (frg. dist.)	La Rioja	Formación Chañares (Triásico Medio–Sup.)
<i>Riojasuchus tenuisiceps</i>	PVL 3814	Osteodermos	Quebrada de los Jachalleros, La Rioja	Fm. Los Colorados (Triásico Superior)
<i>Riojasuchus tenuisiceps</i>	PVL 3826	Húmero	Quebrada de los Jachalleros, La Rioja	Fm. Los Colorados (Triásico Superior)
<i>Riojasuchus tenuisiceps</i>	PVL 3827 ^H	Húmero (frg. de la diáfisis), tibia	Quebrada de los Jachalleros, La Rioja	Fm. Los Colorados (Triásico Superior)
<i>Riojasuchus tenuisiceps</i>	PVL 3828	Fémur, tibia (mitad prox.)	Quebrada de los Jachalleros, La Rioja	Fm. Los Colorados (Triásico Superior)
<i>Aetosauroides scagliai</i>	CRILAR-Pv 580	Tibia (frg. dist.), fibula (frg. dist.)	San Juan	Fm. Ischigualasto (Triásico Superior)
<i>Aetosauroides scagliai</i>	PVL 2052	Húmero (mitad dist.), fémur (mitad prox.), tibia (mitad prox.)	San Juan	Fm. Ischigualasto (Triásico Superior)
<i>Aetosauroides scagliai</i>	PVL 2059	Húmero (parc. completo)	San Juan	Fm. Ischigualasto (Triásico Superior)
<i>Aetosauroides scagliai</i>	PVL 2073 ^H	Húmero (parc. completo), fémur	San Juan	Fm. Ischigualasto (Triásico Superior)
<i>Aetosauroides scagliai</i>	PVSJ 326	Húmero, fémur, tibia (frg. dist.)	San Juan	Fm. Ischigualasto (Triásico Superior)
<i>Aetobarbakinoides brasiliensis</i>	CPEZ 168 ^H	Húmero, costilla dorsal, osteodermo	Inhamandá, Sao Pedro do Sul, Rio Grande do Sul, sur de Brasil	Secuencia 2 de la Super Secuencia Santa María (Triásico Superior)
<i>Gracilisuchus stipanicorum</i>	CRILAR-Pv 490	Fémur, osteodermo	La Rioja	Fm. Chañares (Triásico Superior)
<i>Gracilisuchus stipanicorum</i>	PVL 4597	Fémur	La Rioja	Fm. Chañares (Triásico Superior)
<i>Sillosuchus longicervix</i>	PVSJ 85 ^H	Fémur	Cancha de Bochas, San Juan	Fm. Ischigualasto (Triásico Superior)
<i>Saurosuchus galilei</i>	PVL 2557	Tibia (parc. completa)	San Juan	Fm. Ischigualasto (Triásico Superior)
<i>Saurosuchus galilei</i>	PVSJ 32	Osteodermo	San Juan	Fm. Ischigualasto (Triásico Superior)
<i>Saurosuchus galilei</i>	PVSJ 47	Fémur	San Juan	Fm. Ischigualasto (Triásico Superior)
<i>Fasolasuchus tenax</i>	PVL 3850 ^H	Fémur, costilla dorsal, osteodermo	La Rioja	Fm. Los Colorados (Triásico Superior)
“ <i>Rauisuchia</i> ” indet.	CRILAR-Pv 570	Tibia (frg. dist.), fibula (frg. dist.), costilla dorsal (frg.)	San Juan	Fm. Ischigualasto (Triásico Superior)
<i>Trialestes romeri</i>	PVL 2561 ^H	Húmero, ulna	La Rioja	Fm. Ischigualasto (Triásico Superior)
<i>Trialestes romeri</i>	PVL 3889	Húmero, fémur	La Rioja	Fm. Ischigualasto (Triásico Superior)

5.b. Preparación y seccionado

Los especímenes fueron cortados en secciones delgadas basados principalmente en la metodología de Chinsamy y Raath (1992) y agregando ligeras modificaciones de acuerdo a las muestras (Navarro et al., 2018; Cerda et al., 2020). La metodología se resume a continuación:

1. Mediciones y registro de datos: es relevante recabar información importante antes del corte del fósil. Datos como el tamaño y la forma del elemento son fuertes indicadores de la edad, sexo, longitud, etc. También es importante fijar la orientación del elemento sobre el cual se procederá a seccionarlo.

2. Fotografiado: dos aspectos respecto a la fotografía en este tipo de estudio son vitales. El primero, el registro en imágenes de la morfología del elemento antes de ser cortado. El segundo aspecto, es para mantener la constancia respecto a la recolección de datos, por ejemplo, tipo de cámara y velocidad de la misma, ajustes de la cámara, magnificación, etc. Sin embargo, ya que un gran número de las muestras (secciones delgadas ya preparadas) para esta tesis fueron provistas externamente, algunas de ellas desafortunadamente no incluían fotografías de los materiales intactos antes del seccionado. Por este motivo, varias de las figuras presentes no muestran fotografías de los elementos óseos completos. En consecuencia, se reconstruyeron esquemáticamente algunos de los huesos apendiculares y osteodermos que no contaban con fotografías de los materiales originales cuando fue posible.

3. Recubrimiento del espécimen para el seccionado: dada la fragilidad de los fósiles, estos son recubiertos con una preparación de resina epoxy (DICAST LY 554 y 867 con sus respectivos catalizadores [DICURA hY 554 y 867]) para reforzar la estructura del tejido y evitar su destrucción y desintegración durante el corte. El recipiente debe tener solo el espacio suficiente para contener el fósil y evitar el desperdicio de resina.

4. Seccionado del elemento recubierto: es importante reconocer el sitio del hueso y su orientación al momento del corte, para facilitar las observaciones sobre el mismo. La mejor herramienta para el seccionado es una cortadora de rocas con una sierra de diamante con sistema de refrigeración (comúnmente agua fría). Luego se procede al etiquetado y rotulado de la muestra.

5. Desbastar una superficie para fijar al portaobjeto: la superficie cortada es sometida a sucesivas series de desbastes empleando polvos abrasivos de carburo de silicio y óxido de aluminio (grano 80, 120, 220, 400 y 800), hasta que su superficie es completamente plana, suave y libre de rasguños. La secuencia de desbastes se realiza utilizando granulometría decreciente. El procedimiento puede ser llevado a cabo de forma manual o mecánicamente, utilizando discos giratorios. Tras el pulido final, el espécimen es lavado con agua y secado.

6. Montado y etiquetado de la muestra: la superficie pulida de la pequeña porción del elemento seccionado es montada en una lámina de vidrio petrográfica (portaobjeto). El próximo

paso es remover el exceso de la muestra, para lo cual se corta la misma, dejando sólo una porción de aproximadamente 1 mm adherida al portaobjeto.

7. Finalización: tras el paso anterior, la muestra quedará con marcas del proceso de remoción, las cuales deben ser cuidadosamente removidas. La lámina es examinada bajo el microscopio para verificar su espesor. En caso de ser más grueso de lo debido, se continúa con los procesos de desbaste utilizando carburo de silicio. Finalmente se debe revisar el correcto rotulado de la muestra.

Las secciones fueron analizadas con microscopio petrográfico (Leica DM750 P, Nikon E200 Pol y Zeiss Imager.A2m) bajo luz normal y luz polarizada (para este último, se emplearon además distintos tipos de filtro, como el lambda).

5.c. Modelos estadísticos para análisis de compactación

Se analizó la compactación de algunos huesos apendiculares utilizando la versión para R de Bone Profiler (Girondot y Laurin, 2003; Gônet et al., 2022) para estimaciones del estilo de vida en especímenes con hábitos debatidos en la literatura. Con este paquete, es posible obtener la “compactación observada” (CO), que es la proporción (valores entre 0-1) del área de la sección transversal de un elemento que incluye el tejido óseo y los espacios o cavidades. Este análisis solo se puede efectuar a partir de imágenes en blanco y negro (i.e., binarizadas) de las secciones completas. Para la obtención de dichas imágenes fue necesario efectuar una serie de procedimientos específicos, los cuales se detallan a continuación. Primero, se obtuvieron imágenes digitales correspondientes a las secciones completas de los elementos mejor preservados. Dado el tamaño de las muestras, en la mayoría de los casos debieron ensamblarse varias fotos individuales para obtener una imagen completa de las secciones. Dicho ensamble se realizó mediante el programa AutoPano Giga. Posteriormente, mediante el programa Adobe Photoshop se pintó digitalmente de color negro el área ocupada por tejido óseo en cada foto empleando la herramienta “pincel” del programa. Del mismo modo, se pintó de color blanco el área no ocupada por tejido óseo (i.e., cavidades vasculares, espacios intertrabeculares, etc.). Los espacios abiertos en las superficies subperiosteal y subendosteal fueron cerrados digitalmente mediante líneas negras para la correcta ejecución de Bone Profiler. Las imágenes finalmente obtenidas fueron convertidas de RGB a blanco y negro.

Asimismo, el programa Bone Profiler proporciona diferentes parámetros del denominado “perfil de compactación”. Este perfil consiste de una curva sigmoidea, que representa la distribución de la compactación ósea desde el centro medular hacia el límite exterior del hueso cortical. Los resultados de este análisis incluyen, entre otros parámetros: la pendiente en la inflexión de la curva (S); la ubicación del punto de inflexión de la curva en el eje x (P); el valor

más bajo (min.) y más alto (máx.) de compactación y su asíntota; la compactación observada (CO); y la compactación modelada o predicha (CM). Bone Profiler también proporciona un análisis angular y sus valores de parámetros correspondientes: pendiente radial (RS); punto de inflexión radial (RP); valor menor radial (Rmin.) y valor radial máximo (Rmáx.) de compactación.

Los modelos para la inferencia de los estilos de vida se basan en análisis discriminantes lineales y arrojan dos y tres posibles estilos de vida, por lo que se denominan (1) modelo estadístico binario (MEB) (Canoville y Laurin, 2010) y (2) modelo estadístico ternario (MET) (Quémeneur et al., 2013), respectivamente. Mientras el MEB emplea datos obtenidos del húmero (Canoville y Laurin, 2011), el MET emplea datos basados en el fémur (Quémeneur et al., 2013). Métodos similares se han propuesto para inferir el estilo de vida en taxones extintos y vivientes empleando diferentes huesos apendiculares. La precisión de estos modelos en cuanto al estilo de vida (acuático versus terrestre) varía según los elementos óseos considerados. De esta forma, su precisión es del 85% para el fémur de lisanfibios (Laurin et al., 2004), 70,6% para el radio de amniotas (Germain y Laurin, 2005), 63% para la tibia de amniotas (Kriloff et al., 2008), 89,2% para el húmero de lisanfibios (Canoville y Laurin, 2009), 98,5% para el húmero de amniotas (Canoville y Laurin, 2010) y 88% para el fémur de amniotas (Quémeneur et al., 2013). En taxones estrictamente extintos, estos modelos fueron empleados en el fémur de ofiacodóntidos (Laurin y Buffrénil, 2016).

Asimismo, el MET y el MEB combinan datos microanatómicos (i.e., valores de los parámetros S, P, CO, CM, Rmin y Rmax) y datos morfológicos (i.e., longitud hocico-cloaca, LHC [basada en la longitud presacra del espécimen, medido desde el extremo del hocico hasta la última vértebra dorsal]). Una vez que estos datos se introducen en el MET, la predicción puede tomar uno de tres posibles estados de estilos de vida: 0 (acuático), 1 (anfibio) y 2 (terrestre) (Quémeneur et al., 2013). En tanto, en el MEB, los resultados son dos posibles: 0 (acuático) y 1 (anfibio/terrestre) (Canoville y Laurin, 2010). Los estados se definen por la cantidad relativa de tiempo de permanencia en el agua: > 90% para un taxón acuático, entre 20% y 90% para un taxón anfibio, y <20% para un taxón terrestre (Laurin et al., 2004).

Abreviaturas institucionales referidas en esta tesis: **AMNH**, American Museum of Natural History, Nueva York, E.U.A.; **BP**, Evolutionary Studies Institute, University of the Witwatersrand, Johannesburgo, Sudáfrica; **CM**, Carnegie Museum of Natural History, Pittsburg, E.U.A.; **CMZ**, Museum of Comparative Zoology, University of Harvard, Massachusetts, E.U.A.; **CPEZ**, Coleção Municipal, São Pedro do Sul, Brasil; **CRILAR-Pv**, Colección de Paleovertebrados, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Técnicas de La Rioja, La Rioja, Argentina; **GPIT-Pv**, Institut für Geowissenschaften, Eberhard Karls Universität

Tübingen, Tübingen, Alemania; **GR**, Ruth Hall Museum of Paleontology, Ghost Ranch, E.U.A.; **IPB**, Goldfuss-Museum, Institute of Paleontology, University of Bonn, Bonn, Alemania; **MCN**, Museu de Ciências Naturais –Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; **MCNAM-Pv**, Colección de Paleovertebrados, Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas ‘Juan Cornelio Moyano’, Mendoza, Argentina; **MCP**, Museo de Ciencias e Tecnología, Porto Alegre, Brasil; **NCSM**, North Carolina Museum of Natural Sciences, Raleigh, E.U.A.; **NHMUK-PV**, Natural History Museum, Londres, Reino Unido; **NHMW**, Naturhistorisches Museum Wien, Viena, Austria; **NKMB**, Naturkundemuseum Bamberg, Bamberg, Alemania; **PVL**, Instituto Miguel Lillo, S.M. de Tucumán, Tucumán, Argentina; **PVSJ**, División Paleontología de Vertebrados, Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan, San Juan capital, San Juan, Argentina; **PULR-V**, Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja capital, La Rioja, Argentina; **SMNS**, Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Stuttgart, Alemania; **SNSB BSPG**, Staatliche Naturwissenschaftliche Sammlungen Bayerns, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich, Alemania; **UCMP**, University of California, Museum of Palaeontology, Berkeley, E.U.A.; **UFRGS-Pv**, Laboratório de Paleovertebrados, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; **UMMP**, University of Michigan Museum of Paleontology, Ann Arbor, Michigan, E.U.A.; **USNM**, National Museum of Natural History (antes United States National Museum), Washington D.C., E.U.A.; **UOBS**, Chair of Biosystematics, University of Opole, Opole, Polonia; **UOPB**, Biology Institute, University of Opole, Opole, Polonia; **VMNH**, Virginia Museum of Natural History, Virginia, E.U.A.

6. RESULTADOS

6.a. Descripciones histológicas

Las descripciones de las secciones histológicas emplean los términos mostrados en la sección 4.d.: “Introducción a la terminología en histología ósea”. Para las descripciones histológicas de los huesos apendiculares y costillas dorsales, primero se indican las características de la región medular, siguiendo a continuación con la región cortical o corteza de hueso compacto. Asimismo, para los huesos apendiculares que preservan su forma original en general, se brinda una descripción cualitativa basada en medidas aproximadas de la cavidad medular y la corteza de tejido compacto. Para esto, se considera el radio total de la sección como la distancia entre el centro de la sección y el límite de la corteza externa. A partir de esta distancia, se ofrecen medidas relativas aproximadas, teniendo en cuenta el radio de la corteza de tejido compacto o la cavidad medular respecto al radio total de la sección. Para la descripción histológica de los osteodermos, se utiliza la nomenclatura de Scheyer y Sander (2004) donde las regiones se sectorizan en una corteza basal (orientada hacia el interior del organismo), una intermedia (región medular) y otra corteza externa (orientada hacia la epidermis). Estos términos son sinónimos a las denominaciones “proximal/distal” (Main et al., 2005) y “profunda/superficial” (Hill y Lucas 2006; Hill 2010) de otros estudios. La región que corresponde a la transición entre las cortezas basal y externa es denominada región interna o núcleo interno. Finalmente, como se mencionó en el capítulo “Materiales y métodos” se usaron diferentes tipos de orientaciones y filtros en los microscopios empleados para la observación de las muestras, por lo que a continuación se abrevian los mismos para una adecuada utilización en el texto (en las descripciones de las figuras): LPP, luz polarizada plana; LPNC, luz polarizada con nicoles cruzados y LPFL, luz polarizada con nicoles cruzados y un filtro lambda.

Por otra parte, en caso de que dos o más huesos presenten características similares en general, se describirán en conjunto, señalando individualmente las particularidades de cada uno. Finalmente, el orden y organización de las descripciones de los taxones muestreados, siguen las relaciones filogenéticas del cladograma mostrado en la figura 2.

Eucrocopoda no-Archosauria

Cuyosuchus huenei MCNAM-Pv 2669

Se seccionó transversalmente una sección delgada de la diáfisis proximal del **húmero** para su observación. Aunque la corteza ósea está dañada en varias porciones, se pueden discernir las principales características histológicas. La sección posee una forma irregular, posiblemente como producto de esfuerzos de deformación plástica durante la fosildiagénesis (Fig. 15A). La misma tiene forma de “lágrima”, en la que el extremo agudo se corresponde con el borde lateral del elemento (Fig. 15A). La región más interna exhibe una reducida cavidad medular libre, que está rodeada por hueso esponjoso (Fig. 15B). La estructura de este tejido esponjoso perimedular varía alrededor de la cavidad. Hacia el lado lateral (casi alcanzando la superficie exterior), el hueso esponjoso está compuesto por grandes espacios intertrabeculares y trabéculas delgadas (Fig. 15D). En la porción medial, las trabéculas óseas son más gruesas y los espacios intertrabeculares son más pequeños que en la porción lateral (Fig. 15B). En la región posterior se registra tejido esponjoso perimedular acompañado de abundantes espacios intertrabeculares (relativamente más pequeños que los observados en la cara medial) (Fig. 15B). La corteza perimedular de la región anterior carece de hueso esponjoso, por lo que el espesor del tejido compacto no es uniforme (Fig. 15A).

El hueso esponjoso es de origen secundario y consiste en tejido lamelar y algunos restos de hueso intersticial conservados dentro de algunas trabéculas. Varias cavidades de reabsorción y algunas osteonas secundarias son visibles en la transición entre el hueso compacto y esponjoso (Fig. 15B, D).

A excepción del hueso cortical de la porción lateral de la muestra, el hueso compacto comprende un tejido vascularizado (Fig. 15B–C). La vascularización consiste en canales simples, que están orientados radial y longitudinalmente. También se pueden distinguir algunas osteonas primarias (Fig. 15C). La alteración fosildiagenética dificulta una caracterización adecuada de la disposición intrínseca de las fibras en el hueso. Sin embargo, las porciones interna y media de la compacta parecen estar compuestas por una matriz de hueso entretejido, en la que las fibras intrínsecas están más organizadas que en un hueso entretejido típico (Fig. 15C). El arreglo

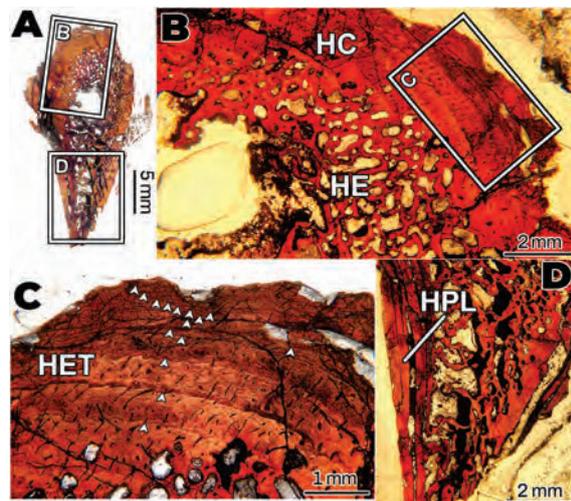


Figura 15. Microestructura del húmero de *Cuyosuchus huenei* MCNAM-Pv 2669. Los cuadros internos indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa. **B:** detalle del elemento mostrando la corteza formada por hueso esponjoso y hueso compacto. **C:** acercamiento de una porción de hueso compacto de la corteza, mostrando la presencia de varias LCD (puntas de flecha). **D:** vista de la porción “aguzada” de la sección, exhibiendo parte de la corteza de hueso esponjoso y hueso compacto (también atravesada por varias LCD). A–D: LPP. **Abreviaturas:** HC, hueso compacto; HE, hueso esponjoso; HET, hueso entretejido; HPL, hueso pseudolamelar.

de las fibras se vuelve más organizado hacia la corteza externa, denotando cierta birrefringencia. La matriz ósea contiene lagunas de osteocitos globulares dispuestas sin seguir un orden específico. El hueso compacto en la porción lateral del elemento está compuesto enteramente por hueso pseudolamelar avascular (Fig. 15D). Abundantes fibras extrínsecas (i.e., fibras de Sharpey) están presentes en el cuadrante posterior-medial de la sección, observándose mejor con luz polarizada. Estas fibras son largas y densamente empaquetadas (Fig. 15B). Las mismas están orientadas oblicuamente a la superficie exterior (posteromedialmente en la corteza posterior y anteromedialmente en la corteza medial).

Al menos 15 marcas de crecimiento cíclico (comprendidas entre annuli y LCD) son visibles en el tejido compacto (Fig. 1C). Las últimas siete marcas de crecimiento se hallan comprimidas justo debajo de la superficie ósea externa en la porción medial, siendo parte de lo que se identifica como una capa circunferencial externa (CCE) (Fig. 15C).

Eucrocopoda: Euparkeriidae

Euparkeria capensis GPIT-Pv 72025

La muestra consiste en una sección transversal de un solo **osteodermo**, cuya posición en la secuencia vertebral es incierta. Inicialmente, este osteodermo se encontraba desarticulado de la columna vertebral y estaba cubierto casi por completo por sedimento, por lo que no se pudo determinar su morfología externa en general. En sección, el osteodermo está moderadamente conservado, con una porción relativamente amplia de la región marginal severamente erosionada (Fig. 16A). Sin embargo, el resto del elemento está lo suficientemente bien preservado como para describirlo. El elemento es más ancho que alto (Fig. 16A). La superficie basal posee una ligera concavidad y la corteza externa muestra una pequeña eminencia en la posición central (Fig. 16A).

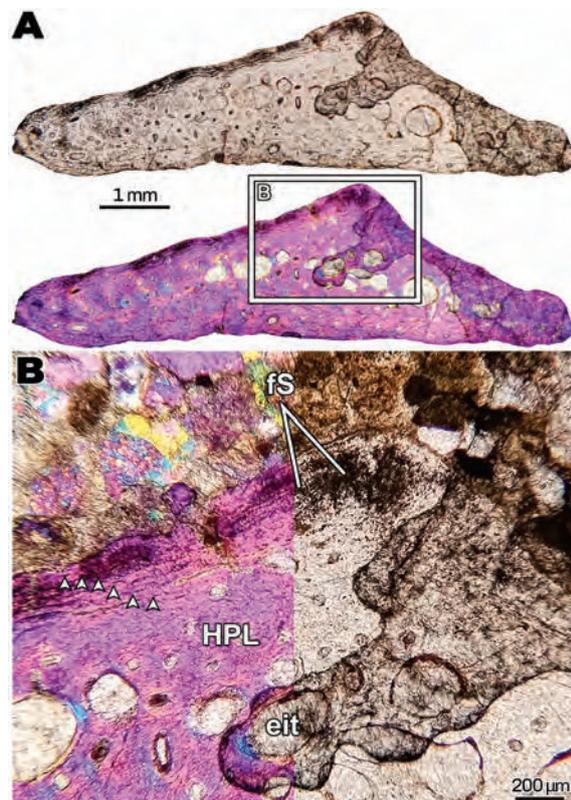


Figura 16. Microestructura del osteodermo de *Euparkeria capensis* GPIT-PV 72025. Los cuadros internos indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa bajo LPP (superior) y LPFL (inferior). Nótese la estructura trilaminar del osteodermo y su relativa longitud lateral. **B:** imagen mixta (LPP + LPFL) mostrando en detalle la región interna y la corteza externa atravesada por algunas LCD (puntas de flecha) e invadida por fibras de Sharpey. **Abreviaturas:** eit, espacio intertrabecular; fs, fibras de Sharpey; HPL, hueso pseudolamelar.

Estructuralmente, el osteodermo tiene una configuración trilaminar, con cortezas basales y externas fuertemente desarrolladas y una región interna que solo se distingue por unos pocos espacios intertrabeculares, constituyendo así un núcleo de hueso esponjoso (Fig. 16A–B). La matriz predominante es de hueso pseudolamelar de origen primario (Fig. 16B). El osteodermo está escasamente vascularizado, con algunos canales longitudinales aislados (Fig. 16B). Se observan hasta seis LCD, mayormente registradas en la corteza externa (Fig. 16B). Asimismo, varias de estas LCD están atravesada por haces cortos y densos de fibras de Sharpey (Fig. 16B). No se observaron fibras estructurales.

Eucrocopoda: Doswelliidae

Vancleavea campi GR 138

La muestra corresponde a la sección transversal de una **costilla dorsal**, de la cual no se obtuvieron fotografías previas al seccionado. La sección está moderadamente preservada, posee cierto grado de deformación y una gran grieta atraviesa la región central de la misma (Fig. 17A). La matriz ósea es relativamente visible en la corteza, aunque en algunas áreas se encuentran cubiertas por burbujas de resina, producto de la preparación. Microanatómicamente, el elemento es compacto en casi toda su extensión, posee una cavidad medular pequeña rodeada por una amplia corteza de tejido compacto (Fig. 17A).

La cavidad medular consiste en hueso esponjoso formado por tejido lamelar secundario depositado en sucesivos ciclos de remodelación (Fig. 17A, B). Se reconocen unos pocos espacios intertrabeculares de tamaño relativamente grande que se hacen más pequeños a medida que se adentran en la corteza de hueso compacto (Fig. 17A). Asimismo, el tejido intersticial registrado en las trabéculas es de carácter entretejido. El tejido cortical está compuesto por hueso zonal (Fig. 17C–F). Se observan annuli sin vascularización, formados por una matriz lamelar y zonas vascularizadas, las cuales están constituidas por una matriz entretejida (Fig. 17C, D). En esta última, se registran osteonas secundarias. Sobre los márgenes opuestos de la corteza, al parecer, las zonas desaparecen, dejando lugar solo a tejido lamelar, de los cuales están formados los annuli (Fig. 17E). En el resto de la corteza, la distancia entre cada annulus consecutivo se mantiene casi uniforme (cuando se observa), aunque podría decirse que este espaciado aumenta ligeramente en algunos sitios, desde el interior de la corteza hacia su parte más externa. Se registran entre ocho a diez annuli (Fig. 17C–F). En ciertas regiones, el grado de remodelación del hueso es tal que hace imposible cualquier observación y recuento de marcas de crecimiento (Fig. 17F). No se registran fibras de Sharpey.

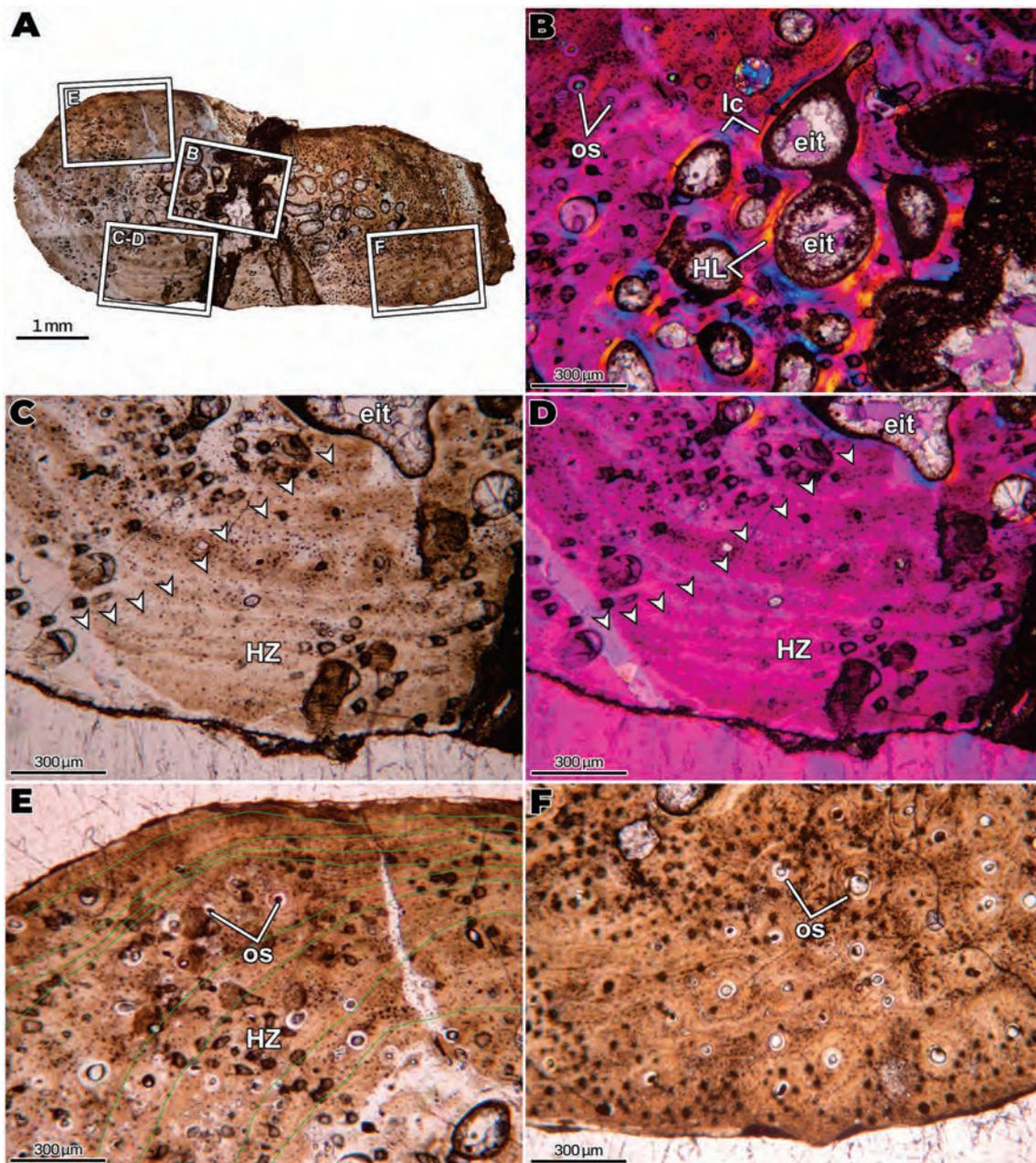


Figura 17. Histología de la costilla dorsal de *Vandavea campi* GR 138. Los cuadros internos indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa. **B:** acercamiento a la cavidad medular. Se observan grandes espacios intertrabeculares generados por reabsorción ósea. **C, D:** detalle de la porción latero-medial. Está constituida por hueso zonal: anuli estrechos de hueso lamelar y zonas de hueso entretrejado o pseudolamelar de mayor espesor. Se presencian unas pocas osteonas. Las puntas de flecha indican marcas de crecimiento (annuli). **E:** detalle de la corteza externa sobre la porción superior de la costilla (próximo a la región medial). También está constituida por hueso zonal. Nótese como las zonas (líneas verdes) se comprimen a medida que se acercan a la región medial de la corteza externa. Se observan osteonas secundarias. **F:** detalle de la región basal. Está compuesta por hueso zonal, acompañada de múltiples osteonas secundarias. A, C, E y F: LPP. B y D: LPFL. **Abreviaturas:** eit, espacio intertrabecular; HZ, hueso zonal; HL, hueso lamelar; lc, línea cementante; os, osteonas secundarias.

Eucrocopoda: Proterochampsidae

Proterochampsia barrionuevoi PVSJ 606

Se analizaron secciones transversales del **húmero** y el **fémur** extraídas de la diáfisis (Fig. 18A, B). Ambos elementos presentan una pobre preservación, aunque conservan a grandes

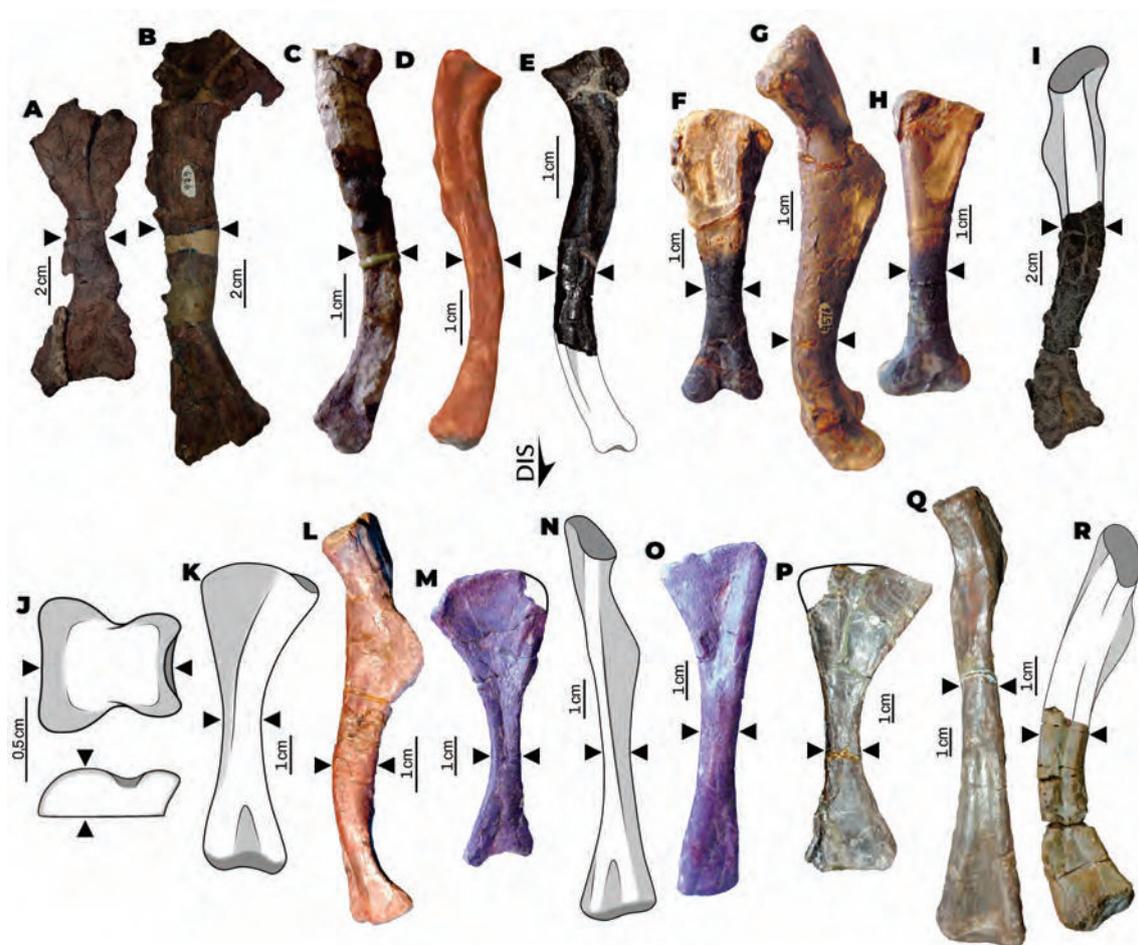


Figura 18. Elementos óseos seccionados correspondientes a distintos ejemplares de Proterochampsidae. Algunos fueron parcial y completamente reconstruidos digitalmente basados en elementos completos de la misma especie cuando fue posible. Las puntas de flecha enfrentadas señalan la localización del plano de sección. **A, B:** fémur (A) y húmero (B) de *Proterochampsia barrionuevoi* PVSJ 606. **C:** fémur de *Tropidosuchus romeri* PVL 4602. **D:** fémur de *Tropidosuchus romeri* PVL 4604. **E:** fragmento del fémur de *Tropidosuchus romeri* PVL 4606. **F-H:** húmero (F), fémur (G) y tibia (H) de *Gualosuchus reigi* 4576. **I:** ~mitad distal de fémur de *Pseudochampsia ischigualastensis* PVSJ 567. **J:** osteodermo de *Chanaresuchus bonapartei* CRILAR-Pv 80 y *C. bonapartei* PVL 4575 (reconstrucción esquemática empleada para ilustrar ambos individuos). **K:** húmero de *Chanaresuchus bonapartei* CRILAR-Pv 81. **L:** fémur de *Chanaresuchus bonapartei* PULR-V 125. **M-O:** húmero (M), fémur (N) y tibia (O) de *Chanaresuchus bonapartei* PVL 4575. **P, Q:** húmero (P) y fémur (Q) de *Chanaresuchus bonapartei* PVL 6244. **R:** fragmento distal del fémur de Rhadinosuchinae indet. CRILAR-Pv 488. **Abreviaturas:** DIS, distal.

rasgos, su forma original. Algunas porciones de la corteza fueron erosionadas y se encuentran atravesadas por múltiples fracturas (Fig. 18A, G). Debido a estas condiciones, la matriz es observable solo en algunas áreas de la corteza. Las secciones presentan cavidades medulares libres relativamente pequeñas, rodeadas por una gruesa corteza de tejido compacto (Fig. 19A, G). En la corteza perimedular se registran algunas osteonas secundarias y espacios de reabsorción rodeados por hueso lamelar (Fig. 19B, H). Hacia la porción media de la corteza, estas osteonas secundarias y espacios de reabsorción desaparecen gradualmente (Fig. 19B, H). El resto de la corteza está principalmente constituida por hueso entretejido (Fig. 19D–F, I). Asimismo, la vascularización varía entre pobre a moderada, observándose canales radiales en su mayoría y, en menor medida, canales longitudinales y circunferenciales y algunas osteonas primarias (Fig. 19D–F, I). No se registran marcas de crecimiento en el interior de la corteza, no obstante, sobre la porción más exterior de la misma se presenta de manera clara la CCE (Fig. 19C, J).

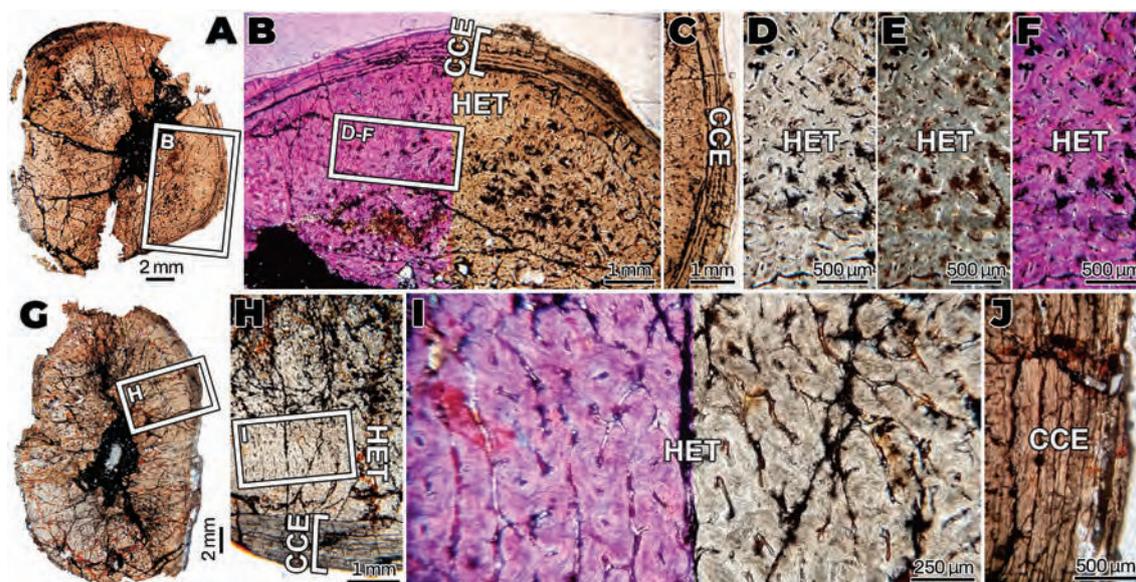


Figura 19. Microestructura del húmero (A–F) y del fémur (G–J) de *Proterochampsia barrionuevorum* PVSJ 606. Los cuadros internos indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa del húmero. **B:** vista de la corteza en la porción lateral, exhibiendo una matriz entretejida, vascularización moderada y la presencia de una CCE en la porción externa. **C:** detalle de la CCE. **D–F:** detalle de la matriz ósea entretejida. **G:** sección transversal completa del fémur. **H:** vista de la corteza, mostrando su carácter entretejido y la presencia de la CCE. **I:** detalle de la corteza con abundantes canales radiales y algunas osteonas. **J:** Acercamiento a la CCE. A, C, D, G, H y J: LPP. E: LPNC. F: LPFL. B e I: mixta, LPP + LPFL. **Abreviaturas:** CCE, capa circunferencial externa; HET, hueso entretejido.

Tropidosuchus romeri PVL 4602

El elemento consiste en una sección transversal de la diáfisis del **fémur** (Fig. 18C). El hueso se encuentra fragmentado en varias partes y se halla ligeramente comprimido en la regiones laterales y mediales (Fig. 20A, B). También presenta numerosas microfracturas y la matriz es leve (región perimedular) a moderadamente visible (Fig. 20A, B). El tejido cortical ocupa aproximadamente la mitad del radio total de la sección. Por otra parte, la cavidad medular es libre (Fig. 20A, B). La matriz de la corteza es entretejida, no obstante, debido a artefactos tafonómicos, en algunas áreas aparece moderadamente birrefringente (Fig. 20E–F). Cuando son observables, las lagunas de osteocitos aparecen dispersas y tienen forma subredondeada. La vascularización es profusa, comprendiendo canales longitudinales, circunferenciales y radiales, adquiriendo en algunas áreas un patrón reticular (Fig. 20E–F). No se observan marcas de crecimiento ni signos de remodelación ósea.

Tropidosuchus romeri PVL 4604

Se examinó una sección transversal del **fémur** extraída de la diáfisis (Fig. 18D). El elemento posee un buen estado de preservación, ya que la mayor parte de la matriz ósea es visible, aunque también se encuentra ligeramente deformado (Fig. 20G, H). El tejido cortical ocupa cerca de un tercio del total del radio de la sección y se halla rodeando una amplia cavidad libre (Fig. 20G, H). Histológicamente, está formado por una composición mixta: en la región perimedular

posee carácter entretrejido, mientras que desde la porción media de la corteza hacia la región subperiosteal, está formada por hueso pseudolamelar (Fig. 20I, J). La sección está pobremente vascularizada y está principalmente constituida por canales circunferenciales y algunos canales longitudinales aislados (Fig. 20I, J). La mayor parte de estos canales se encuentran presentes en la región perimedular (Fig. 20I, J). Una única LCD se reconoce en la porción subperiosteal de la corteza (Fig. 20I, J). Adicionalmente, se registra la CCI rodeando la cavidad medular (Fig. 20I, J).

Tropidosuchus romeri PVL 4606

La sección transversal corresponde a la diáfisis del **fémur** casi completo (Fig. 18E). La muestra se encuentra extremadamente deformada, quedando las porciones laterales y mediales fuertemente comprimidas hacia la cavidad medular (Fig. 20K, L). Por otra parte, la corteza se halla moderadamente fragmentada (Fig. 20K, L). A pesar de estas condiciones, la matriz ósea es relativamente visible. La misma está formada por hueso pseudolamelar homogéneamente distribuido por la corteza, claramente evidenciado por la fuerte birrefringencia del tejido (Fig. 20M, N). La sección está fuertemente vascularizada, con canales circunferenciales, alcanzando en algunas áreas un patrón laminar, sobre todo en la región perimedular (Fig. 20M, N). En el margen anterior de la sección se registran abundantes canales radiales. Se reconocen de dos a tres LCD en la corteza subperiosteal de la sección y una CCI rodeando la cavidad medular (Fig. 20M, N).

Gualosuchus reigi PVL 4576

Se examinaron secciones transversales de la diáfisis del **húmero**, el **fémur** y la **tibia** (Fig. 18F–H). Los tres elementos poseen una excelente preservación, conservan su forma original, no presentan fracturas y la matriz es visiblemente clara (Fig. 21A, D, F). Solo el húmero ha perdido una pequeña porción de corteza de la región anterior (Fig. 21A). En los tres huesos, el tejido cortical ocupa aproximadamente un tercio del radio total de la sección. Adicionalmente, la cavidad medular es libre (Fig. 21A, D, F). Histológicamente, los tres huesos están compuestos del complejo fibrolamelar, distribuyéndose de manera uniforme en toda la extensión de la corteza (Fig. 21B–C, E, G). Asimismo, se registran abundantes osteonas primarias y canales vasculares, orientándose longitudinalmente en su mayoría, aunque también se observan algunos radiales y circunferenciales (Fig. 21B–C, E, G). Estos canales no llegan a formar un patrón vascular en particular. No se registran marcas de crecimiento ni signos de remodelación ósea.

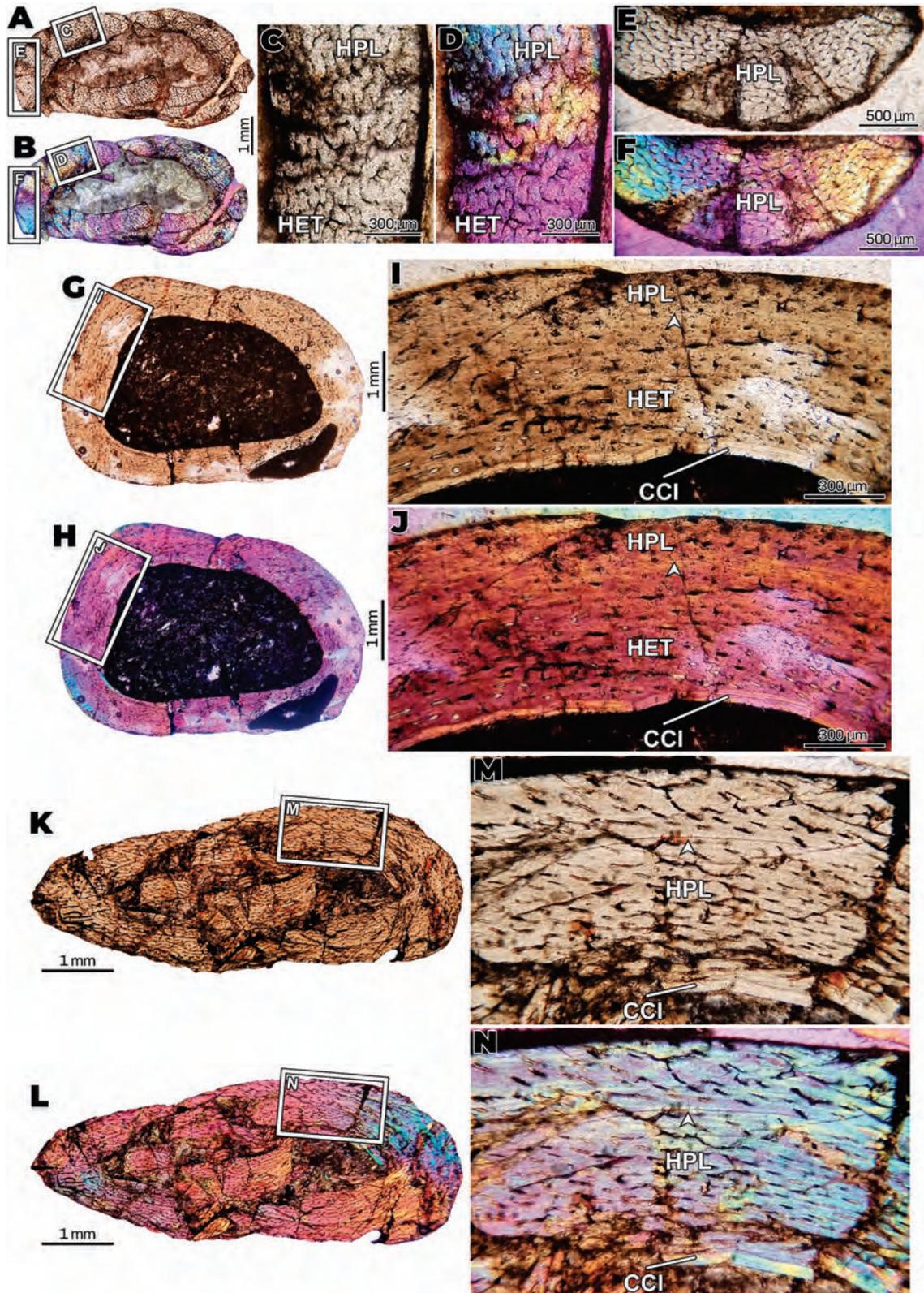


Figura 20. Microestructura del fémur de *Tropidosuchus romeri* PVL 4602 (A–F), fémur de *Tro. romeri* PVL 4604 (H–K) y fémur de *Tro. romeri* PVL 4606 (L–O). Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas. **A, B:** sección transversal completa del fémur de *Tro. romeri* PVL 4602. **C, D:** vista de la corteza en la porción medial, mostrando la naturaleza mixta de la matriz ósea, formada por hueso entretejido, además de la abundante vascularización. **E, F:** vista de la corteza en la región anterior, exhibiendo su carácter entretejido y con una vascularización de tipo reticular. **G, H:** sección transversal completa del fémur de *Tro. romeri* PVL 4604. **I, J:** vista de la corteza, formada por hueso entretejido en la región perimedular y hueso pseudolamelar hacia la región subperiosteal. **K, L:** sección transversal completa del fémur de *Tro. romeri* PVL 4606. **M, N:** detalle de la corteza, moderadamente vascularizada con un patrón laminar y compuesta por hueso pseudolamelar. También se observa una CCI. **A, C, E, H, G, I, K y M:** LPP. **B, D, F, H, J, L y N:** LPFL. **Abreviaturas:** CCI, capa circunferencial interna; HET, hueso entretejido; HPL, hueso pseudolamelar.

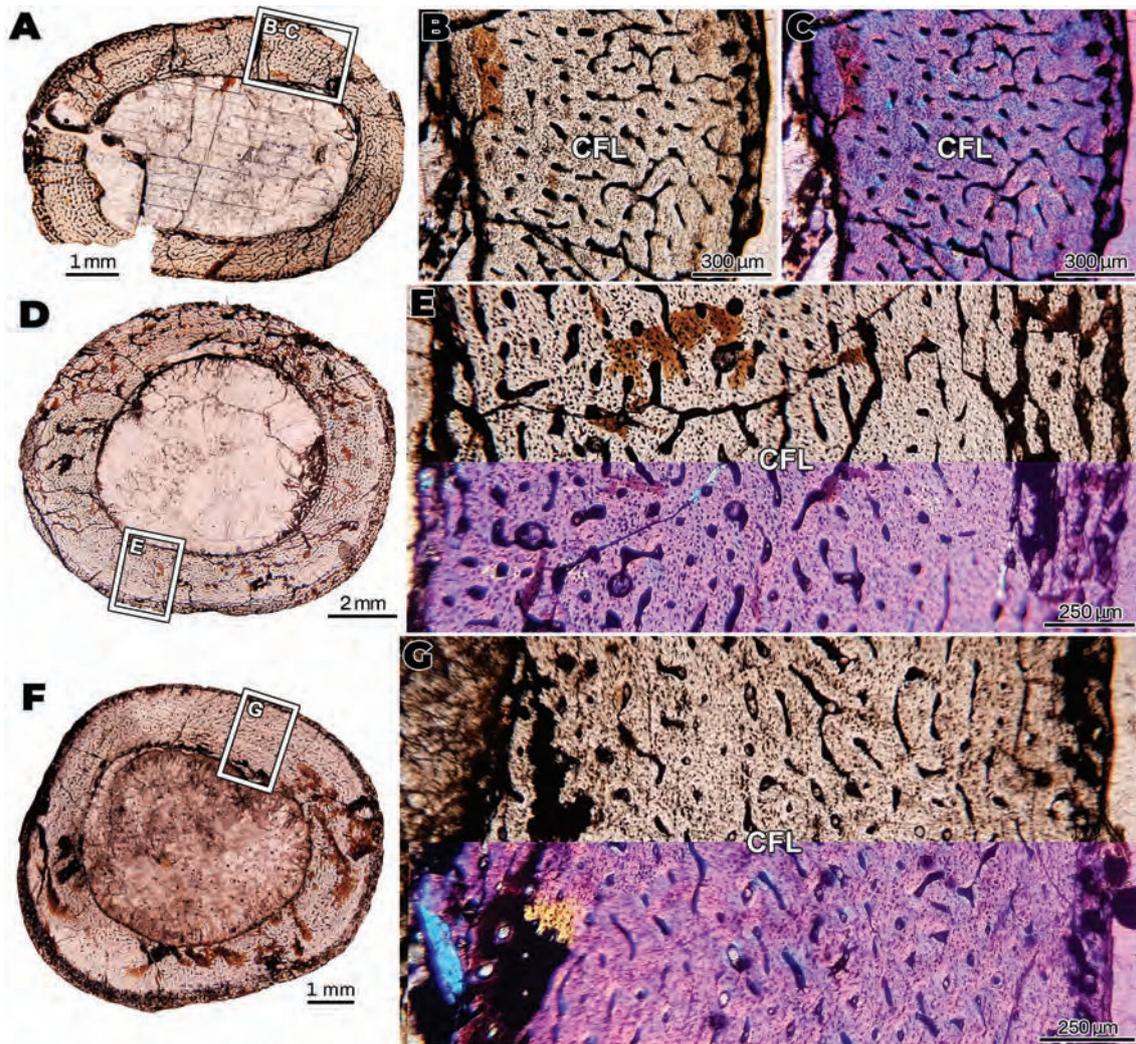


Figura 21. Microestructura del húmero (A–C), fémur (D–E) y tibia (F–G) de *Gualosuchus reigi* PVL 4576. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas. **A:** sección transversal completa del húmero. **B, C:** detalle de la corteza formada enteramente por el complejo fibrolamelar. **D:** sección completa del fémur. **E:** detalle de la corteza, formada por hueso fibrolamelar altamente vascularizado. **F:** sección transversal completa de la tibia. **G:** acercamiento a la corteza, exhibiendo una constitución uniforme por el complejo fibrolamelar. A, B, D y F: LPP. C: LPFL. E y G: LPP y LPFL. **Abreviaturas:** CFL, complejo fibrolamelar.

Pseudochampsia ischigualastensis PVSJ 567

La muestra consiste en una sección transversal de la diáfisis de la mitad distal del **fémur** del holotipo (Fig. 18I). El elemento se halla moderadamente preservado, conserva su forma original, aunque se encuentra levemente comprimido en su porción lateral, además de presentar numerosas fracturas (Fig. 22A). Pese a estas alteraciones, las principales características microestructurales son claramente diferenciables. La corteza de tejido compacto tiene aproximadamente la mitad del espesor del radio total de la sección. Por otra parte, la cavidad medular es libre (Fig. 22A). La corteza está formada por tejido pseudolamelar homogéneamente distribuido, altamente birrefringente. Dicha birrefringencia, no obstante, no es uniforme a través de la corteza (Fig. 22B, C). La vascularización varía entre moderada y alta, siendo más profusa en la región perimedular (Fig. 22B, C). En esta región, abundan los canales longitudinales y

circunferenciales. Por el contrario, hacia la corteza subperiosteal, la vascularización disminuye, observándose solo canales longitudinales y radiales (Fig. 22B, C). La sección presenta hasta 13 marcas de crecimiento (LCD y annuli), la mayoría de ella localizándose en la región subperiosteal (Fig. 22B, C).

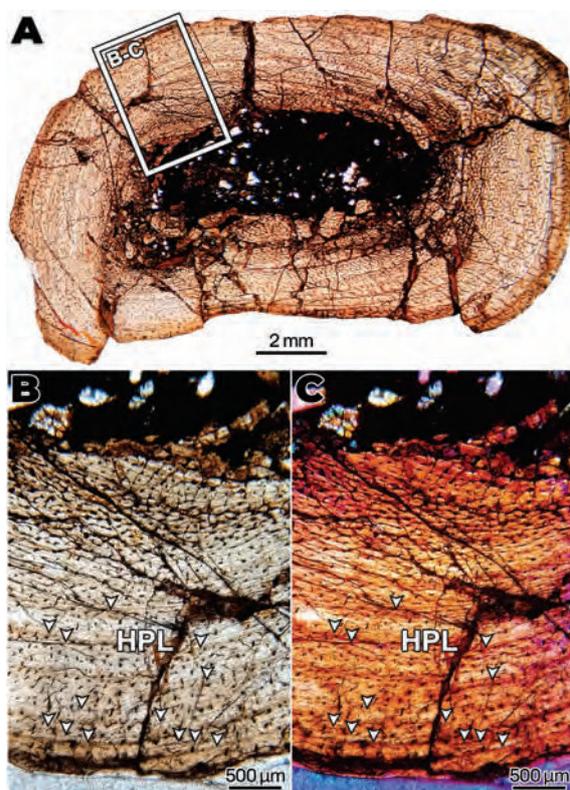


Figura 22. Microestructura del fémur de *Pseudochampsia ischigualastensis* PVSJ 567. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas. **A:** sección transversal completa. **B, C:** Detalle de la corteza de la región lateral. Nótese la estructura ordenada de las fibras que componen la matriz pseudolamelar. También se registra una vascularización moderada y varias LCD (puntas de flecha). A, B: LPP. C: LPFL. **Abreviaturas:** HPL, hueso pseudolamelar.

Chanaresuchus bonapartei

CRILAR-Pv 80

Se examinaron secciones transversales y longitudinales de **osteodermos** (Fig. 18J), siendo las longitudinales las que preservan una mayor proporción del elemento. De esta manera, la descripción está basada sólo en las secciones longitudinales. El elemento ha sufrido procesos erosivos, por lo que se ha desprendido parte de tejido cortical, perdiendo su forma original (Fig. 23A, B). El tejido compacto rodea una región interna relativamente reducida de hueso esponjoso (Fig. 23A, B). El área ocupada por hueso esponjoso no está localizada en el centro del osteodermo, sino que se encuentra desplazada hacia la región basal del elemento. La superficie externa tiene una ornamentación distintiva formada por pequeñas crestas y

surcos (Fig. 23A, B). El tejido de las cortezas basal y externa está formado por hueso pseudolamelar (Fig. 23A, B). Sin embargo, algunas áreas de hueso entretejido están presentes en la región interna (Fig. 23A, B). Ésta se halla moderada a altamente vascularizada con canales circunferenciales y radiales (Fig. 23C). Algunos de estos canales se abren a la superficie externa (Fig. 23C). Abundantes fibras de Sharpey están presentes en varias áreas de las cortezas, radiando desde la región interna hacia los márgenes (Fig. 23C). Éstas consisten en paquetes densos de haces de tamaño y extensión variable. Al menos tres LCD estrechamente se ubican agrupadas en la porción media de la corteza (Fig. 23C).

Chanaresuchus bonapartei CRILAR-Pv 81

Se examinaron secciones transversales del **húmero**, las cuales fueron obtenidas a nivel de la diáfisis (Fig. 18K). El mismo se encuentra fuertemente alterado y algunas porciones han sido erosionadas (Fig. 24A). La matriz ósea está pobremente preservada, el tejido cortical está fuertemente fracturado, desplazado y comprimido posiblemente debido a presiones litostáticas. Esto resulta evidente porque la región medular ha sido parcialmente obliterada por fragmentos de la corteza (Fig. 24A). La matriz ósea está compuesta de tejido pseudolamelar (Fig. 24B, C) homogéneamente distribuido en la corteza. La vascularización consiste en abundantes canales longitudinales y oblicuos (Fig. 24B, C). Dos LCD son ligeramente visibles en la porción media de la corteza (Fig. 24B). Algunos paquetes cortos de fibras de Sharpey son registrados cerca de la superficie externa de la corteza (Fig. 24B).

Chanaresuchus bonapartei PULR-

V 125

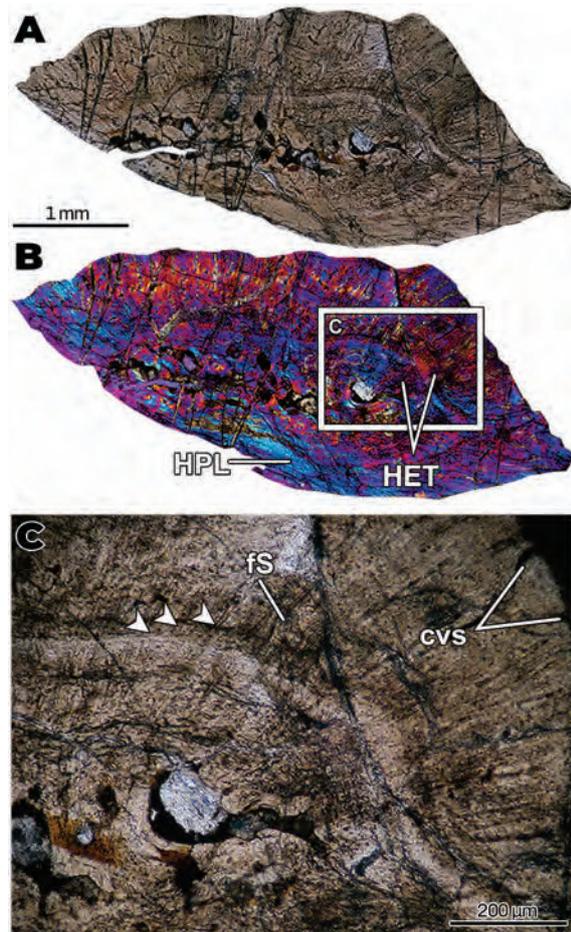


Figura 23. Histología del osteodermo de *Chanaresuchus bonapartei* CRILAR-Pv 80. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas. **A, B:** sección longitudinal completa. **C:** detalle de la corteza externa y parte de la región medular remodelada con algunos canales radiales abiertos a la superficie y algunas LDC (puntas de flecha). Se registran abundantes fibras de Sharpey y algunas LCD. A y C: LPP. B: LPFL. **Abreviaturas:** cvs, canal vascular abierto a la superficie; fs, fibras de Sharpey; HET, hueso tejido entretejido; HPL, hueso pseudolamelar.

La muestra corresponde a una sección transversal de la diáfisis del **fémur** (Fig. 18J). El elemento posee un elevado grado de deformación, quedando comprimidas las partes laterales y mediales hacia el interior de la cavidad medular (Fig. 24D). Por otra parte, la corteza presenta múltiples microfracturas e intrusiones minerales, por el estudio de la matriz ósea y la vascularización resulta compleja (Fig. 24E, F). Aparentemente, la misma está formada mayormente por hueso pseudolamelar, con cierta variación en el grado de birrefringencia (Fig. 24E, F). Mientras que la corteza perimedular es fuertemente birrefringente, hacia las porciones media y subperiosteal, la misma se muestra moderadamente birrefringente (Fig. 24E, F). La vascularización es profusa y homogéneamente distribuida en la corteza. Predominan canales circunferenciales y longitudinales, acompañados de algunos canales radiales, alcanzando un patrón sub-plexiforme o sub-reticular (Fig. 24E, F). Adicionalmente, en proximidades de la

porción más externa de la corteza, se registran tres annuli formados por hueso lamelar (Fig. 24E, F).

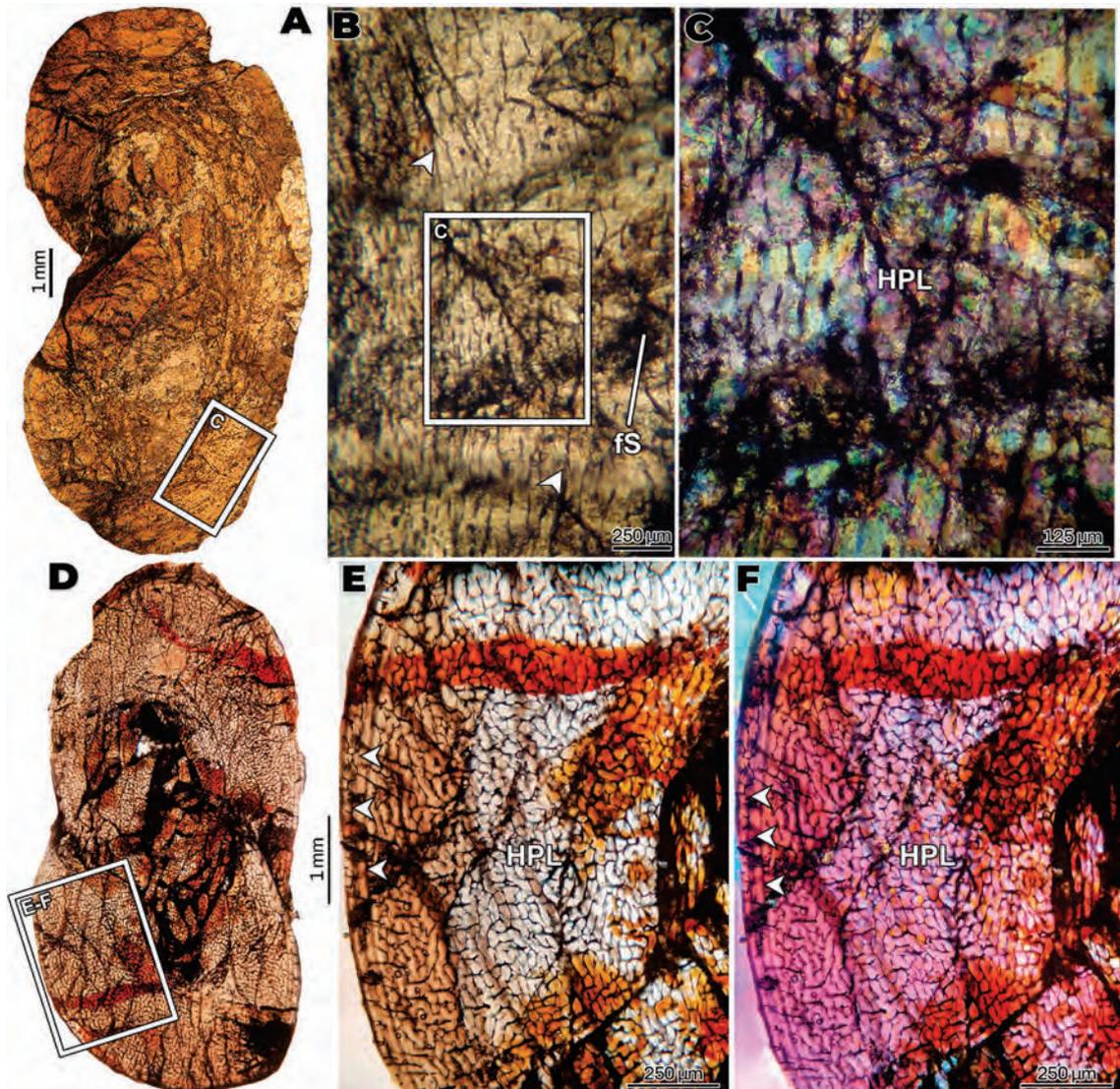


Figura 24. Histología del húmero de *Chanaresuchus bonapartei* CRILAR-Pv 81 (A–C) y del fémur de *C. bonapartei* PULR-V 125 (D–F). Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas. **A:** sección transversal completa del fémur de *C. bonapartei* CRILAR-Pv 81. **B, C:** plano de la corteza compacta mostrando su composición de hueso pseudolamelar, abundantes canales vasculares y la presencia de dos LCD. También son reconocidas algunas fibras de Sharpey. **D:** sección transversal completa del fémur de *C. bonapartei* PULR-V 125. **E, F:** vista de la corteza. Nótese como está atravesada por numerosas fracturas. La compacta está formada principalmente por hueso pseudolamelar y vascularizada con canales en un patrón reticular. También se registran algunos annuli. Las puntas de flecha indican LCD/annuli. A, B, D y E: LPP. C y F: LPFL. **Abreviaturas:** **fs**, fibras de Sharpey; **HPL**, hueso pseudolamelar.

Chanaresuchus bonapartei PVL 4575

La muestra consta de dos **osteodermos** (Fig. 18J), un **húmero**, **fémur** y **tibia** (Fig. 18M–O) extraídos de la región de la diáfisis. Todos estos elementos fueron seccionados transversalmente. El húmero y la tibia poseen en general el mismo estado de conservación. En este sentido, ambos están fuertemente comprimidos en sentido lateromedial, quedando la cavidad medular invadida por fragmentos de la corteza (Fig. 25A, O). En tanto, el fémur preserva su forma

original, siendo ligeramente elipsoidal en sección (Fig. 25F). Por otra parte, en el fémur se observa que el espesor del tejido cortical corresponde aproximadamente a dos quintas partes del radio total de la sección (Fig. 25F). Esta corteza rodea una cavidad medular libre cuyo interior no preserva restos de tejido óseo (Fig. 25F).

El tejido cortical está formado principalmente por hueso pseudolamelar de origen primario en ambos elementos del estilopodio (Fig. 25B, C, G, H). Este carácter se hace evidente por la particular birrefringencia de la matriz bajo nicoles cruzados, la forma elongada de las lagunas de osteocitos y distribución ordenada de éstas últimas (Fig. 25B, C, G, H). Sin embargo, en ciertas áreas, la birrefringencia se torna menos pronunciada, las lagunas de osteocitos adquieren una forma más elipsoide y muestran una organización más dispersa y al azar (Fig. 25D, E, J, K). En este sentido, la matriz ósea de estas áreas se asemeja al hueso entretejido. Mientras tanto, la composición de la matriz ósea de la tibia es homogénea: la misma se halla enteramente formada por hueso pseudolamelar (Fig. 25P–S).

El húmero y el fémur están fuertemente vascularizados con numerosos canales longitudinales, circunferenciales y oblicuos ordenados en un patrón reticular (Fig. 25B–E, G–K). No obstante, mientras en el húmero este patrón se mantiene uniforme en toda la extensión del tejido cortical, la vascularización en el fémur se ve modificada hacia su corteza externa, pudiendo reconocerse canales radiales relativamente extensos, los cuales se extienden desde la región perimedular hacia la subperiosteal (Fig. 25I). Asimismo, estos canales están asociados con haces estrechos y largas de fibras de Sharpey (Fig. 25I). En la tibia, al igual que en el húmero, la vascularización es homogénea y abundante, sin embargo, los canales se organizan en un patrón más bien laminar o sub-plexiforme (Fig. 25P–S).

En el húmero se reconocen tres LCD, hallándose la primeras dos en la región perimedular, y la última en la porción media de la corteza (Fig. 25B–D). En el fémur, una única LCD es registrada en la corteza perimedular (Fig. 25L, M). Asimismo, una delgada capa de tejido lamelar de origen secundario (único resto de tejido remodelado registrado), interpretada como la CCI, está presente en la porción más interna de la corteza (Fig. 25N). El contacto entre esta capa remodelada y el resto de la corteza está delimitado por una línea cementante. En la tibia no se observan marcas de crecimiento.

Los osteodermos analizados fueron identificados como A y B. Mientras el osteodermo A está conservado casi completo (Fig. 26A, B), el osteodermo B es fragmentario (Fig. 26D). El primero tiene forma elipsoide en sección, siendo aproximadamente tres veces más ancho que alto (Fig. 11A, B).

La región interna del osteodermo A contiene amplias cavidades de reabsorción, sin embargo, no forma un tejido esponjoso típico (Fig. 26A, B). Un patrón similar está presente en el osteodermo B, pero no es posible afirmarlo con certeza por su naturaleza fragmentaria. El hueso

cortical del osteodermo A está formado por tejido pseudolamelar, en el cual las fibras de la matriz ósea se orientan de forma paralela al margen de la superficial del elemento (Fig. 26C). La corteza está pobremente vascularizada e incluye canales longitudinales simples (Fig. 26F). Al menos tres LCD son registradas en la porción perimedular (Fig. 26C). Fibras de Sharpey están presentes en la región marginal, en el área de transición entre ésta y la corteza basal (Fig. 26C). Éstas se hallan organizadas en haces estrechos y largos. Otro paquete de fibras de Sharpey está localizado en la región interna y consiste en haces delgados y cortos. Este último paquete de fibras se orienta paralelamente al eje anteroposterior del osteodermo. La región interna del osteodermo A también está compuesta principalmente por hueso pseudolamelar con espacios de reabsorción aislados (Fig. 26C). Estas cavidades exhiben tamaños variables y están rodeadas por tejido lamelar.

El osteodermo B tiene una composición tisular uniforme. Está formado enteramente por hueso pseudolamelar (Fig. 26E). La vascularización consiste en algunos canales circunferenciales y radiales (Fig. 26D, E). Las fibras de Sharpey son abundantes y están organizadas en haces compactos largos y estrechos (Fig. 26E). Al menos tres LCD son visibles en la región interna del osteodermo (Fig. 26E).

Chanaresuchus bonapartei PVL 6244

Se examinaron secciones transversales de **húmero** y **fémur**, ambas extraídas de la diáfisis de cada elemento (Fig. 18P–Q). Asimismo, se incluyó una **costilla dorsal**, de la cual no se obtuvieron fotos antes del seccionado. Ambos elementos apendiculares están severamente deformados. Al respecto, las porciones laterales y mediales de los huesos se hallan fuertemente comprimidas hacia la cavidad medular. En consecuencia, ésta última se encuentra obliterada por fragmentos del tejido cortical (Fig. 27A–F). También, ambos elementos ostentan numerosas fracturas (Fig. 27A–F). Pese a estas condiciones tafonómicas, la matriz ósea es claramente visible. La misma se encuentra formada por hueso pseudolamelar fuertemente birrefringente, excepto en algunas áreas donde esta birrefringencia es más bien moderada (Fig. 27C, F).

El grado de vascularización en ambos elementos apendiculares es variable. Así, en las primeras capas que rodean la corteza, la vascularización varía entre pobre a moderada, constituida por algunos canales circunferenciales y longitudinales (Fig. 27B, C, E, F). En las capas intermedias, las que ocupan la mayor área de la sección, la vascularización es más profusa, formada por canales circunferenciales y longitudinales y algunos radiales (Fig. 27B, C, E, F). En las últimas capas de la corteza, la vascularización vuelve a tornarse escasa (Fig. 12B, C, E, F). Mientras que el ordenamiento de los canales vasculares forma un patrón laminar en el fémur (Fig. 27B, C), no existe ninguna orientación particular de los canales en el húmero (Fig. 27E, F). Adicionalmente, en una delgada capa depositada sobre la porción más exterior de la corteza del

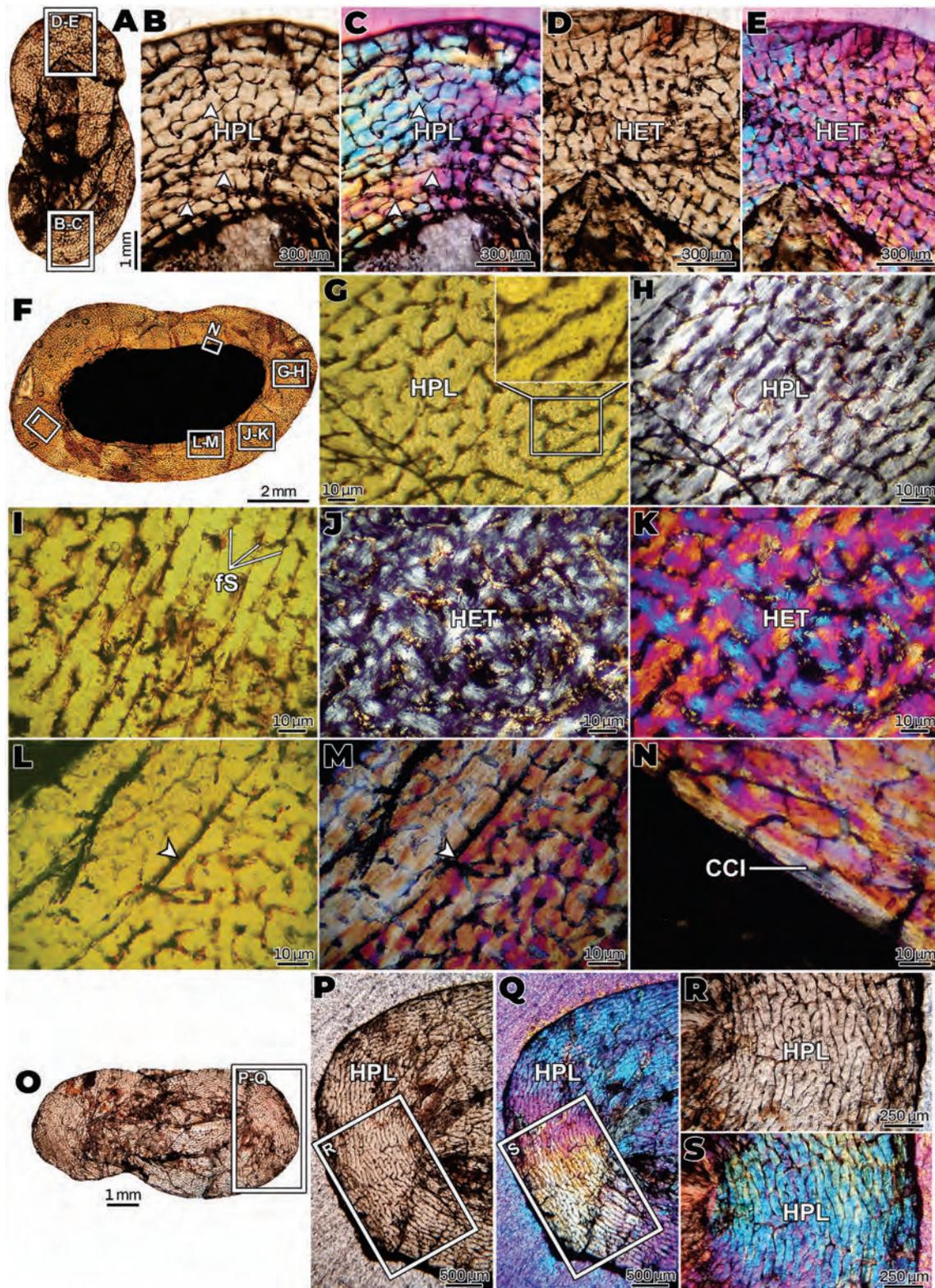


Figura 25. Microestructura del húmero (A–E), fémur (F–N) y tibia (O–S) de *Chanaresuchus bonapartei* PVL 4575. Los cuadros internos indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa del fémur. **B, C:** detalle de la corteza en la porción anterior. La misma está formada por una matriz pseudolamelar altamente vascularizada. **D, E:** acercamiento de la corteza en la porción posterior, formada por hueso entretejido y fuertemente vascularizada. **F:** sección transversal completa del fémur. **G, H:** detalle de la región posterior mostrando abundantes espacios vasculares organizados en un patrón reticular. Nótese la marcada birrefringencia bajo LPNC de la matriz pseudolamelar. El cuadro insertado en G muestra la forma y distribución de las lagunas de osteocitos. **I:** detalle de la corteza con paquetes aislados de fibras de Sharpey. **J, K:** acercamiento de otra porción lateral de la corteza. La misma está formada por hueso entretejido. **L, M:** vista de la corteza perimedular, marcando la presencia de una LCD (punta de flecha). **N:** detalle de la CCI. **O:** sección transversal completa de la tibia. **P, Q:** corteza de tejido compacto formada por hueso pseudolamelar. **R–S:** Detalle de la corteza altamente vascularizada en un patrón laminar y formada por una matriz pseudolamelar fuertemente birrefringente. A, B, D, F, G, I, L, O, P y R: LPP. H y J: LPNC. C, E, K, M, N, Q y S: LPFL. **Abreviaturas:** CCI, capa circunferencial interna; fs, fibras de Sharpey; HET, hueso entretejido; HPL, hueso pseudolamelar.

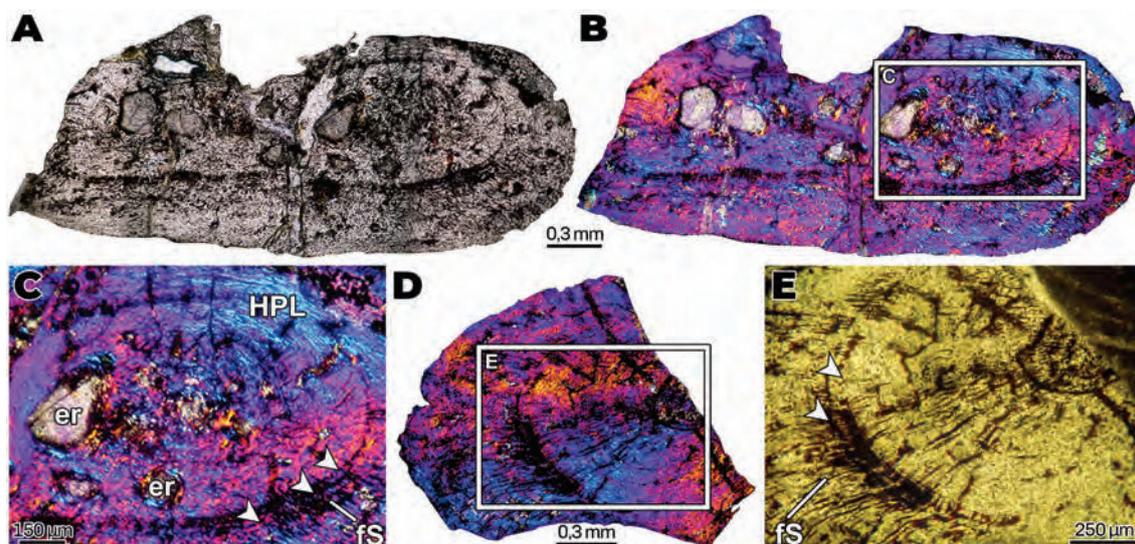


Figura 26. Histología de los osteodermos de *Chanaresuchus bonapartei* PVL 4575. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A, B:** sección transversal completa del osteodermo identificado como "A". **C:** detalle del osteodermo formado por hueso pseudolamelar en la corteza externa y algunos espacios de reabsorción hacia la región interna. Nótese en B y C la distribución concéntrica de las fibras del hueso pseudolamelar y la presencia de algunas LCD. **D:** sección transversal completa del osteodermo identificado como "B". **E:** vista detallada del área central relativa, atravesada por algunas LCD. Se observan claramente las fibras de Sharpey. Las puntas de flecha indican LCD. A y E: LPP. B–D: LPFL. **Abreviaturas:** er, espacio de reabsorción; fs, fibras de Sharpey; HPL, hueso pseudolamelar.

fémur, se observa un moderado aumento en la vascularización, ya que se registra una abundancia relativa de canales circunferenciales (Fig. 27B, C, E, F).

En el húmero se registran tres LCD, las dos primeras en la región perimedular y la última en la corteza subperiosteal (Fig. 27B, C). En el fémur son visibles hasta seis marcas de crecimiento (LCD y annuli), ubicándose la primera en la región perimedular mientras el resto se hallan en la región subperiosteal (Fig. 27E, F).

Por su parte, la costilla también se encuentra deformada (Fig. 27G). Se ve afectada sobre dos puntos adyacentes en la corteza (Fig. 27G), a diferencia de lo observado en el fémur y en el húmero, que se encuentran deformados en posiciones topográficamente opuestas, como son las partes laterales y mediales. Del mismo modo, la matriz ósea está pobremente preservada y solo es observable en algunas áreas particulares. La sección está caracterizada por poseer dos regiones bien diferenciadas, una cavidad medular de hueso esponjoso y una corteza gruesa de tejido compacto (Fig. 27G). No obstante, la primera se encuentra severamente afectada por procesos fosildiagnéticos, y la mayor parte del hueso esponjoso ha sido erosionado, excepto por unos restos de trabéculas aisladas (Fig. 27H). En la región perimedular se observa hueso entretejido de origen primario con canales simples acompañado de algunas osteonas secundarias aisladas (Fig. 27I). Las lagunas de osteocitos del hueso entretejido son redondeadas y sin una ordenación precisa (Fig. 27I). Hacia la porción media y externa de la corteza se observa hueso lamelar de origen primario, levemente vascularizado con algunos canales simples (Fig. 27I). Sobre esta última capa, se registra un máximo de ocho LCD fuertemente agrupadas (Fig. 27I).

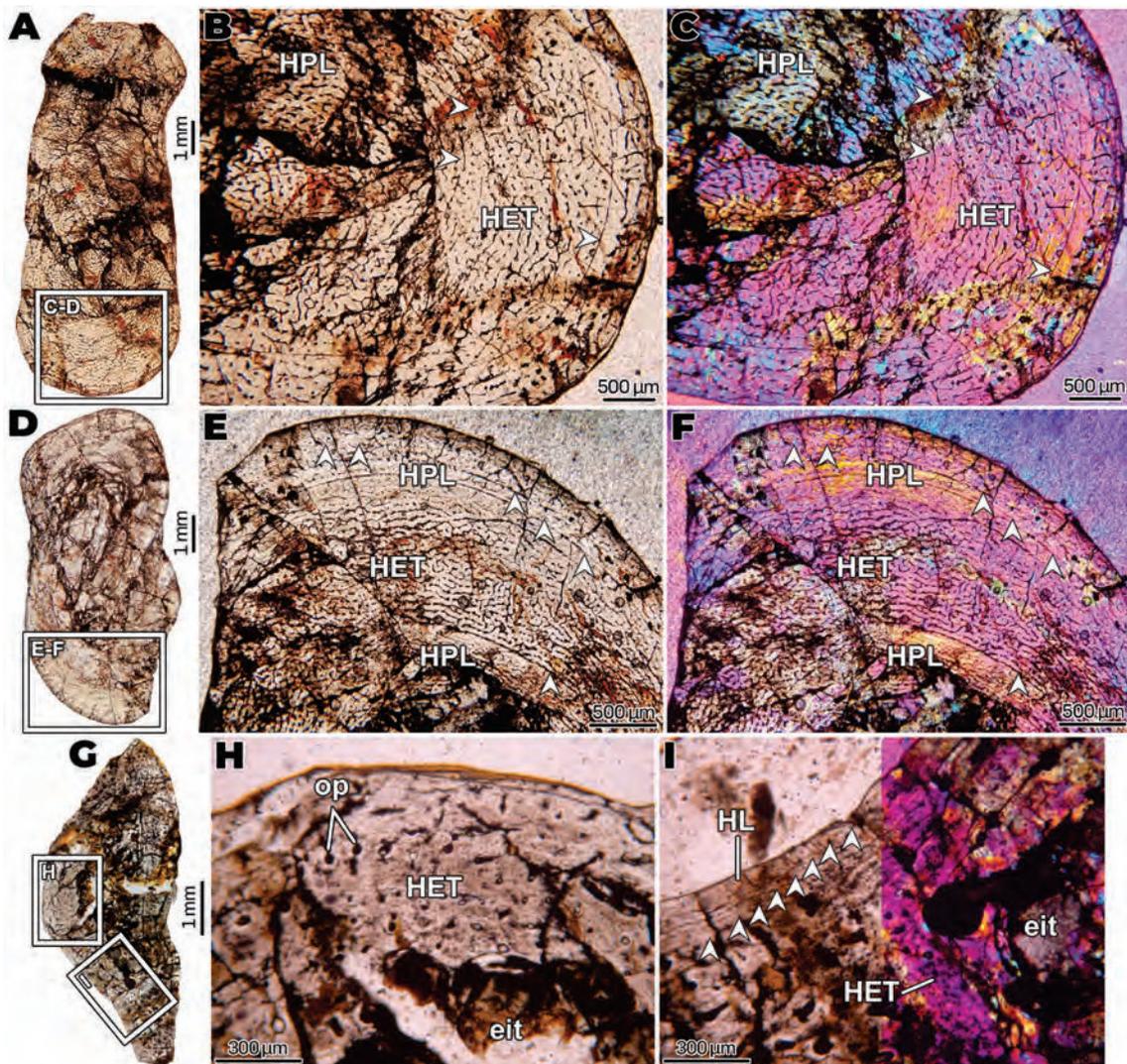


Figura 27. Microestructura del húmero (A–C), fémur (D–F) y costilla dorsal (G–I) de *Chanaresuchus bonapartei* PVL 6244. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa de húmero, severamente deformada. **B, C:** detalle de la corteza en la región posterior, formada por hueso pseudolamelar. Nótese como varía la vascularización entre las distintas LCD y annuli (puntas de flecha) que atraviesan la corteza. **D:** sección transversal completa del fémur, profundamente deformada. **E, F:** detalle de la corteza en la porción posterior, formada por capas alternas de hueso pseudolamelar y entretejido separadas por LCD. **G:** sección transversal completa de la costilla. **H:** detalle de la corteza externa, sobre la porción superior de la costilla. Se observan osteonas, mayormente primarias y una matriz de hueso entretejido. **I:** detalle de la corteza lateral, cerca de la porción central de la costilla, la cual está conformada por hueso lamelar. Se aprecian múltiples LCD. A, B, D, E, G y H: LPP. C y F: LPNC. I: mixta, LPP + LPFL. **Abreviaturas:** eit, espacio intertrabecular; HET, hueso entretejido; HL, hueso lamelar; HPL: hueso pseudolamelar; op, osteonas primarias.

Rhadinosuchinae indet. CRILAR-Pv 488

La muestra incluye secciones transversales de un fragmento distal del **fémur**, las cuales se extrajeron de la diáfisis del elemento, en una posición levemente distal (Fig. 18R). La región medular ha sido completamente obliterada por fragmentos rotos de la corteza como producto de fuerzas de deformación plástica y frágil (Fig. 28A). El tejido cortical está formado por hueso zonal de carácter mayormente primario (Fig. 28B). El mismo exhibe cuatro annuli formados por hueso pseudolamelar/lamelar (capas delgadas moderada a altamente birrefringentes de tejido óseo) y tres zonas de hueso pseudolamelar (capas gruesas no birrefringentes o pobremente birrefringentes de tejido óseo) (Fig. 28B). Se aprecia además una cuarta zona, en este caso de

hueso entretejido, en la porción más externa de la corteza (Fig. 28B). El grado de birrefringencia de las zonas tiende a disminuir desde la región perimedular hacia la subperiosteal. Los canales vasculares son abundantes y están ordenados en un patrón reticular (Fig. 28B). Algunos canales radiales se abren a la superficie. La región perimedular exhibe una CCI (Fig. 28B).

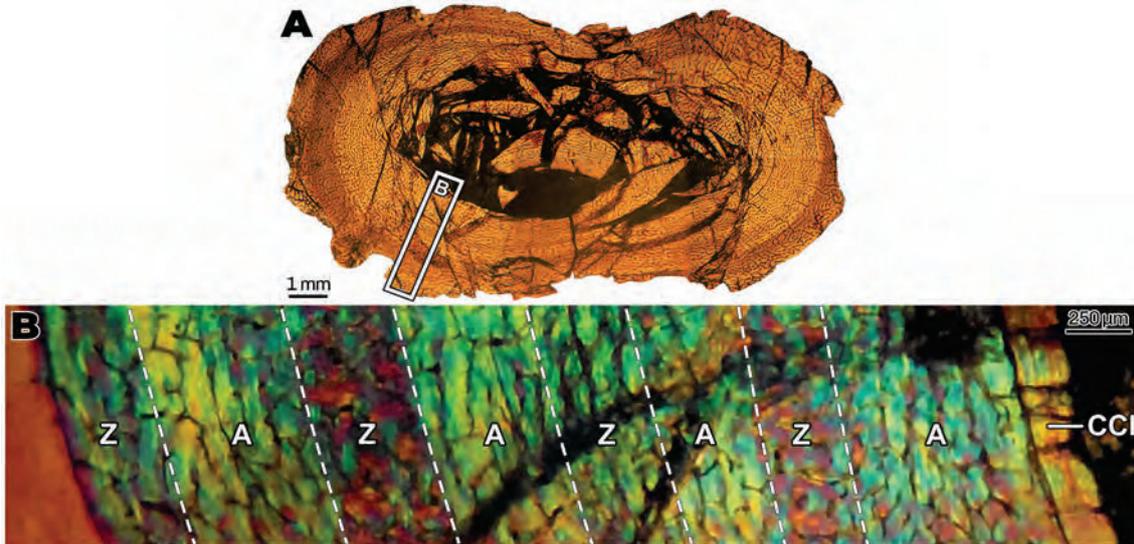


Figura 28. Microestructura del fémur de *Rhadinosuchia* indet. CRILAR-Pv 488. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas. **A:** sección transversal completa del elemento. **B:** detalle de la secuencia completa desde la corteza interna (lado derecho de la figura) hacia la corteza externa (lado izquierdo de la figura); nótese las diferencias en las capas, mostrando marcas de crecimiento (annuli y zonas) y la presencia de una delgada CCI. Los espacios vasculares son abundantes y están dispuestos en un patrón reticular. A: LPP. B: LPFL. **Abreviaturas:** A, annulus; CCI, capa circunferencial interna; Z, zona.

Eucrocopoda: Archosauria

Archosauria: Pseudosuchia

Pseudosuchia: Erpetosuchidae

Tarjadia ruthae CRILAR-Pv 339

La muestra consiste en una sección transversal extraída de un fragmento de la metáfisis distal del **fémur** (Fig. 29A). El elemento se encuentra pobremente preservado, se halla fragmentado en algunas partes y ha sufrido una severa deformación, adquiriendo una forma subtriangular (Fig. 30A). Asimismo, la matriz ósea se encuentra profundamente alterada, dificultando en gran manera su caracterización (Fig. 30B). La sección no presenta una cavidad medular y está formada casi enteramente por hueso esponjoso, compuesto mayormente por trabéculas delgadas y cortas (Fig. 30A). Adicionalmente, también se reconoce una capa de tejido compacto, cuya separación del hueso esponjoso no es gradual, sino más bien abrupta (Fig. 30B). Esta capa de tejido compacto está conformada por hueso lamelar distribuido homogéneamente

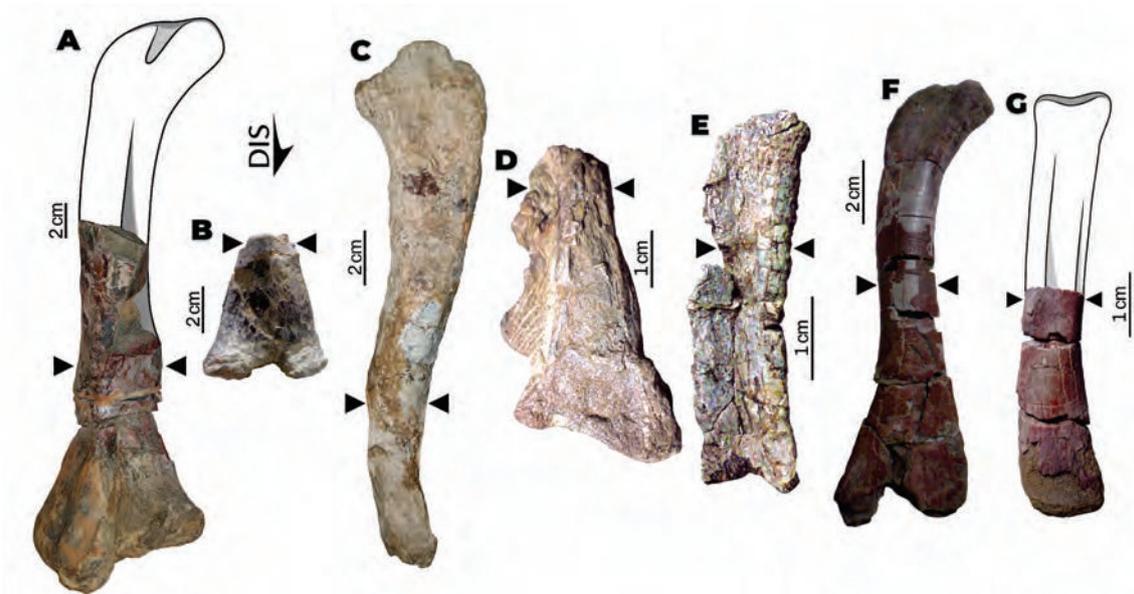


Figura 29. Elementos óseos seccionados de erpetosúquidos en vista completa. Las puntas de flecha enfrentadas señalan la localización del plano de sección. Algunas piezas fragmentarias fueron reconstruidas, cuando fue posible, con base en elementos completos de otros ejemplares correspondientes a la misma especie. **A:** ~mitad distal del fémur de *Tarjadia ruthae* CRILAR-Pv 339. **B:** extremo distal del fémur de *Tarjadia ruthae* CRILAR-Pv 477. **C–E:** fémur (C), fragmento distal de tibia (D) y costilla dorsal (E) de *Tarjadia ruthae* CRILAR-Pv 478. **F, G:** fémur (F) y ~mitad distal de fibula (G) de *Tarjadia ruthae* CRILAR-Pv 665. **Abreviaturas:** DIS, distal.

por la corteza y es prácticamente avascular, presentando solo algunos canales longitudinales aislados (Fig. 30C). Finalmente, se registran hasta 10 LCD en la corteza (Fig. 30C).

Tarjadia ruthae CRILAR-Pv 477

Se analizó la sección transversal extraída de un fragmento de la metáfisis distal del **fémur** (Fig. 29B). El elemento está pobremente preservado, presenta múltiples grietas y fracturas, además de haber sufrido una moderada deformación en los lados lateral y medial (compresión hacia el interior de la cavidad medular) (Fig. 30D). Debido a estas condiciones tafonómicas, la matriz ósea solo es observable en algunas áreas de la sección. La cavidad medular está formada por hueso esponjoso, conformada por amplios espacios intertrabeculares separados por trabéculas largas y estrechas (Fig. 30D). La región perimedular está formada por un tejido fuertemente esponjoso cuyos espacios intertrabeculares se vuelven gradualmente más reducidos hacia la parte más compacta de la corteza (i.e., hacia la porción externa de la metáfisis) (Fig. 30E). Esta última está formada por hueso pseudolamelar, además de algunos espacios de reabsorción rodeados por hueso lamelar (Fig. 30F–G). La vascularización es abundante, se registran canales circunferenciales y algunos longitudinales, organizados en un patrón laminar uniforme en toda la extensión de la corteza (Fig. 30F–G). Adicionalmente, se observa una CCI circundando la cavidad medular (Fig. 2F–G).

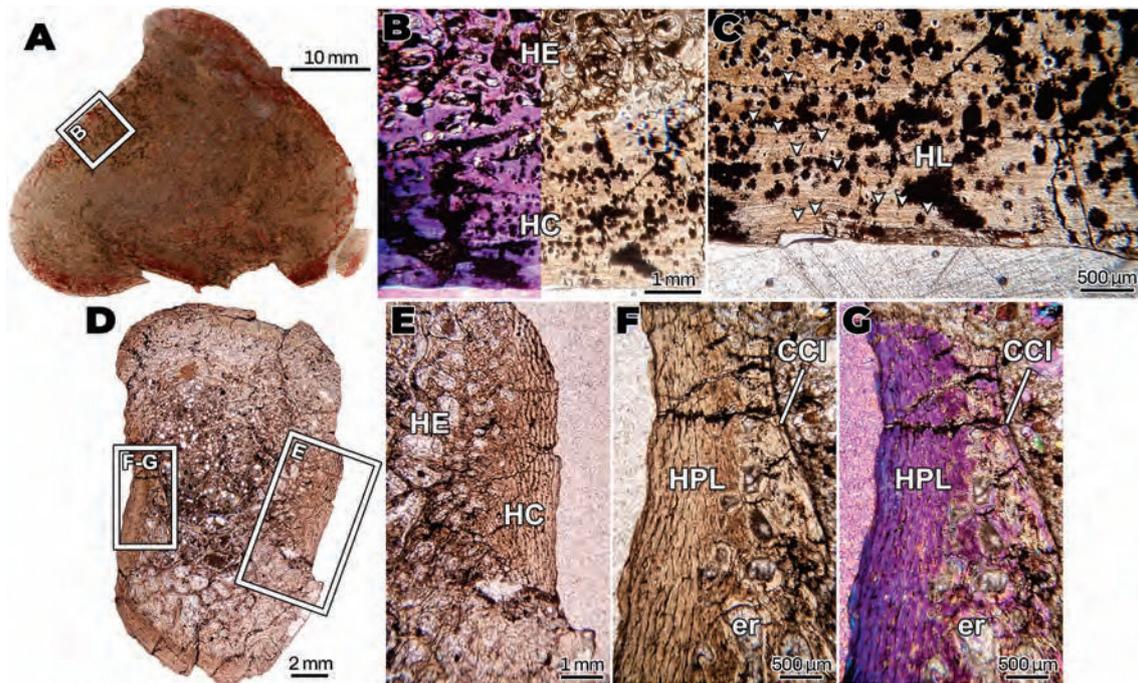


Figura 30. Microestructura del fragmento distal del fémur de *Tarjadia ruthae* CRILAR-Pv 339 (A–C) y del fragmento distal del fémur de *T. ruthae* CRILAR-Pv 477 (D–G). Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa del fémur de *T. ruthae* CRILAR-Pv 339. Nótese como la mayor parte de la sección está constituida por hueso esponjoso. **B:** detalle de la transición entre el hueso esponjoso y el tejido compacto. **C:** detalle de la corteza de tejido compacto, formada por hueso lamelar avascular. El tejido primario está interrumpido por varias LCD (puntas de flecha). **D:** sección transversal completa de fémur de *T. ruthae* CRILAR-Pv 477. **E:** porción lateral de la corteza, compuesta por hueso esponjoso y una capa de tejido compacto. **F, G:** detalle de la corteza de la región medial, exhibiendo una corteza formada por hueso pseudolamelar y vascularizada con canales circunferenciales y longitudinales en un patrón laminar. También se registra una CCI. A, C–F: LPP. G: LPFL. B: mixta, LPP + LPFL. **Abreviaturas:** CCI, capa circunferencial interna; er, espacio de reabsorción; HC, hueso compacto; HE, hueso esponjoso; HL, hueso lamelar; HPL, hueso pseudolamelar.

Tarjadia ruthae CRILAR-Pv 478

Las muestras fueron extraídas de la diáfisis del **fémur**, de un fragmento distal de **tibia** y de una **costilla dorsal** (Fig. 29C–E). El fémur y la tibia poseen un moderado estado de preservación (Fig. 31A, E), mientras que la costilla está pobremente conservada (Fig. 31G). Los dos primeros parecen haber sufrido una ligera deformación y han perdido parte del tejido cortical por procesos erosivos o durante la preparación, no obstante, es posible estimar su forma original (Fig. 31A, E). Así, la matriz ósea es mayormente visible en ambos elementos. En tanto, la costilla, a pesar de conservar su forma original (la cual se asemeja a una “coma”), el tejido se encuentra fuertemente erosionado y alterado, dificultando la descripción de la matriz ósea (Fig. 31G).

En ambos huesos apendiculares, la cavidad medular carece de hueso esponjoso y ocupa una pequeña proporción del área de la sección (Fig. 31A, E). La región perimedular exhibe hueso fuertemente esponjoso, el cual se transforma en hueso compacto hacia la porción media de la corteza (Fig. 31B, C, F). La capa de tejido compacto presenta diferencias en los dos elementos. Mientras que en el fémur la matriz principal está compuesta casi enteramente por hueso pseudolamelar (Fig. 31B, C), la misma es mayormente entretejida en la tibia. Este último elemento exhibe asimismo tejido lamelar en la corteza subperiosteal, en donde se distinguen

algunas LCD (Fig. 31F). Adicionalmente, en la tibia se registra una capa de hueso entretrejido de espesor irregular que circunda toda la corteza y que está separada del resto de la corteza por las LCD antes mencionadas (Fig. 31F). Dicha capa de hueso entretrejido se encuentra altamente vascularizada con abundantes y amplios canales radiales (Fig. 31F).

Aunque el fémur y la tibia presentan una vascularización moderada y una distribución similar de canales vasculares (disminuyen su número y tamaño hacia la corteza subperiosteal), se observan algunas diferencias puntuales entre ambos elementos (Fig. 31B, C). En el fémur se reconocen canales longitudinales y circunferenciales (Fig. 31B, C), mientras que en la tibia se describen mayormente canales longitudinales que no se organizan en un patrón particular (Fig. 31F). En los dos huesos apendiculares se registran varias marcas de crecimiento incluyendo LCD y annuli, contándose hasta nueve en el fémur (Fig. 31B, C) y hasta 16 en la tibia (Fig. 31F). Asimismo, la mayor parte de las marcas decrecimiento están localizadas en la corteza subperiosteal. Por otra parte, en ambos elementos se observa una CCI en la región perimedular (Fig. 31B, C, F), aunque en el fémur el espesor de la CCI es mayor en comparación a la tibia (Fig. 31B, C, F). Finalmente, únicamente en el fémur se identifican algunos paquetes cortos y densos de fibras de Sharpey ubicadas en la región posterior (Fig. 31D).

La costilla dorsal posee una cavidad medular formada por hueso esponjoso que transiciona directamente a una capa de tejido compacto (Fig. 31H–L). El tejido compacto ocupa aproximadamente la mitad del radio total de la sección y está compuesto por hueso lamelar casi avascular uniformemente distribuido por toda la extensión de la corteza (Fig. 31H, I). Se observan algunas osteonas secundarias y canales longitudinales aislados. Por otra parte, el tejido compacto se encuentra atravesado por un gran número de LCD (Fig. 31H, I). Debido a su cantidad y al pobre estado de preservación, resulta difícil estimar su cantidad absoluta, pero se tratarían de al menos unas 22 LCD.

Tarjadia ruthae CRILAR-Pv 665

La muestra consiste en secciones transversales extraídas de la diáfisis del **fémur** y de la mitad distal de la **fibula** aproximadamente (Fig. 29F, G). Ambos elementos tienen una moderada preservación (Fig. 31J, M). El fémur carece de parte del tejido cortical, pero conserva su forma original. Sus características microestructurales también están bien preservadas (Fig. 31J). En tanto, la fibula parece haber sufrido una ligera deformación en su parte posterior, por lo que ha perdido levemente su forma original (Fig. 31M). No obstante, las características microscópicas de la matriz en la fibula son solo distinguibles en ciertas áreas. En ambos elementos, el tejido cortical ocupa cerca de dos tercios del radio total de la sección y la cavidad medular es libre (Fig.

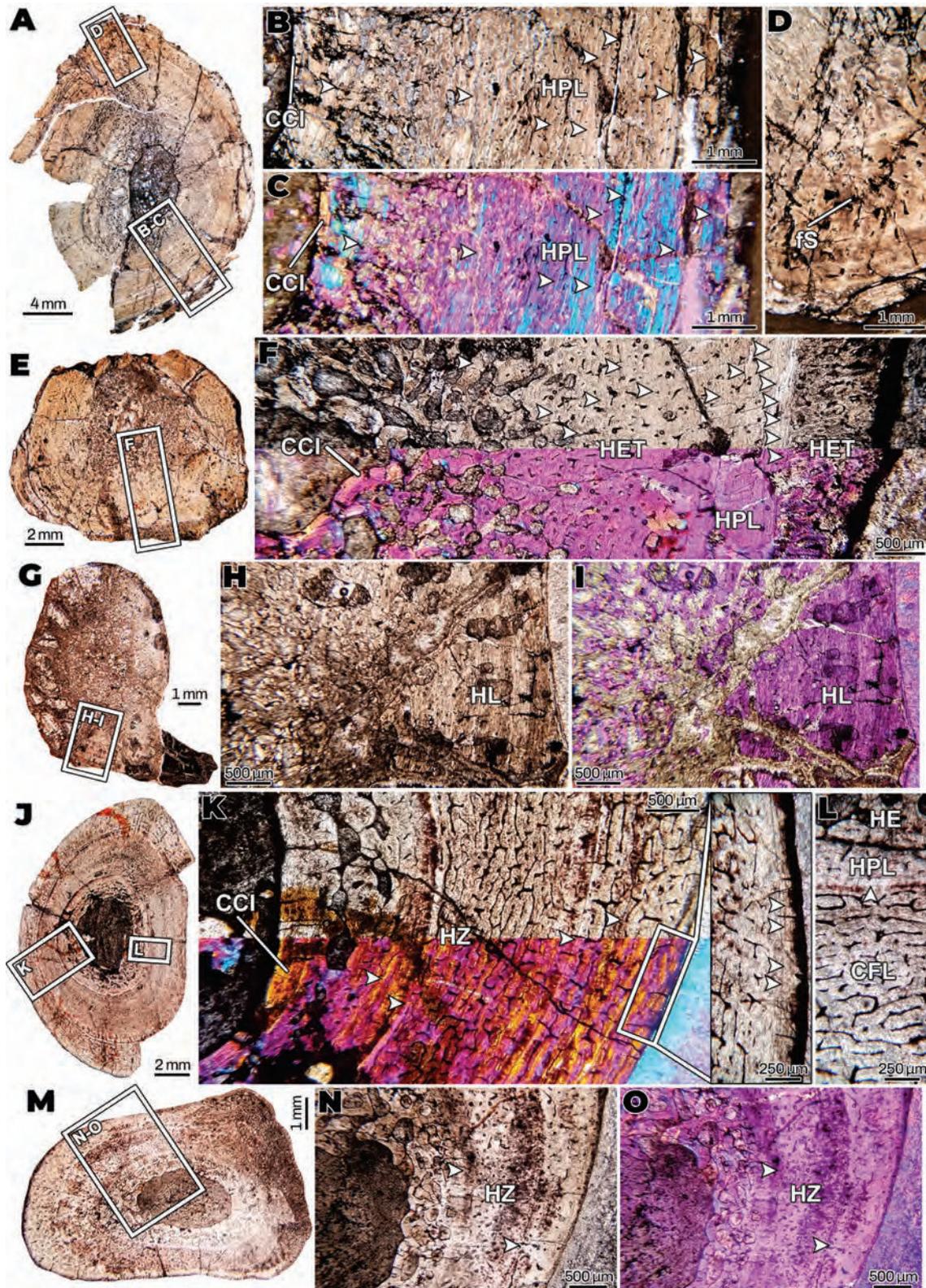


Figura 31. Microestructura de fémur (A–D), tibia (E–F) y costilla dorsal (G–I) de *Tarjadia ruthae* CRILAR-Pv 478 y de fémur (J–L) y fíbula (M–O) de *T. ruthae* CRILAR-Pv 665. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa del fémur de *T. ruthae* CRILAR-Pv 478. **B, C:** detalle de la corteza en su parte anterior, formada en su región perimedular por hueso esponjoso, mientras el resto está compuesto por tejido compacto de carácter pseudolamelar moderadamente vascularizado. También se registran una CCI y varias LCD. **D:** porción medial de la corteza, en la que se observan algunos paquetes aislados de fibras de Sharpey. **E:** sección transversal completa de la tibia de *T. ruthae* CRILAR-Pv 478. **F:** vista general de la corteza, conformada por hueso esponjoso en la porción perimedular, compacto de tipo entretejido en la región medial y una corteza externa formada por una capa de hueso pseudolamelar avascular seguida por una matriz entretejida. Se identifican varias LCD y anuli, la mayoría en la región subperiosteal. **G:** sección transversal completa de la costilla dorsal de *T. ruthae* CRILAR-Pv 478. Nótese como la cavidad medular está formada por hueso esponjoso. **H, I:** detalle de la corteza formada por hueso lamelar el cual exhibe numerosas LCD. **J:** sección transversal del fémur de *T. ruthae* CRILAR-Pv 665. **K:** vista de la corteza en su parte lateral, formada por hueso zonal (es decir, zonas de hueso fibrolamelar y anuli/LCD de

Continuación descripción de Figura 31...

hueso pseudolamelar y lamelar). También se observa una CCI. Adicionalmente, en el recuadro se muestran algunas LCD depositadas en la región más externa de la corteza. L: detalle de la corteza en su porción medial, mostrando una zona de tejido fibrolamelar fuertemente vascularizada y un estrecho annulus de tejido pseudolamelar y avascular. M: sección transversal completa de la fíbula de *T. ruthae* CRILAR-Pv 665. N, O: detalle de la corteza, compuesta por hueso zonal. Las puntas de flecha indican LCD y annuli. A, B, D, E, G-H, J, L-N: LPP. C, I y O: LPFL. F y K: mixta, LPP + LPFL. **Abreviaturas:** CFL, complejo fibrolamelar; CCI, capa circunferencial interna; fS, fibras de Sharpey; HE, hueso esponjoso; HET, hueso entretejido; HPL, hueso pseudolamelar; HZ, hueso zonal.

31J, M). Al mismo tiempo, ésta última se encuentra rodeada por una capa relativamente delgada de hueso esponjoso (Fig. 31K, N, O). El resto de la corteza está formado por tejido compacto. Este consiste de hueso zonal, compuesto por annuli de hueso pseudolamelar y lamelar acompañados por LCD y amplias zonas de hueso fibrolamelar (Fig. 31K, L, N, O). Puesto que el espesor de las zonas es superior al de los annuli, la matriz ósea predominante es de tipo fibrolamelar. En total, se registran 10 y dos annuli/LCD en la corteza del fémur (Fig. 31K) y la fíbula respectivamente (Fig. 31N, O).

La vascularización muestra una variación en ambos elementos. El fémur está fuertemente vascularizado y presenta canales circunferenciales y longitudinales en un patrón laminar relativamente constante (Fig. 31K). Por otra parte, en la fíbula se registra una vascularización moderada comprendida mayormente por canales longitudinales, los cuales se ven acompañados de canales radiales cortos en la corteza subperiosteal (Fig. 31N, O). Por último, exclusivamente en el fémur, se registra una CCI en la región que rodea la cavidad medular (Fig. 31K). No se registran la CCE en ninguno de los dos elementos.

Pseudosuchia: Ornithosuchidae

Riojasuchus tenuisiceps PVL 3814

La muestra incluye dos **osteodermos**, uno cervical y otro dorsal (Fig. 32A). Los elementos seccionados son considerablemente más anchos que altos (aprox. 1/9) y tienen una estructura trilaminar, en la que dos cortezas distintas (externa y basal) de hueso compacto se pueden diferenciar de un núcleo interno de hueso esponjoso (Fig. 33A, B). La superficie basal es lisa y fuertemente cóncava (Fig. 33A, B). La corteza externa se ha erosionado en varias áreas. Sin embargo, una ornamentación suave en la superficie externa de ambos osteodermos, que consiste en crestas bajas (superficie convexa) y surcos cortos y profundos (superficie cóncava), todavía se conserva en algunas áreas de las muestras (Fig. 33A, B).

La corteza basal es relativamente delgada y está formada principalmente por tejido óseo secundario (Fig. 33C, E). Este tejido es casi avascular, mostrando pocos canales longitudinales. También se encuentran presentes algunos canales simples aislados y algunas osteonas primarias

orientadas circunferencialmente (Fig. 33C, E). Las porciones conservadas de la matriz ósea primaria se componen de hueso pseudolamelar. Se cuentan tres LCD en la corteza basal (Fig. 33E).

El hueso esponjoso ocupa la mayor parte de los osteodermos en sección (Fig. 33A, B). El mismo está compuesto por trabéculas largas y delgadas formadas por hueso lamelar de origen secundario, carácter que se interpreta por la presencia de líneas cementantes (Fig. 33F–H). Los espacios intertrabeculares son más amplios en el osteodermo cervical.

Mientras que el grosor de la corteza externa y basal es aproximadamente el mismo en el osteodermo dorsal, la corteza externa es entre dos y tres veces más gruesa que la basal en el osteodermo cervical (Fig. 33A–D). En general, la composición principal de la corteza

externa es de tejido óseo remodelado (Fig. 33I, J). Los restos conservados de hueso primario se componen de tejido pseudolamelar (Fig. 33I, J). La corteza externa del osteodermo dorsal está escasamente vascularizada, exhibiendo canales longitudinales y circunferenciales. Por el contrario, la corteza externa del osteodermo cervical exhibe una mayor densidad de canales vasculares, los cuales se orientan paralelos al plano de sección (Fig. 33K). No hay evidencia de fibras de Sharpey en los osteodermos.

Riojasuchus tenuisiceps PVL 3826

Se examinó una sección transversal de la diáfisis del **húmero** (Fig. 32B). El elemento encuentra pobremente preservado. Se observa que varias porciones de la corteza fueron erosionadas y que el tejido conservado está cubierto por impurezas minerales, lo que dificulta la observación de la matriz ósea (Fig. 34A). A pesar de haber perdido parte de la corteza, estos fragmentos erosionados han mantenido la forma original de la diáfisis, por lo que puede reconocerse que el tejido cortical ocupa cerca de la mitad del radio total de la sección. Adicionalmente, se reconoce que la cavidad medular es libre (Fig. 34A). La matriz ósea está



Figura 32. Elementos óseos seccionados de ornitósúquidos en vista completa. Las puntas de flecha enfrentadas señalan la localización del plano de sección. Algunas piezas fragmentarias fueron reconstruidas con base en elementos completos de la misma especie. **A:** osteodermos dorsal (superior) cervical (inferior) de *Riojasuchus tenuisiceps* PVL 3814. **B:** húmero de *Riojasuchus tenuisiceps* PVL 3826. **C, D:** fragmento de la diáfisis del húmero (C) y tibia (D) de *Riojasuchus tenuisiceps* PVL 3827. **E, F:** fémur (E) y fragmento proximal de la tibia (F) *Riojasuchus tenuisiceps* PVL 3828. **Abreviaturas:** DIS, distal.

formada por hueso pseudolamelar, cuyas fibras se evidencian fuertemente ordenadas en algunas áreas (Fig. 34B). La vascularización en la región perimedular es escasa, conformada por canales longitudinales y circunferenciales, mientras que hacia la corteza subperiosteal, ésta se hace más abundante, con una mayor densidad de canales longitudinales y circunferenciales, llegando a un patrón laminar en algunas áreas (Fig. 34B, C). Se observa una CCI en la porción perimedular del hueso cortical (Fig. 34B). Se identifican hasta siete LCD, la mayor parte localizadas en la región perimedular (Fig. 34C).

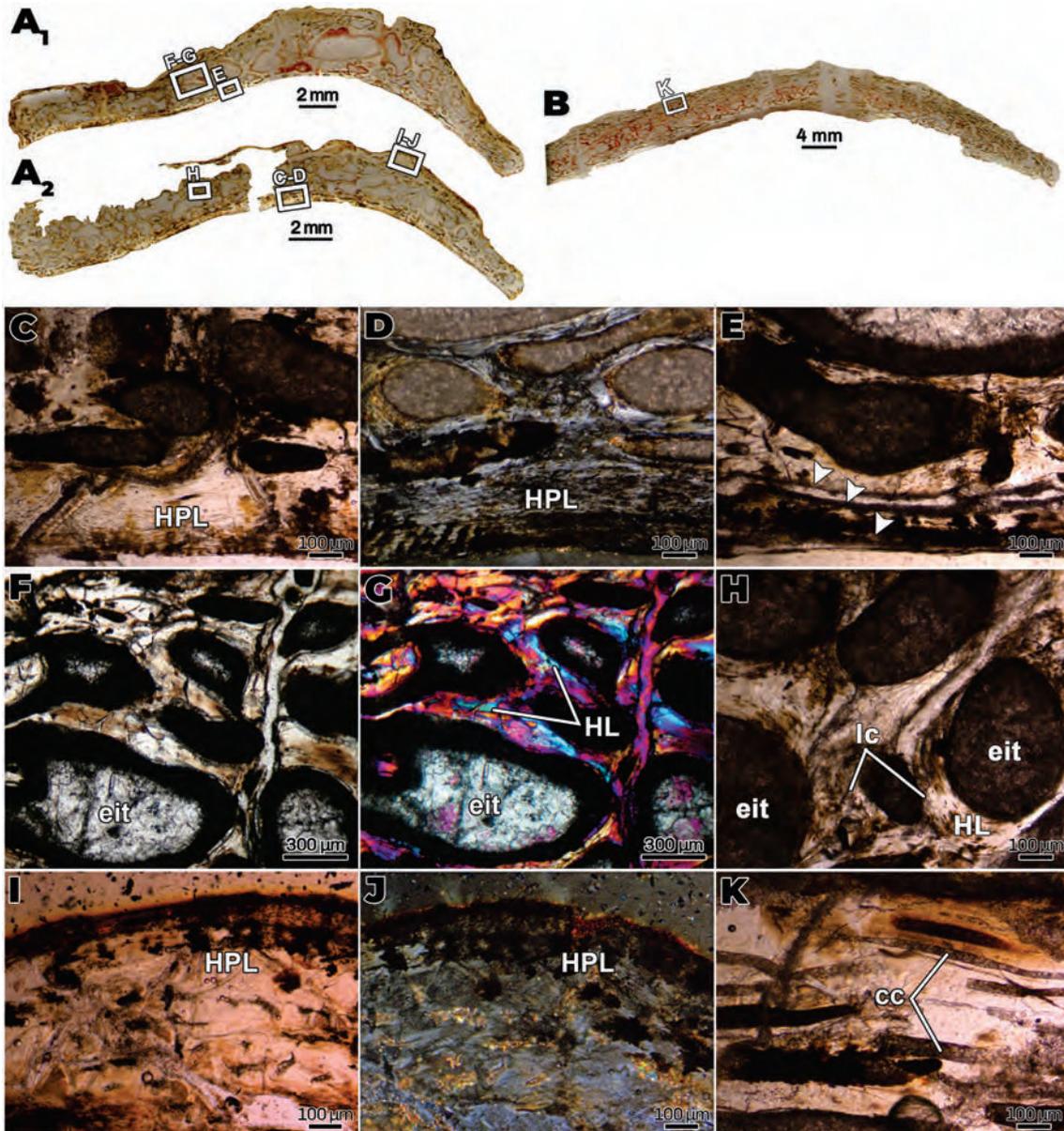


Figura 33. Microestructura de osteodermos de *Riojasuchus tenuisiceps* PVL 3814. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A₁–A₂**: secciones transversales completas del osteodermo cervical. **B**: sección transversal completa del osteodermo dorsal. **C, D**: detalle de la corteza basal del osteodermo cervical, mostrando su naturaleza pseudolamelar y pobre vascularización. **E**: detalle de algunas LCD en la corteza basal del osteodermo cervical (puntas de flecha). **F–H**: detalle de la región interna, exhibiendo abundantes espacios intertrabeculares rodeados por hueso lamelar de origen secundario. **I, J**: detalle de la corteza externa en el osteodermo dorsal, caracterizada por su composición pseudolamelar y pobre vascularización. **K**: vista de la corteza externa en el osteodermo cervical. La misma está vascularizada con canales circunferenciales. A–C, E, F, H, I y K: LPP. D y J: LPNC. G: LPFL. **Abreviaturas:** cc, canal circunferencial; eit, espacio intertrabecular; HL, hueso lamelar; HPL, hueso pseudolamelar; lc, línea cementante.

Riojasuchus tenuisiceps PVL 3827

Se examinaron secciones transversales de la diáfisis fragmentaria del **húmero** y de la diáfisis y epífisis distal de la **tibia** (Fig. 32C, D). En sección transversal, el húmero posee una forma ligeramente elipsoidal, excepto por la porción lateral, cuyo margen es cóncavo (Fig. 34D). Debido a procesos fosildiagenéticos, la sección se encuentra pobremente preservada (partes del tejido fueron removidas y la matriz ósea está ausente o es apenas visible) (Fig. 34D). La corteza es gruesa, aproximadamente tres cuartos del radio total de la sección y la cavidad medular es libre (Fig. 34D). La matriz del tejido compacto consiste en hueso primario de tipo pseudolamelar, tornándose lamelar en algunas porciones cercanas a la corteza externa (Fig. 34E). La misma se encuentra escasamente vascularizada, exhibiendo canales longitudinales y radiales, alcanzando en algunas áreas un ligero patrón laminar (Fig. 34E). Una CCI se encuentra presente en la porción perimedular. Se registran dos annuli en la porción media de la corteza (Fig. 34E). No se observa una CCE.

Por su parte, las secciones de la tibia tienen forma más o menos elipsoidal (Fig. 34F, J). Presentan, en términos generales, una pobre preservación a nivel histológico la cual es evidente porque algunas porciones de la corteza y la cavidad medular fueron erosionadas por causas fosildiagenéticas (Fig. 34F, J). Las secciones consisten de una corteza de hueso compacto de espesor variable, que rodea una cavidad medular libre (Fig. 34F, J). El espesor de la corteza no es uniforme, variando entre la mitad y tres cuartos del total del radio total de la sección (Fig. 34F, J). La corteza está formada en toda su extensión por hueso pseudolamelar de origen primario. No obstante, la vascularización es un parámetro variable, siendo avascular en su porción más interna (Fig. 34G–I, K), mientras que, hacia la porción media de la corteza, ésta se halla moderadamente vascularizada por canales circunferenciales y longitudinales (Fig. 34G–I, K). Finalmente, en su parte más externa los canales se hacen mayormente longitudinales y radiales (Fig. 34G–I, K). No se registra una CCE. Se observa un máximo de cuatro LCD y annuli espaciadas a una distancia más bien constante, localizadas en la porción media y hacia la parte más externa de la corteza (Fig. 34K). En la región perimedular se observa una CCI, cuya presencia es más notoria bajo luz polarizada con nicoles cruzados (Fig. 34H).

Riojasuchus tenuisiceps PVL 3828

La muestra incluye secciones transversales de la diáfisis del **fémur** y un fragmento proximal de la **tibia** (Fig. 32E, F). El fémur posee un grado de preservación extremadamente pobre, ya que la mayor parte del tejido de la corteza fue erosionado, ya sea por cuestiones fosildiagenéticas o durante la preparación mecánica del material (Fig. 35A). Así, la preservación

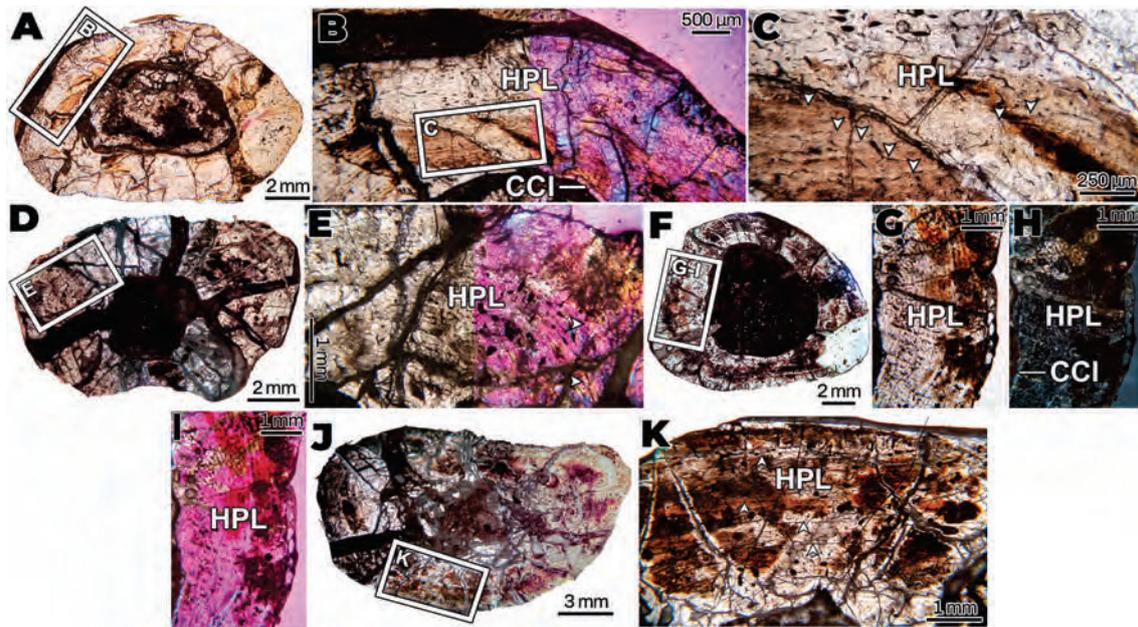


Figura 34. Microestructura ósea del húmero de *Riojasuchus tenuisiceps* PVL 3826 (A–C) y del húmero (D–G) y de la tibia (F–K) de *R. tenuisiceps* PVL 3827. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa del húmero de *R. tenuisiceps* PVL 3826. **B:** vista de la corteza mostrando su composición de hueso pseudolamelar y vascularización creciente desde la región interna hacia la porción subperiosteal. También se reconoce una CCI. **C:** detalle de la corteza interna exhibiendo algunas LCD. **D:** sección transversal completa del húmero de *R. tenuisiceps* PVL 3827. **E:** detalle de la corteza formada por hueso pseudolamelar y algunos canales organizados en un patrón laminar. **F:** sección transversal completa de la tibia de la región de la diáfisis de *R. tenuisiceps* PVL 3827. **G–I:** vista de la corteza moderadamente vascularizada embebida en una matriz pseudolamelar. También se observa una CCI. **J:** sección transversal completa de la tibia de la región de la metáfisis distal de *R. tenuisiceps* PVL 3827. **K:** detalle de la corteza, exhibiendo su naturaleza pseudolamelar e interrumpida por algunas LCD. Las puntas de flecha indican annuli y LCD. A, C, D, F, G, J y K: LPP. H: LPNC. I: LPFL. B y E: mixta, LPP + LPFL. **Abreviaturas:** CCI, capa circunferencial interna; HPL, hueso pseudolamelar.

de la matriz y la vascularización del tejido conservado varía de pobre a moderada. La sección consiste de una corteza amplia de hueso compacto que rodea una cavidad medular libre (Fig. 35A). El hueso compacto es primario de tipo pseudolamelar/lamelar, pobremente vascularizado con canales longitudinales y circunferenciales (Fig. 35B–D). En la región lateral se registra abundante tejido secundario, con osteonas de Havers de tamaño más o menos uniforme (Fig. 35B–D). Una delgada capa de tejido subendosteal de tipo lamelar ubicada en el margen perimedular es interpretada como una CCI. Dos LCD son evidentes en la porción más externa de la corteza (Fig. 35B–D). Una potencial CCE se registra en la región más externa de la corteza, aunque debido a su falta de continuidad y el pobre estado de preservación de la muestra, no es posible asegurarlo con certeza (Fig. 35B–D).

Al igual que el fémur, la tibia se encuentra pobremente preservada, ya que algunas porciones de la corteza fueron erosionadas (Fig. 35E). La sección revela una corteza de aspecto irregular que rodea una cavidad medular (Fig. 35E). Debido a la ausencia de tejido óseo en la cavidad interna (ya sea propio de ella u obliterado de la corteza) y de relleno sedimentario, no es posible deducir la presencia de hueso esponjoso en la región medular. Hacia las porciones lateral y anterior, la corteza perimedular se halla formada por una delgada capa interna de hueso pseudolamelar/lamelar casi avascular (Fig. 35F–H). En las porciones medial y posterior, ésta se

compone de hueso pseudolamelar igualmente, acompañado de algunas cavidades de reabsorción, de tamaño y forma variable (Fig. 35E).

La región media de la corteza, hacia las porciones lateral y anterior, se encuentra moderada a altamente vascularizada con estrechos canales longitudinales y circunferenciales que aumentan su tamaño hacia la porción externa (Fig. 35E). Asimismo, la matriz ósea en estas regiones es de tipo pseudolamelar. Por otro lado, en las porciones medial y posterior, sobre la corteza media se presenta una delgada capa de tejido lamelar, seguida externamente de una capa de hueso pseudolamelar vascularizada con canales longitudinales (Fig. 35F–H). Esta distribución irregular del tejido y la vascularización parece responder a cuestiones fosildiagnéticas, ya que presuntamente fueron removidas las porciones anterior y lateral de las regiones internas de la corteza. No se registra CCI. Se observan cuatro LCD en la corteza, las primeras tres fuertemente agrupadas en la porción media de la misma y la restante hacia la porción subperiosteal (Fig. 35F–H). No se registra la CCE.

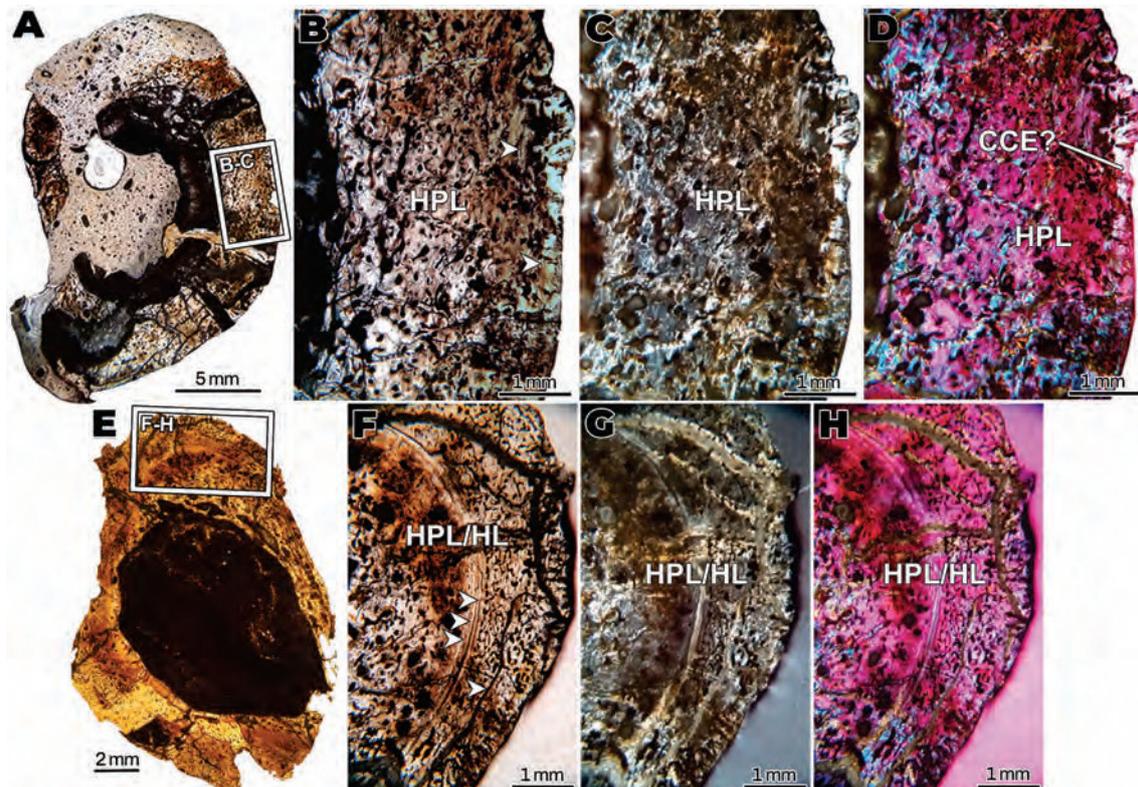


Figura 35. Histología del fémur (A–D) y de la tibia (E–H) de *Riojasuchus tenuisiceps* PVL 3828. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección completa del fémur. **B–D:** detalle de la matriz, conformada por hueso pseudolamelar en la porción media y subperiosteal de la corteza y moderadamente vascularizado. **E:** sección transversal completa de la tibia. **F–H:** vista de la corteza, formada por hueso pseudolamelar y una abundante vascularización creciente hacia la región subperiosteal. **A, B, E y F:** LPP. **C y G:** LPNC. **D y H:** LPFL. **Abreviaturas:** **CCE?**, posible capa circunferencial externa; **HL**, hueso lamelar; **HPL**, hueso pseudolamelar.

Pseudosuchia: Aetosauria

Aetosauroides scagliai CRILAR-Pv 580



Figura 36. Elementos óseos seccionados de aetosauroides en vista completa. Algunos fueron parcial y completamente reconstruidos digitalmente con base en elementos completos de la misma especie cuando fue posible. Las puntas de flecha enfrentadas señalan la localización del plano de sección. **A, B:** fragmentos distales de tibia (A) y fibula (B) de *Aetosauroides scagliai* CRILAR-Pv 580. **C–E:** fragmento distal del húmero (C), fragmento proximal del fémur (D) y fragmento proximal de la tibia (E) de *Aetosauroides scagliai* PVL 2052. **F:** fémur parcialmente completo de *Aetosauroides scagliai* PVL 2059. **G, H:** húmero (G) y fémur (H) de *Aetosauroides scagliai* PVL 2073. **I–K:** húmero (I), fémur (J) y fragmento distal de tibia de (K) de *Aetosauroides scagliai* PVSJ 326. **L–N:** húmero (L), costilla dorsal (M) y osteodermo (N) de *Aetobarkinoides brasiliensis* CPEZ 168. **Abreviaturas:** DIS, distal.

La muestra consiste en secciones transversales de fragmentos distales de la **tibia** y la **fibula** (Fig. 36A, B). La tibia se ha erosionado, perdiendo aproximadamente un tercio del área total de la sección (Fig. 37A). El resto de la misma posee un moderado estado de conservación y la matriz ósea es mayormente visible. A pesar de haber perdido una parte del tejido cortical, la forma original de la sección se encuentra preservada, denotando una corteza que ocupa aproximadamente un tercio del radio total de la sección. También presenta una amplia cavidad medular libre (Fig. 37A). El tejido que rodea a la cavidad medular es de tipo esponjoso, formado por espacios intertrabeculares relativamente grandes que gradualmente reducen su tamaño a medida que alcanzan la región media de la corteza (Fig. 37B–E). El resto de la misma está conformado por algunas áreas de hueso entretejido no birrefringentes (Fig. 37D, E), pero la matriz predominante es de hueso pseudolamelar notablemente birrefringente (Fig. 37F). Asimismo, la vascularización fluctúa entre pobre y moderada, comprendiendo principalmente canales

longitudinales y radiales (Fig. 37D, E). Se registran hasta cuatro LCD estrechamente agrupadas en la región subperiosteal (Fig. 37F).

Por otra parte, la fibula se encuentra en un buen estado de preservación, conservando su forma original y una matriz ósea claramente visible (Fig. 37G). La cavidad medular se encuentra formada por hueso fuertemente esponjoso compuesto por amplios espacios intertrabeculares y trabéculas largas y delgadas (Fig. 37G). Del centro hacia la superficie del elemento se observa una reducción en el tamaño de los espacios intertrabeculares y un aumento en el grosor de las trabéculas del hueso esponjoso, hasta llegar a una delgada capa de hueso compacto (Fig. 37H, I). Esta capa de tejido compacto está constituida por hueso entretrejido en su parte más profunda y hueso pseudolamelar en su parte más externa (Fig. 37H, I). Adicionalmente, en esta capa de hueso entretrejido se registran algunos canales longitudinales, mientras que la porción de hueso pseudolamelar es mayormente avascular (Fig. 37H, I). Asimismo, en esta última se registran hasta ocho LCD fuertemente agrupadas (Fig. 37H, I). Esta configuración se observa sobre las porciones anterior y posterior de la sección. La corteza externa de las regiones laterales y mediales exhibe dos capas de tejido primario de aspecto irregular (Fig. 37J). La más interna está formada por hueso entretrejido y una fuerte vascularización compuesta por amplios canales radiales (Fig. 37K, L). La externa, por su parte, se encuentra separada de la primera por algunas LCD rodeadas por hueso lamelar y está conformada por hueso pseudolamelar y vascularizada con canales longitudinales y circunferenciales (Fig. 37K, L). Finalmente, la forma de la corteza sobre las porciones laterales y mediales es irregular, presentando un perfil sinusoidal (Fig. 37J-L).

Aetosauroides scagliai PVL 2052

Las muestras corresponden a secciones transversales de las diáfisis del **húmero**, **fémur** y **tibia** (Fig. 36C-E). El grado de preservación de los elementos varía de moderado a pobre (Fig. 38A, C, G), siendo el húmero el peor conservado (carece mayormente de matriz ósea visible) (Fig. 38A). Además, presentan efectos severos de deformación por procesos fosildiagenéticos. Estos elementos están formados por una gruesa corteza de tejido compacto que rodea una cavidad medular libre (Fig. 38A, C, G).

La corteza perimedular en los tres elementos muestra algunas osteonas secundarias aisladas (principalmente visibles en la tibia), revelando algún grado de actividad de remodelación (Fig. 38B, D, E, H-J). La corteza está compuesta por hueso fibrolamelar intercalado con hueso pseudolamelar distribuido a modo de parches en los tres elementos (Fig. 38B, D, E, H-J). No obstante, la vascularización no es homogénea en las tres muestras. En el húmero, la vascularización es escasa y comprende una distribución uniforme de canales longitudinales y radiales aislados (Fig. 38B). Por su parte, el fémur y la tibia exhiben una alta densidad de canales

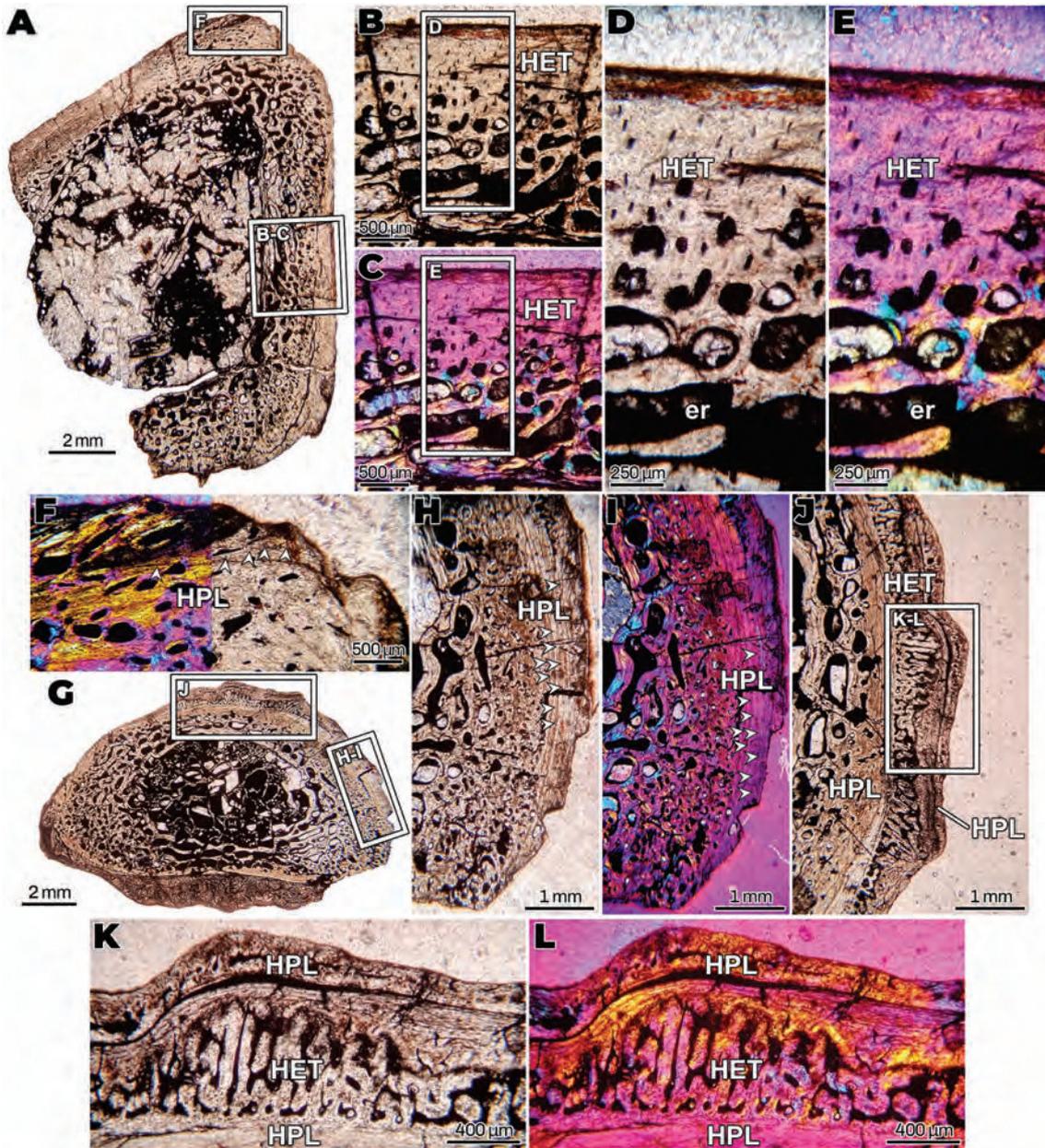


Figura 37. Microestructura de la tibia (A–F) y fibula (G–L) de *Aetosauroides scagliai* CRILAR-Pv 580. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas. **A:** sección transversal completa de la tibia. **B, C:** corteza mostrando hueso esponjoso y hueso compacto. **D, E:** detalle de la corteza formada por hueso entretejido y pobremente vascularizado. **F:** detalle de la corteza compuesta por hueso pseudolamelar (nótese la fuerte birrefringencia) y atravesada por algunas LCD. **G:** sección transversal completa de la fibula. **H, I:** corteza de la región anterior de la corteza, conformada por hueso esponjoso y hueso compacto de matriz pseudolamelar. También se registran algunas LCD. **J:** corteza de la región anterior, mostrando la misma configuración que en H e I, además de la presencia de una capa irregular de hueso entretejido y hueso pseudolamelar. **K, L:** detalle de la corteza subperiosteal en la porción anterior, exhibiendo una capa interior de hueso entretejido y vascularizada con canales radiales y una capa delgada de hueso pseudolamelar. Puntas de flecha señalan LCD. A, B, D, G, H, J y K: LPP. C, E, I y L: LPFL. F: mixta, LPP + LPFL. **Abreviaturas:** er, espacio de reabsorción; **HET**, hueso entretejido; **HPL**, hueso pseudolamelar.

longitudinales y circunferenciales cerca de la región perimedular (patrón laminar) (Fig. 38D, E, H). En la tibia, también se presentan canales radiales acompañando los longitudinales y circunferenciales, formando así un patrón plexiforme con estos tres tipos de canales (Fig. 38I, J). La densidad de los canales vasculares tiende a disminuir hacia la corteza externa, donde los mismos están en su mayoría dispuestos longitudinalmente (Fig. 38B, F). El tamaño relativo de los conductos vasculares tiende a aumentar en esta región (Fig. 38B, D, E, H, J).

En el húmero, se observan ocho LCD desde la porción perimedular hacia la parte más externa de la corteza, espaciadas de forma homogénea (Fig. 38B). Por otra parte, se registran hasta seis LCD en la corteza del fémur (Fig. 38D, E). La distancia entre ellas disminuye desde la región perimedular hasta la porción más externa de la corteza. La distribución espacial de estas marcas es irregular: las dos primeras están próximas a la porción perimedular, la tercera es evidente en la corteza media y las dos restantes están ubicadas cerca región subperiosteal (Fig. 38D, E). En la tibia también se registran algunas LCD, alcanzando un máximo de seis (Fig. 38I–J). Algunas de ellas son dobles LCD. Todas se distribuyen próximas a la región subperiosteal, reduciendo la distancia entre ellas desde la región medular (Fig. 38I, J). Se observa una capa avascular en la región subperiosteal del fémur y la tibia, caracterizada por la presencia de numerosas LCD estrechamente espaciadas, la cual es interpretada como una CCE (Fig. 38F, K).

Aetosauroides scagliai PVL 2059

La muestra consiste en una sección transversal de la diáfisis del **húmero** (Fig. 36F). El elemento se halla fuertemente fragmentado y gran parte del tejido cortical ha sido erosionado (Fig. 39A). A pesar de estas condiciones tafonómicas, las características microestructurales de la matriz son claramente reconocibles. Se logra apreciar una cavidad medular libre pese al mal estado de conservación de la sección (Fig. 39A). La matriz ósea tiene una composición mixta: en la región perimedular, adquiere una configuración similar al hueso entretejido (Fig. 39B–E), ya que las lagunas de osteocitos están distribuidas al azar y poseen una forma más bien redondeada, aunque también exhiben una ligera birrefringencia (Fig. 39B–E). El resto de la corteza, desde su porción media hacia la subperiosteal, la matriz es pseudolamelar, evidenciada principalmente por su fuerte birrefringencia.

La vascularización es variada, siendo abundante en la región perimedular, presentando canales longitudinales, circunferenciales y radiales sin un patrón en particular (Fig. 39B–C). Por otro lado, en la región subperiosteal la vascularización es escasa, observándose solo algunos canales circunferenciales y, en menor medida, longitudinales (Fig. 39B, C). Se registra una CCI y algunos espacios de reabsorción aislados como indicios de remodelación ósea (Fig. 39B, C). Finalmente, se reconocen hasta 12 marcas de crecimiento, entre LCD y annuli. Una pocas se concentran en la región perimedular, mientras que la gran mayoría se localizan en la región subperiosteal, estrechamente agrupadas y reduciendo su espaciado a medida que se aproximan a la porción más exterior de la corteza (Fig. 39B, C).

Aetosauroides scagliai PVL 2073

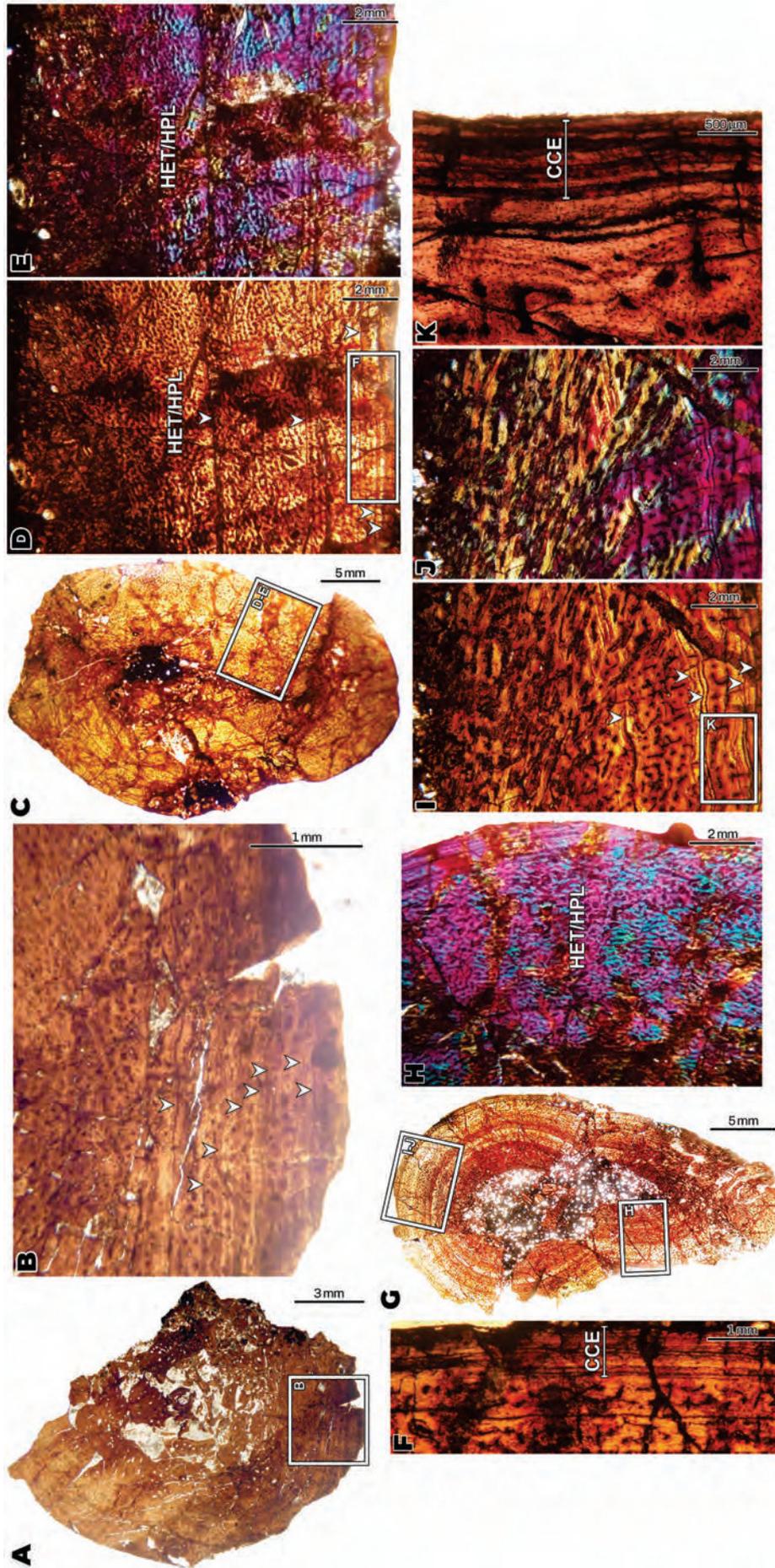


Figura 38. Microestructura del húmero (A, B), del fémur (C–F) y la tibia (G–K) de *Aetosauroides scagliai*/PVL 2052. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa del húmero. **B:** porción de la corteza caracterizada por la presencia de hueso fibrolamelar pobremente vascularizado y algunas LCD. **C:** sección transversal completa del fémur. **D, E:** detalle de la corteza marcada por la presencia de hueso fibrolamelar altamente vascularizado y algunas áreas de hueso pseudolamelar y LCD. **F:** detalle de la porción más externa de la corteza mostrando la CCE. **G:** sección transversal completa de la tibia. **H:** detalle del hueso cortical de la región anterior señalando la naturaleza del hueso fibrolamelar fuertemente vascularizado junto con parches de hueso pseudolamelar. **I, J:** detalle de otra porción de la tibia (porción medial) mostrando diferentes marcas de crecimiento y la matriz ósea (fibrolamelar y pseudolamelar) en la corteza más externa. **K:** detalle de la porción más externa de la corteza mostrando la CCE. Las puntas de flecha indican LCD. **A–D, F, G, I y K:** LPP. **E, H y J:** LPP. **E, H y J:** LPP. **Abreviaturas:** CCE, capa circunferencial externa; HET, hueso entretejido; HPL, hueso pseudolamelar.

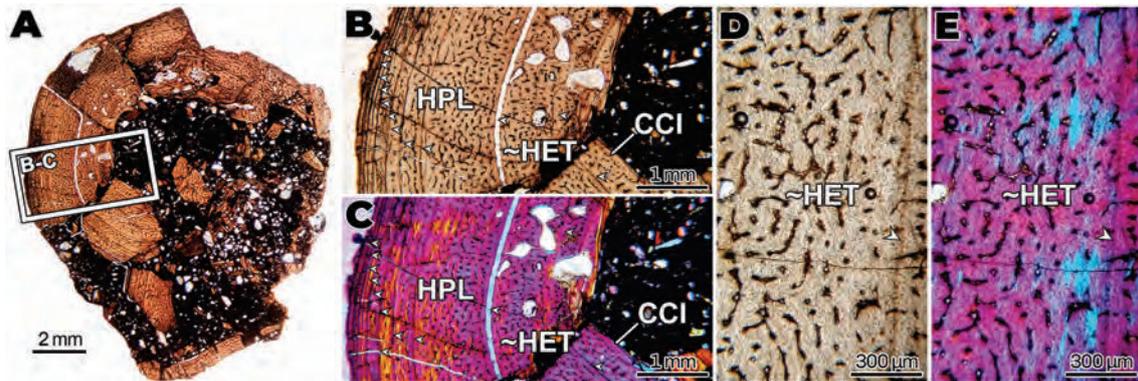


Figura 39. Microestructura ósea del húmero de *Aetosauroides scagliai* PVL 2059. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa. **B, C:** vista de la corteza externa, con una vascularización decreciente desde la cavidad medular hacia la superficie subperiosteal y formada por una intercalación entre hueso similar al entretejido y hueso pseudolamelar. También se registran varias LCD (puntas de flecha). **D, E:** detalle de la región perimedular, formada por una matriz levemente birrefringente, fuertemente vascularizada y con lagunas de osteocitos distribuidas azarosamente. A, B y D: LPP. C y E: LPFL. **Abreviaturas:** CCI, capa circunferencial interna; ~HET, hueso similar al entretejido; HPL, hueso pseudolamelar.

Se analizaron secciones transversales de la diáfisis del **húmero** y el **fémur** (Fig. 36G, H). Ambos están formados por una corteza gruesa de tejido óseo compacto que rodea una cavidad medular reducida (Fig. 40A, F). No obstante, presentan diferencias en cuanto al estado de preservación. El húmero está fracturado y deformado, mientras el fémur conserva su forma original, siendo el grosor de la corteza aproximadamente la mitad del radio total de la sección. Mientras que el húmero contiene trabéculas gruesas y cortas y algunos espacios intertrabeculares recubiertos por hueso lamelar de origen secundario en la cavidad medular, el fémur presenta una cavidad medular libre (Fig. 40A, F). La porción más interna de la corteza perimedular en ambos elementos muestra algunas cavidades de reabsorción y osteonas secundarias aisladas (Fig. 40B–D, G, H). La corteza perimedular y media está formada principalmente por hueso fibrolamelar (Fig. 40B–D, G, H). La disposición de las fibras intrínsecas de la matriz, sin embargo, no siempre se corresponde con el tejido típico que caracteriza al complejo fibrolamelar. En este sentido, las fibras intrínsecas exhiben cierto grado de ordenamiento espacial, evidenciado por una leve birrefringencia (Fig. 40C, E, H). Esta característica es más consistente con la presencia de hueso pseudolamelar. Además, se registran distintas capas de tejido pseudolamelar desde la porción media hacia la superficie exterior de la corteza (Fig. 40B–D, G, H).

Ambos elementos están altamente vascularizados con canales longitudinales, circunferenciales y radiales (i.e., un patrón plexiforme) en la corteza perimedular y media (Fig. 19B–D, G, H). Hacia la corteza más externa, la vascularización se vuelve menos densa, con predominancia de canales longitudinales cuyo lumen tiene un tamaño más reducido al de los de las regiones perimedular y media (Fig. 40B–D, G, H). Esta disminución en la abundancia y tamaños de los canales vasculares es más pronunciada en el húmero. Los canales radiales son relativamente abundantes en las porciones laterales de la corteza en el fémur (Fig. 40G, H).

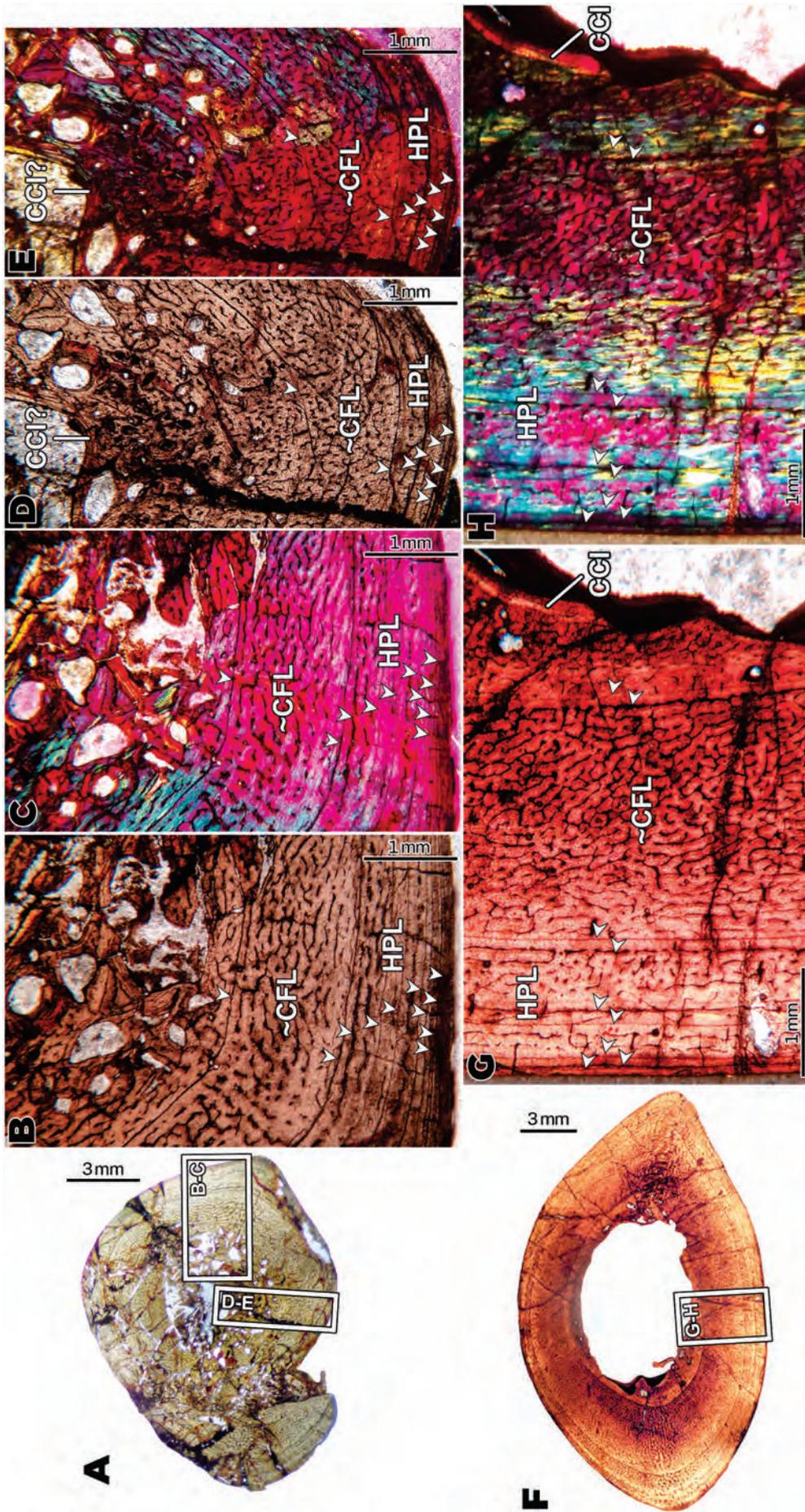


Figura 40. Microestructura del húmero (A–E) y del fémur (F–H) de *Aetosauroides scaliai* PVL 2073. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa del húmero. **B, C:** detalle del hueso cortical de la región lateral marcando la presencia de hueso con afin al complejo fibrolamelar y pseudolamelar. Nótese la reducción en la distancia entre las LCD sucesivas. En la región medular se observan algunos espacios intertrabeculares recubiertos por hueso lamelar. **D, E:** detalle de corteza posterior del húmero que muestra la misma distribución de matriz ósea y LCD que en B y C. **F:** sección transversal completa del fémur. **G, H:** detalle del hueso cortical mostrando la distribución del hueso similar al fibrolamelar y áreas relativamente pequeñas formadas por hueso pseudolamelar. También se observan algunas LCD. Las puntas de flecha indican LCD. **A, B, D, F y G:** LPP. **C, E y H:** LPFL. **Abreviaturas:** **CCI,** capa circunferencial interna; **~CFL,** hueso similar al complejo fibrolamelar; **HPL,** hueso pseudolamelar.

Se observan un máximo de 10 LCD en la corteza del húmero. Mientras que la primera se registra en la porción perimedular, las otras nueve se ubican en la porción media y externa de la corteza (Fig. 40B–D). El espaciado entre estas marcas de crecimiento disminuye hacia el margen subperiosteal (Fig. 40B–D). Del mismo modo, se distinguen al menos 10 LCD en la corteza femoral (Fig. 40G–H). Su distribución espacial no es homogénea. En este sentido, las dos primeras se observan en la porción perimedular, las dos siguientes se ubican en la corteza media y las últimas seis, que están muy espaciadas, se ubican en la porción más externa de la corteza (Fig. 40G, H). Una CCI claramente visible está presente en el fémur (Fig. 40B, D, G, H). No se registra una CCE.

Aetosauroides scagliai PVSJ 326

La muestra incluye secciones transversales de la región media de la diáfisis del **fémur**, **húmero** y la **tibia**, cuya sección fue extraída de una porción distal a la diáfisis (Fig. 36I–K). Los tres elementos conservan en general su forma original (Fig. 41A, G, J), excepto la tibia, la cual presenta una deformación cóncava hacia el interior de la cavidad medular en la región anterior (Fig. 41J). Todos los huesos analizados exhiben numerosas microfracturas que dificultan la caracterización tanto de la matriz ósea como de la vascularización (Fig. 41A, G, J). El húmero y el fémur presentan en general las mismas características microestructurales. En ambos, el radio de la corteza de tejido compacto es aproximadamente tres cuartos del radio total de la sección, en contraste con la tibia, en la cual es cerca de la mitad del radio total (Fig. 41A, G). La matriz ósea en el húmero y en el fémur consiste mayormente de hueso pseudolamelar, cuyas fibras intrínsecas se tornan más organizadas en proximidades de la corteza subperiosteal (alto grado de birrefringencia) (Fig. 41B–E, H, I). En cambio, en la tibia, la región perimedular está formada por hueso entretejido, intercalado con algunas osteonas primarias y secundarias, que gradualmente transiciona a hueso pseudolamelar en las porciones medias y de la región subperiosteal (Fig. 41K).

La vascularización varía de pobre a moderada en los tres elementos, consistiendo de algunos canales longitudinales y osteonas primarias y secundarias en la región perimedular, que disminuyen su número y tamaño hacia la porción media de la corteza y subperiosteal (Fig. 41B–E, H, I, K).

Los elementos estilopodiales registran numerosas LCD fuertemente agrupadas en la porción más exterior de la corteza en una capa avascular. Esta estructura es interpretada como una CCE (Fig. 41D, E, H, I). Adicionalmente, el húmero y el fémur presentan una LCD aislada en la región perimedular, así como la ocurrencia de la CCI claramente distinguible (Fig. 41B, C, F, H, I). En la tibia se identifican hasta 14 marcas de crecimiento (LCD y annuli) en la porción media y subperiosteal de la corteza (Fig. 41K). No obstante, a diferencia de lo observado en el

fémur y en el húmero, estas LCD no llegan a formar una CCE ya que, aunque la distancia entre ellas se reduce a medida que se aproximan a la porción más externa de la corteza, se encuentran relativamente separadas y las primeras son reconocidas en porciones más bien internas dentro de la corteza (Fig. 41K).

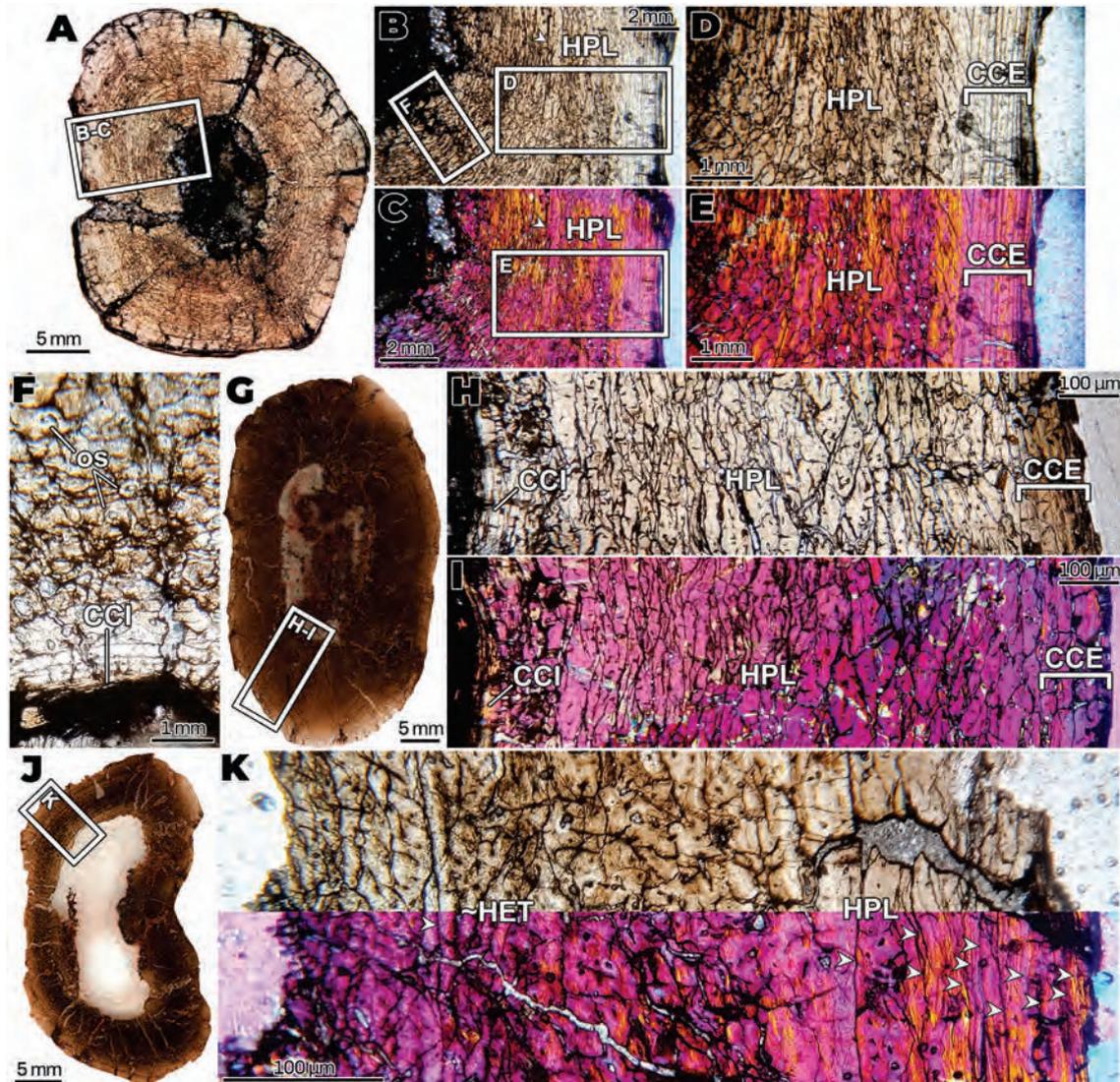


Figura 41. Microestructura del húmero (A–F), del fémur (G–I) y de la tibia (J, K) de *Aetosauroides scagliai* PVSJ 326. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa de húmero. **B, C:** vista general de la corteza formada por una matriz pseudolamelar moderadamente vascularizada. **D, E:** detalle de la corteza, la cual está formada por hueso pseudolamelar (nótese la alta birrefringencia del mismo). También se observa una CCE. **F:** vista de la corteza perimedular, mostrando una CCI y osteonas secundarias. **G:** sección transversal completa del fémur. **H, I:** detalle de la corteza compuesta por hueso pseudolamelar homogéneamente distribuido. La corteza subperiosteal exhibe una CCE. **J:** sección transversal completa de la tibia. **K:** detalle de la corteza, conformada por hueso con características afines al entretejido en su región perimedular y hueso pseudolamelar hacia la corteza subperiosteal. Se registran algunas LCD en ésta última. Las puntas de flecha señalan LCD. **A, B, D, F–H y J:** LPP. **C, E e I:** LPFL. **K:** mixta, LPNC + LPFL. **Abreviaturas:** CCE, capa circunferencial externa; CCI, capa circunferencial interna; ~HET, hueso similar al entretejido; HPL, hueso pseudolamelar; os, osteonas secundarias.

Aetobarbakinoides brasiliensis CPEZ 168

Se analizaron secciones transversales extraídas de la diáfisis del **húmero**, de un fragmento de **costilla dorsal** y de un **osteodermo** seccionado en su porción media (Fig. 36L–O). El húmero se halla pobremente preservado, faltando incluso aproximadamente un tercio de la

corteza (Fig. 42A). La sección consiste en una delgada corteza de hueso compacto (aproximadamente un tercio del radio total de la sección) que rodea una amplia cavidad medular. Esta última presenta algunos restos de hueso esponjoso (trabéculas aisladas) pobremente preservadas (Fig. 42A). El hueso cortical se compone en su porción perimedular por una delgada capa de hueso finamente esponjoso, con trabéculas largas y angostas de tejido lamelar remodelado (Fig. 42B–D). Este tejido transiciona a hueso compacto hacia la porción media de la corteza. La compacta está formada por hueso entretejido de origen primario (Fig. 42B–D), evidenciado por la presencia de abundantes lagunas de osteocitos de forma circular e irregularmente ordenadas (Fig. 42B–D). La vascularización es moderada, marcada por la presencia de canales longitudinales y radiales en su mayoría, acompañados por algunos circunferenciales. Los canales presentes son simples o están organizados en osteonas primarias (Fig. 42B–D). Se registran tres LCD en la corteza, una presente en la región perimedular y las otras dos restantes en la porción más externa (Fig. 42B–D). No se registran la CCI ni la CCE.

Por su parte, la sección de la costilla dorsal fue extraída de una porción próxima a la mitad de su longitud total (Fig. 42M). En sección, la costilla tiene forma ovoide, excepto por el extremo posterior, que está ligeramente acuminado, es decir, con el extremo levemente curvado hacia uno de los lados, posiblemente el medial (Fig. 42E). La corteza está moderadamente preservada, fragmentada principalmente en los planos de debilidad generados por las marcas de crecimiento (Fig. 42E). Estructuralmente, está compuesta por una cavidad libre y una corteza de tejido compacto que ocupa aproximadamente la mitad del radio total de la sección (Fig. 42E). La corteza está compuesta mayormente por hueso entretejido de baja birrefringencia, excepto por una capa delgada de hueso pseudolamelar depositada en la porción más externa (Fig. 42F). En determinadas áreas del tejido compacto (e.g., porción medial), el carácter entretejido del hueso se hace más evidente por su nula birrefringencia, la ocurrencia de osteonas primarias y la abundancia de lagunas de osteocitos de aspecto globular distribuidas al azar (Fig. 42G). En este sentido, estas porciones de la corteza parecen adquirir las propiedades del complejo fibrolamelar. Asimismo, la costilla está pobremente vascularizada, se reconocen solo algunos espacios de reabsorción en la región perimedular (Fig. 42F, G). Se registran cuatro LCD en toda la extensión de la corteza, espaciadas con una distancia similar entre ellas (Fig. 42F). No se observa la CCI ni la CCE.

El osteodermo está moderadamente preservado y es unas 10 veces más ancho que alto, teniendo una superficie basal lisa y una corteza externa ornamentada con crestas y depresiones (Fig. 42H). Estructuralmente tiene un ordenamiento trilaminar, con dos capas de tejido compacto (corteza basal y corteza externa) que rodean una región interna de hueso levemente esponjoso (Fig. 42H). La corteza basal es amplia, llegando a ocupar la mitad o más de la mitad del alto del osteodermo (Fig. 42I, J). La misma es mayormente avascular (algunos canales circunferenciales aislados están presentes) y está formada por tejido lamelar o pseudolamelar fuertemente

birrefringente (Fig. 42I, J). La corteza basal exhibe varias LCD (aproximadamente 10) agrupadas a una distancia ligeramente creciente desde la región interna hasta la superficie externa del osteodermo (Fig. 42I, J). La corteza externa constituye principalmente las porciones ornamentadas del osteodermo y está compuesta por tejido lamelar fuertemente birrefringente (de menor intensidad que la corteza basal) de origen secundario, marcado por la presencia de una o dos líneas cementantes (Fig. 42I–K). La región interna está formada por tejido pseudolamelar pobremente vascularizado con canales longitudinales y radiales, alcanzando un patrón laminar en la porción central del elemento (Fig. 42I, J). Sin embargo, esta vascularización es dispar, disminuyendo la ocurrencia de los canales hacia los márgenes del osteodermo (Fig. 42K).

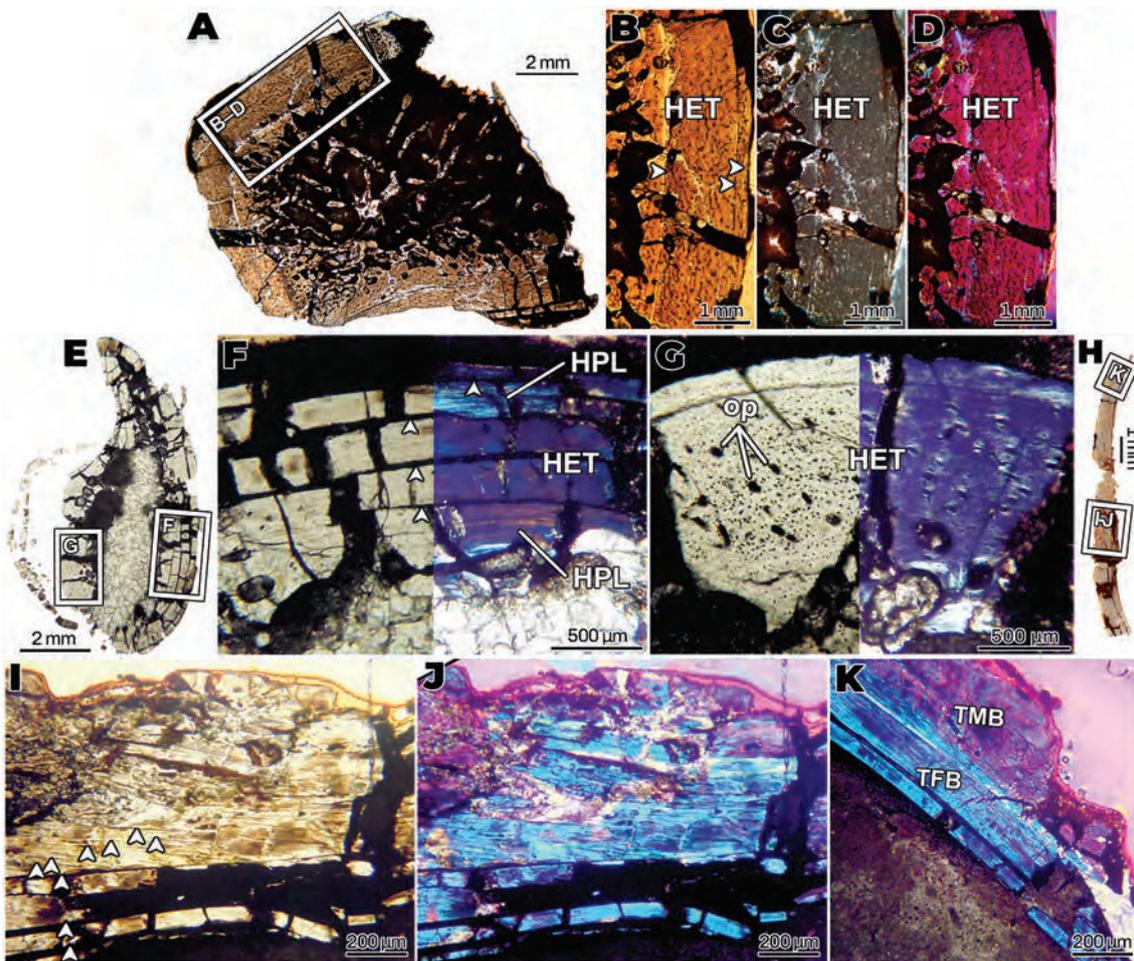


Figura 42. Microestructura del húmero (A–D), costilla dorsal (E–G) y osteodermo (H–K) de *Aetobarkinooides brasiliensis* CPEZ 168. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa del húmero. **B–D:** vista de la corteza, mostrando su composición de hueso entretejido, en conjunto con algunas LCD. **E:** sección transversal completa de la costilla dorsal. **F:** detalle de la corteza formada por hueso entretejido de baja/moderada birrefringencia. Nótese como la capa más exterior es fuertemente birrefringente, indicando un cambio en el patrón de ordenamiento de las fibras de la matriz, volviéndose de tipo pseudolamelar. **G:** detalle de la corteza, mostrando el típico arreglo del hueso fibrolamelar (i.e., nula birrefringencia, osteonas primarias y abundantes lagunas de osteocitos dispersas y de aspecto globular). **H:** sección transversal completa del osteodermo. **I–J:** detalle del osteodermo, fuertemente compacto y atravesado por varias LCD en la corteza basal. También se registra un alto grado de ordenamiento (alta birrefringencia) de las fibras del tejido pseudolamelar. **K:** detalle de una porción marginal del osteodermo. Nótese el cambio en el ordenamiento de las fibras entre la corteza basal y la corteza externa, siendo la primera la que posee un mayor grado de organización de las fibras. Las puntas de flecha indican LCD. A, B, E e I: LPP. C: LPNC. D, J y K: LPP. F y G: mixta, LPP + LPNC. **Abreviaturas:** HET, hueso entretejido; HPL, hueso pseudolamelar; op, osteonas primarias; TFB, tejido fuertemente birrefringente; TMB, tejido moderadamente birrefringente.

Pseudosuchia: Gracilisuchidae

Gracilisuchus stipanicorum

CRILAR-Pv 490

Se examinaron secciones transversales de la diáfisis del **húmero** (Fig. 43A) y de un **osteodermo** (de este último no se obtuvieron fotografías del elemento previo al seccionado). El húmero se halla moderadamente conservado, ya que, si bien la matriz es visible, se presentan un gran número de fracturas en la corteza (Fig. 44A). El húmero tiene una forma más bien oblonga en sección transversal. La corteza ocupa aproximadamente un tercio del radio de la diáfisis (Fig. 44A, B). El tejido cortical está



Figura 43. Elementos óseos seccionados de gracilísúquidos en vista completa. Las puntas de flecha enfrentadas señalan la localización del plano de sección. **A:** húmero de *Gracilisuchus stipanicorum* CRILAR-Pv 490. **B:** fémur parcialmente completo de *Gracilisuchus stipanicorum* PVL 4597. **Abreviaturas:** DIS, distal.

formado por una matriz ósea mixta, siendo la pseudolamelar la que predomina sobre la entretrejida (Fig. 44B–D). Esto es evidenciado por la ligera birrefringencia del tejido y la forma mayormente elongada, aunque irregularmente dispuestas, de las lagunas de osteocitos (Fig. 44B–D). La organización espacial de las fibras de la matriz pseudolamelar se vuelve más ordenada hacia las porciones externas y en algunas regiones laterales de la corteza, lo cual se ve reflejado en la forma elongada de las lagunas de osteocitos y una marcada birrefringencia (Fig. 44B–D). Por otro lado, el hueso entretrejido se halla distribuido en forma de parches, presentes sobre todo en las porciones laterales y mediales y en las porciones perimedulares (Fig. 44D). La birrefringencia de este tejido es baja o nula y las lagunas de osteocitos tienen forma globular a levemente elíptica (Fig. 44D). La corteza está pobremente vascularizada con canales circunferenciales y longitudinales, además de algunas osteonas primarias aisladas (Fig. 44B–D). No se observa una CCI. Se registran dos LCD, una presente en la porción más interna de la corteza y otra débilmente visible en la porción más externa (Fig. 44A). No se registra una CCE.

Con respecto a los osteodermos, éstos poseen una forma elongada, aunque son más angostos que los reportados en otros pseudosuquios tales como los aetosaurios y ornitosúquidos (Fig. 44E). Un surco liso y ligeramente cóncavo caracteriza a la superficie basal, mientras que la corteza externa no tiene ornamentación. Si bien una porción relativamente grande de la corteza externa ha sido removida, es posible reconocer lo que aparenta ser parte de una eminencia dorsal

en la porción central (Fig. 44E). Estructuralmente, cada osteodermo posee una forma trilaminar, con dos capas de tejido compacto (corteza basal y corteza externa) que encierran una región interna de hueso esponjoso (Fig. 44E). La corteza basal es más gruesa que la externa y tiene una composición pseudolamelar avascular. Generalmente, las fibras se ordenan paralelamente a la superficie basal. No obstante, algunas intrínsecas parecen tener un menor grado de organización espacial en la porción medial (Fig. 44F, G). Las fibras intrínsecas adquieren una organización similar a una “malla” en la porción marginal-medial y hacia la eminencia dorsal. En este sentido, dichas áreas exhiben la presencia de haces de fibras gruesos orientados de forma paralela al eje anteroposterior del osteodermo. Dichos haces son monorrefringentes bajo luz polarizada y presentan formas cuadriculares o romboidales. Cada haz de fibras está rodeado por una delgada capa birrefringente (Fig. 44F). La corteza externa, que tiene un menor espesor que la basal, también está formada por hueso pseudolamelar pobremente vascularizado con canales radiales (Fig. 44I). Del mismo modo que en la corteza basal, pero mucho más abundante, se registra la distribución tipo malla de las fibras del tejido pseudolamelar en la corteza externa (Fig. 44I). La región interna está formada por hueso esponjoso, variando desde fuertemente esponjoso (desde el margen izquierdo) hasta finamente esponjoso (hasta el margen derecho) (Fig. 44G, I). Se registran abundantes espacios intertrabeculares rodeados por tejido lamelar de origen secundario, aunque en el margen lateral son más numerosos y de mayor tamaño (Fig. 44G, I). La mayor parte del tejido intersticial de la región interna es de carácter pseudolamelar (Fig. 44G, I). No obstante, sobre las porciones centrales de la misma, se reconoce una birrefringencia moderada y lagunas de osteocitos dispersas y de forma subredondeada, lo cual denota la presencia de fibras ligeramente más desordenadas que las típicas del tejido pseudolamelar (Fig. 44I).

Gracilisuchus stipanicorum PVL 4597

La muestra consiste en una sección transversal extraída de la diáfisis del **fémur** parcialmente completo (Fig. 43B). El elemento está extremadamente erosionado, ha perdido varios fragmentos de la corteza y la matriz ósea es apenas visible en algunas áreas (Fig. 44J). Debido a estas condiciones, no es posible estimar el radio de la corteza de tejido compacto. La matriz ósea de esta última parece estar formada por hueso entretejido intercalado con hueso pseudolamelar (Fig. 44K, L). No se puede determinar la predominancia de uno sobre otro, debido al estado de preservación de la matriz. La vascularización es abundante, evidenciada por la presencia de canales longitudinales, circunferenciales y radiales distribuidos al azar, alcanzando en algunas áreas un patrón reticular (Fig. 44K–L). Una posible LCD es registrada, sin embargo, dada su falta de continuidad en la corteza, su identificación es sólo tentativa.

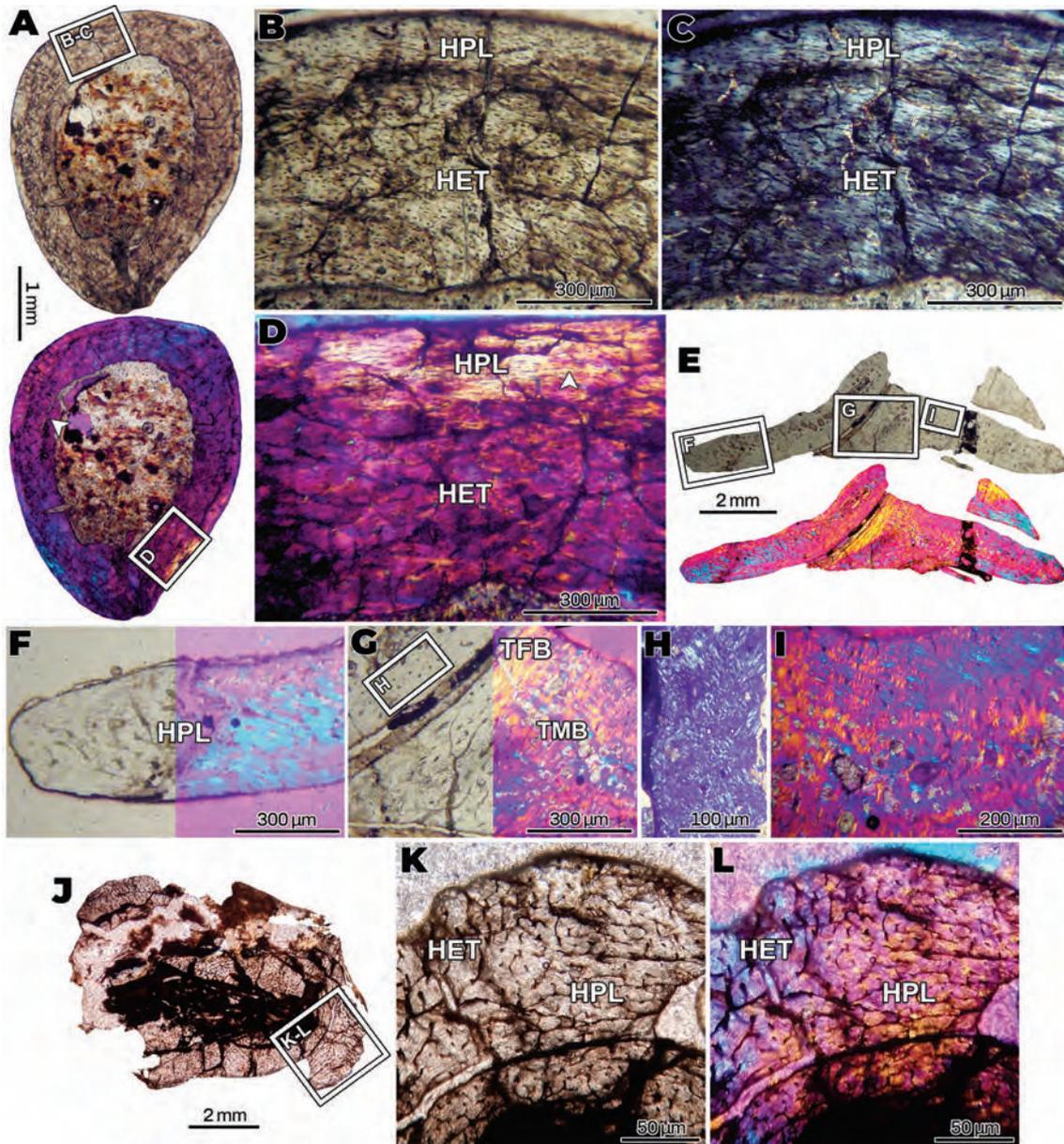


Figura 44. Microestructura del húmero (A–D) y osteodermos (E–L) de *Gracilisuchus stipanicorum* CRILAR-Pv 490 y del fémur (J–L) de *G. stipanicorum* PVL 4597. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa del húmero de *G. stipanicorum* CRILAR-Pv 490. La punta de flecha blanca en la imagen inferior señala la posición de una LCD. **B–D:** detalle de la porción postero-medial de la corteza del húmero mostrando su constitución tanto de hueso pseudolamelar como de hueso entretejido. Se observa una LCD. **E:** sección transversal de los osteodermos de *G. stipanicorum* CRILAR-Pv 490. **F:** región marginal del osteodermo. En el mismo se aprecian capas de tejido pseudolamelar orientada en varias direcciones. **G:** corteza basal (osteodermo ubicado al margen izquierdo) y región interna y corteza externa (osteodermo ubicado al margen derecho), las cuales exhiben dos capas de tejido bien diferenciadas por su birrefringencia. **H:** detalle de la corteza basal mostrando el arreglo característico en forma de una malla. **I:** detalle de la región interna y de la corteza externa mostrando una pobre vascularización y fibras del tejido pseudolamelar orientadas en varias direcciones. **J:** sección transversal completa del fémur de *G. stipanicorum* PVL 4597. **K, L:** detalle de la corteza formada por hueso entretejido y vascularizada con abundantes canales circunferenciales y radiales. Las puntas de flecha indican LDC. **A** (superior), **B, E** (superior), **J** y **K:** LPP. **C** y **H:** LPNC. **A** (inferior), **E** (inferior), **I** y **L:** LPFL. **F, G:** mixta, LPP + LPFL. **Abreviaturas:** HET, hueso entretejido; HPL, hueso pseudolamelar; TFB, tejido fuertemente birrefringente; TMB, tejido moderadamente birrefringente.

Pseudosuchia: Paracrocodylomorpha

Paracrocodylomorpha: Puposauroidea

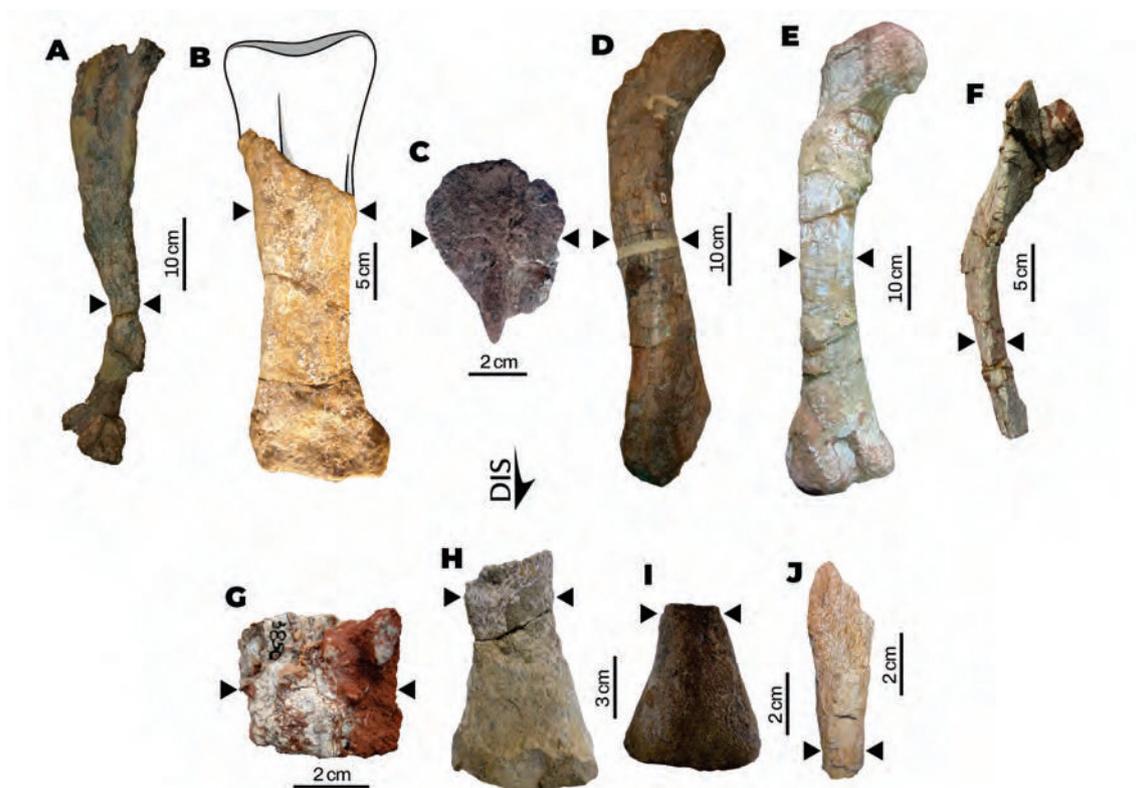


Figura 45. Elementos óseos seccionados de "rauisúquios" (Paracrocodylomorpha no-Crocodylomorpha) en vista completa. Algunas piezas incompletas fueron reconstruidas con base en elementos completos de taxones afines. Las puntas de flecha enfrentadas señalan la localización del plano de sección. **A:** fémur de *Sillosuchus longicervix* PVSJ 85. **B:** tibia parcialmente completa de *Saurosuchus galilei* PVL 2557. **C:** osteodermo de *Saurosuchus galilei* PVSJ 32. **D:** fémur de *Saurosuchus galilei* PVSJ 47. **E–G:** fémur (E), fragmento de costilla dorsal (F) y osteodermo presacral (G) de *Fasolasuchus tenax* PVL 3850. **H–J:** fragmento distal de tibia (H), fragmento distal de fibula (I) y fragmento de costilla dorsal (J) de "Rauisuchia" indet. CRILAR-Pv 570. **Abreviaturas:** DIS, distal.

Sillosuchus longicervix PVSJ 85

La muestra incluye una sección transversal de la diáfisis del **fémur** (Fig. 45A). El elemento se encuentra deformado, las partes laterales y mediales se hallan comprimidas hacia el interior de cavidad medular, por lo que esta última está completamente obliterada por fragmentos de la corteza (Fig. 46A). La compacta está también atravesada por abundantes grietas y microfracturas (Fig. 46A). A pesar de estas condiciones tafonómicas, la matriz ósea es claramente visible. El tejido cortical está formado por el complejo fibrolamelar, homogéneamente distribuido por toda la extensión de la corteza (Fig. 46B, C). Las lagunas de osteocitos son abundantes entre los canales de la corteza, disminuyendo su densidad hacia el tejido que rodea los mismos (Fig. 46D, E). La vascularización también es uniforme en toda la extensión de la corteza y comprende abundantes canales longitudinales y circunferenciales simples ordenados en un arreglo laminar a sub-plexiforme, además de algunas osteonas primarias (Fig. 46B, C). No se registran marcas de crecimientos ni signos de remodelación ósea.

Paracrocodylomorpha: Loricata no-Crocodylomorpha

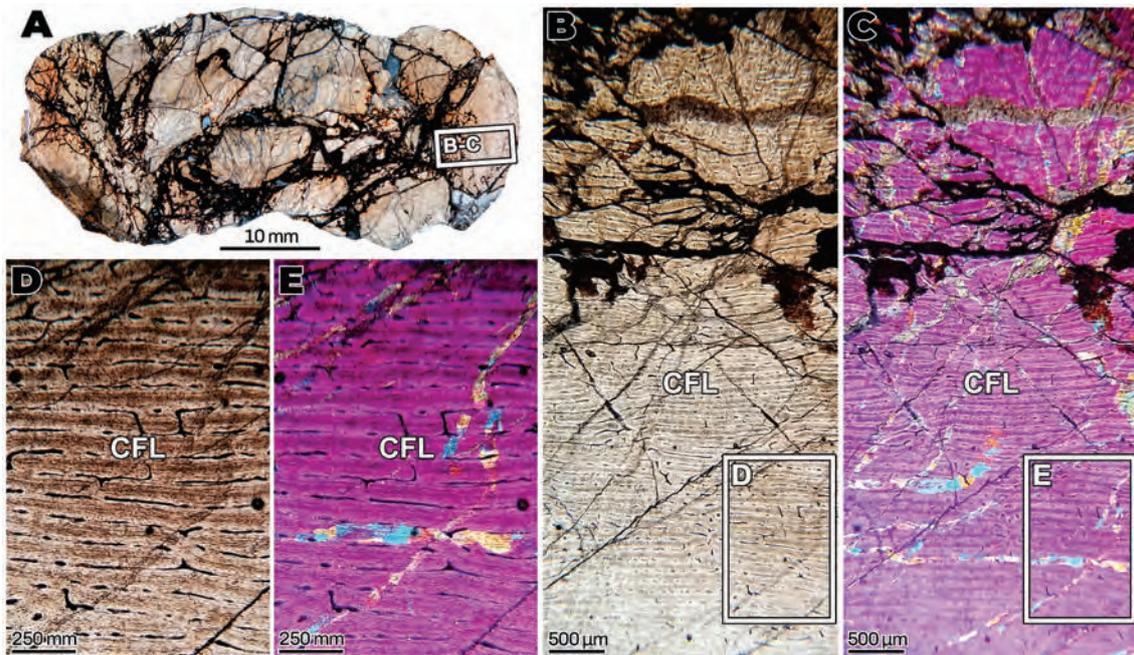


Figura 46. Microestructura del fémur de *Sillosuchus longicervix* PVSJ 85. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa. **B, C:** vista de la región cortical posterior, formada por el complejo fibrolamelar laminar. **D, E:** detalle de la corteza, mostrando el complejo fibrolamelar y los canales circunferenciales y longitudinales. Nótese la abundancia y distribución de las lagunas de osteocitos entre las capas de canales circunferenciales. A, B y D: LPP. C y E: LPFL. **Abreviaturas:** CFL, complejo fibrolamelar.

Saurosuchus galilei PVL 2557

La muestra consiste en una sección transversal extraída de la diáfisis de la **tibia** (Fig. 45B). El elemento se halla relativamente bien preservado, está ligeramente deformado en las regiones laterales y mediales (comprimido hacia la cavidad medular), pero en general conserva su forma original (Fig. 47A). También, se encuentra invadido por numerosas grietas, microfracturas e impurezas minerales. Sin embargo, la matriz ósea es visible en su mayoría. La sección posee una cavidad medular libre y extremadamente pequeña, rodeada por una capa de hueso esponjoso. Este último, está formado por espacios intertrabeculares pequeños y trabéculas cortas y gruesas (Fig. 47A). El hueso esponjoso transiciona gradualmente hacia el tejido compacto, que ocupa la mayor parte de la sección (Fig. 47B). El mismo está formado por hueso pseudolamelar altamente ordenado (Fig. 47C). Asimismo, la vascularización es abundante y posee una distribución relativamente homogénea en la compacta (Fig. 47B, C). Se reconocen canales circunferenciales y, en menor medida, longitudinales (Fig. 47B, C). Estos canales llegan a formar un patrón laminar en algunas áreas (Fig. 47B–D). Se observa tejido secundario en la forma de osteonas de Havers. Finalmente, se registran hasta 11 LCD en la región subperiosteal, cuyo espaciado se acorta a medida que se aproximan a la porción más externa de la corteza (Fig. 47D).

Saurosuchus galilei PVSJ 32

La muestra corresponde a secciones transversales de un **osteodermo** dorsal, de posición incierta en la columna (Fig. 45C). El elemento se halla preservado casi en su totalidad, excepto por un fragmento faltante de la corteza en las porciones laterales (Fig. 48A). Posee una forma similar a la reportada en otros “rauisúquios”. En este sentido, el osteodermo es ligeramente subtriangular en vista externa, es más ancho que alto, posee una ligera concavidad en la superficie basal y una eminencia dorsal. Asimismo, posee una composición generalmente uniforme. El mismo está formado por una amplia corteza de hueso compacto y un diminuto núcleo de hueso esponjoso (Fig. 48A). Este último exhibe espacios de reabsorción rodeados por hueso lamelar (Fig. 48B). El tejido intersticial está formado por hueso pseudolamelar de origen primario (Fig. 48B). El resto del elemento está formado por tejido compacto de carácter pseudolamelar y es casi avascular, presentando algunos canales longitudinales y circunferenciales aislados, además de unas pocas osteonas (Fig. 48C, D). Se registran LCD (20 como mínimo) en la corteza basal y externa (Fig. 48C, D). Abundantes fibras de Sharpey son registradas en las cortezas basal y externa, aunque su densidad es mayor en esta última (Fig. 48C, D). Las fibras de Sharpey se disponen casi perpendiculares en las porciones mediales (considerando las superficies del osteodermo), y reducen su ángulo a medida que se acercan a los márgenes.

Saurosuchus galilei PVSJ 47

Se examinó la sección transversal de la diáfisis del **fémur** (Fig. 45D). El elemento se encuentra moderadamente erosionado, por lo que se han desprendido algunas partes de la corteza (Fig. 47E). Parece haber sufrido deformación durante la fosildiagénesis, ya que el margen medial se encuentra ligeramente comprimido hacia el interior de la cavidad medular. No obstante, la forma original de la sección está bien conservada en general (Fig. 47E). La muestra también exhibe algunas grietas y microfracturas, que cubren la matriz ósea y dificultan su observación. El espesor de la corteza de tejido compacto no es homogéneo, registrándose la mayor variación en los márgenes laterales y mediales (Fig. 48E). Esta variación en el grosor de la corteza parece responder a cuestiones vinculadas con la deriva cortical. El lado lateral de la corteza, el más angosto, está conformado en su región perimedular por hueso compacto invadido por pequeños espacios de reabsorción, canales longitudinales y múltiples osteonas secundarias, embebidas en una matriz de hueso pseudolamelar (Fig. 47F–H). La vascularización tiende a reducirse gradualmente hacia la corteza media y subperiosteal hasta adquirir un carácter avascular (Fig. 47F, G). Asimismo, se registra claramente una CCI en el tejido que rodea la cavidad medular (Fig. 47F, G).

El lado medial de la corteza, el más grueso, está conformado por hueso esponjoso de espacios intertrabeculares relativamente pequeños y trabéculas cortas y gruesas en su región perimedular (Fig. 47I). Los espacios intertrabeculares se vuelven gradualmente más reducidos hacia la región media y subperiosteal, la cual está formada por un tejido compacto (Fig. 47I). Éste se halla formado por hueso zonal, donde los annuli son capas angostas y avasculares compuestas de hueso pseudolamelar o lamelar (acompañadas a veces por LCD) y zonas de mayor espesor formadas por hueso entretejido altamente vascularizado (Fig. 47I–K). De esta manera, el tejido predominante es el hueso entretejido en esta región de la corteza. En total, se registraron 18 annuli (Fig. 48I). La vascularización en esta región es abundante y constituye un patrón laminar constante de canales longitudinales y circunferenciales (Fig. 47I, J). Además, se reconocen algunos espacios de reabsorción y osteonas secundarias aisladas (Fig. 47J, K).

Fasolasuchus tenax PVL 3850

Se examinó el **fémur**, un fragmento de una **costilla dorsal** y un **osteoderma** (Fig. 45E–G). La sección transversal del fémur, extraída de la diáfisis (Fig. 45E), tiene una forma ovoide en general (Fig. 49E–G). Posee un alto grado de preservación, sin embargo, parte de la corteza subperiosteal fue erosionada (Fig. 49A). Esto es evidente debido a la terminación repentina de la matriz ósea y la vascularización en la corteza externa (Fig. 49B–E). La corteza exhibe un espesor variable, siendo más gruesa la porción lateral de la diáfisis (Fig. 49A). Por lo tanto, algún grado de deriva cortical parece estar presente en la sección. Por otra parte, la cavidad medular es libre.

El margen perimedular más interno está compuesto por hueso esponjoso, formado por trabéculas delgadas y largas de origen secundario (Fig. 49D, E). Los espacios de reabsorción son de tamaño variable, aunque estos disminuyen su tamaño gradualmente hacia la porción media de la corteza (Fig. 49D, E). Desde el resto del margen perimedular hacia la corteza externa, el tejido está formado por hueso fibrolamelar, pero este presenta cierto grado de ordenamiento en la disposición de las fibras de colágeno, marcado por una ligera a moderada birrefringencia bajo luz polarizada (Fig. 49C, E, G, I). Específicamente, esta birrefringencia se presenta en una capa delgada de tejido pseudolamelar/lamelar que recubre los canales (Fig. 49G, I). Además, las lagunas de osteocitos son de tamaño relativamente pequeño y apenas visibles (Fig. 49F–I). La vascularización es extremadamente homogénea a través de la mayor parte de la corteza, predominando los conductos circunferenciales y longitudinales y unos pocos radiales (Fig. 49B–E). En este sentido, la vascularización alcanza un patrón laminar muy desarrollado, tornándose sub-plexiforme en algunas áreas. En la corteza, se registran dos LCD bien definidas: una en la porción perimedular y la segunda próxima a la superficie externa (Fig. 49D–G). Resulta complejo

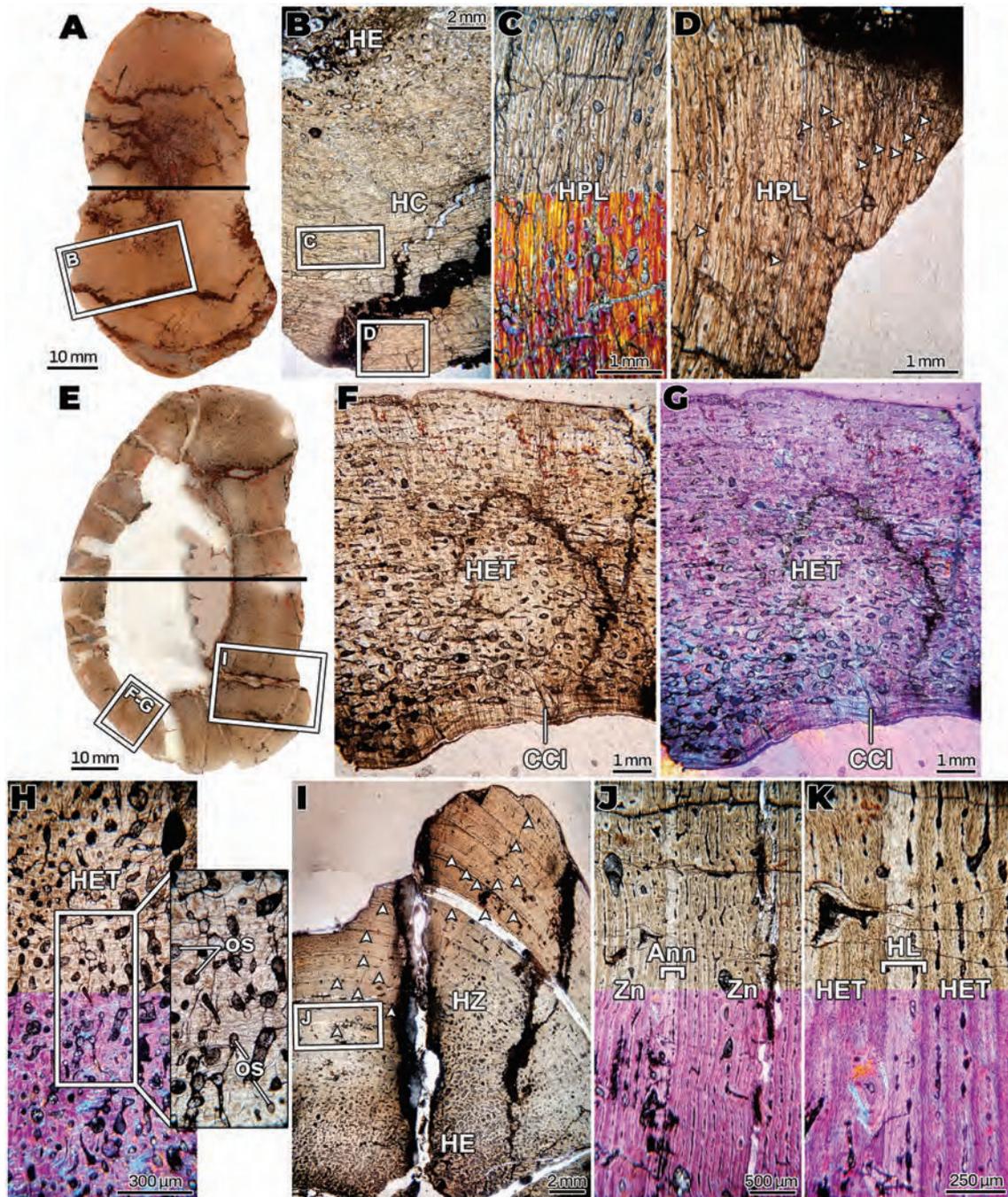


Figura 47. Microestructura de la tibia de *Saurosuchus galilei* PVL 2557 (A–D) y del fémur de *S. galilei* PVSJ 47 (E–K). Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa de la tibia de *S. galilei* PVL 2557. **B:** detalle de la corteza formada en su región perimedular por hueso esponjoso y por hueso compacto en la región media y subperiosteal. **C:** detalle de la porción media de la corteza, compuesta por hueso pseudolamelar, canales circunferenciales en un patrón laminar y algunas osteonas secundarias. **D:** acercamiento a la región subperiosteal conformada por hueso pseudolamelar e interrumpido por LCD. **E:** sección transversal completa del fémur de *S. galilei* PVSJ 47. Nótese como difiere el espesor de la corteza de las regiones lateral y medial. **F, G:** vista de la corteza lateral, compuesta en su porción más interna por una CCI, seguida de una capa de tejido compacto moderadamente remodelado y de matriz intersticial entretejida con escasa vascularización. **H:** detalle de la corteza de la porción media con abundantes signos de remodelación (espacios de reabsorción y osteonas secundarias) y una matriz intersticial de hueso entretejido. **I:** vista de la corteza de la región medial, formada por hueso esponjoso denso en su región perimedular y hueso compacto de carácter zonal en las regiones medial y subperiosteal. **J:** detalle del tejido compacto de la corteza, formada por dos zonas y un annulus. **K:** acercamiento de las zonas formadas por hueso entretejido, ampliamente vascularizadas y un estrecho annulus de hueso lamelar avascular. A, B, E, F e I: LPP. G: LPFL. C, H, J y K: mixta, LPP + LPFL. Las puntas de flecha indican LCD/annuli. **Abreviaturas:** Ann, annulus; CCI, capa circunferencial interna; HC, hueso compacto; HE, hueso esponjoso; HL, hueso lamelar; HET, hueso entretejido; HPL, hueso pseudolamelar; HZ, hueso zonal; os, osteonas secundarias; Zn, zona.

precisar la presencia de otras LCD, ya que son difíciles de diferenciarlas de los canales circunferenciales debido a su semejanza a estos conductos. No se registra una CCE.

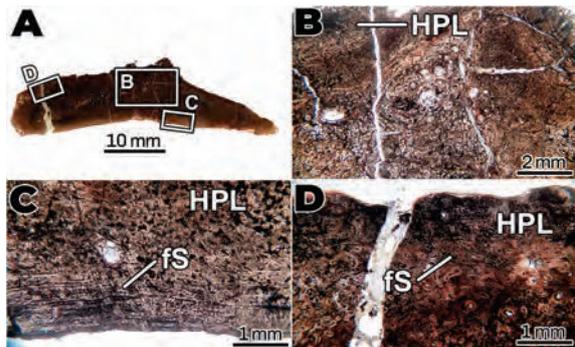


Figura 48. Microestructura del osteodermo dorsal de *Saurosuchus galilei* PVSJ 32. **A:** sección transversal completa. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **B:** detalle de la región interna, mostrando algunos espacios de reabsorción aislados. **C:** detalle de la corteza basal, formada por hueso pseudolamelar y atravesada por numerosas LCD e invadida por fibras de Sharpey. **D:** detalle de la corteza externa con abundantes fibras de Sharpey. A-D: LPP. **Abreviaturas:** fs, fibras de Sharpey; HPL, hueso pseudolamelar.

Por otra parte, el fragmento de la costilla dorsal fue seccionado en una porción próxima a la mitad de su longitud total (Fig. 45F). En vista transversal, el elemento tiene una forma subtriangular, con una leve depresión en el lado medial. Está formada por una amplia corteza que rodea una región medular formada por hueso esponjoso, el cual no obstante no alcanza a la región más interna de la muestra (Fig. 50A). El hueso esponjoso está constituido por trabéculas estrechas y largas (Fig. 50B, C). Este tipo de tejido cambia

gradualmente hacia la porción más externa, pasando por hueso finamente esponjoso a hueso compacto (Fig. 50B, C). Esta capa de tejido compacto tiene un espesor variable en la sección, ocupando entre un cuarto y poco más de la mitad del radio total de la sección. El tejido compacto está formado por hueso Haversiano y vascularizado mayormente solo por las osteonas de este tejido (Fig. 50B, C). Se registra una prominente CCE, caracterizada principalmente por la ausencia total de canales vasculares (Fig. 50B–C). Sin embargo, la CCE presenta diferentes grados de remodelación, siendo cubierta casi por completo por hueso Haversiano en algunas áreas de la corteza subperiosteal.

Respecto al osteodermo, a pesar de la naturaleza fragmentaria de la muestra, su microestructura es claramente visible. Morfológicamente, las secciones poseen una forma elongada, siendo mucho más ancho que alto (Fig. 50D). Cerca de la región central, al menos una de las secciones tiene una pequeña eminencia dorsal. También se aprecia que la corteza basal es ligeramente cóncava (Fig. 50D). El osteodermo es una estructura mayormente compacta, sin embargo, parece estar surcada por dos o tres capas de pequeños canales longitudinales y radiales paralelos a las cortezas basales y externa (Fig. 50E, F). Por otra parte, en una pequeña porción de los márgenes y la región interna (orientada hacia el borde marginal de la sección) se encuentran algunas cavidades de reabsorción de forma elongada (Fig. 50E, F). El resto del tejido está constituido por hueso pseudolamelar altamente ordenado. El arreglo de las fibras es tal que estas adoptan la forma del osteodermo, incluso en su región más interna (Fig. 50E). Adicionalmente, se registra una delgada capa de hueso lamelar depositada en la parte más profunda de la corteza basal (Fig. 50G). Se observan tres tenues LCD en la corteza basal (Fig. 50F).

“Rauisuchia” indet. CRILAR-Pv 570

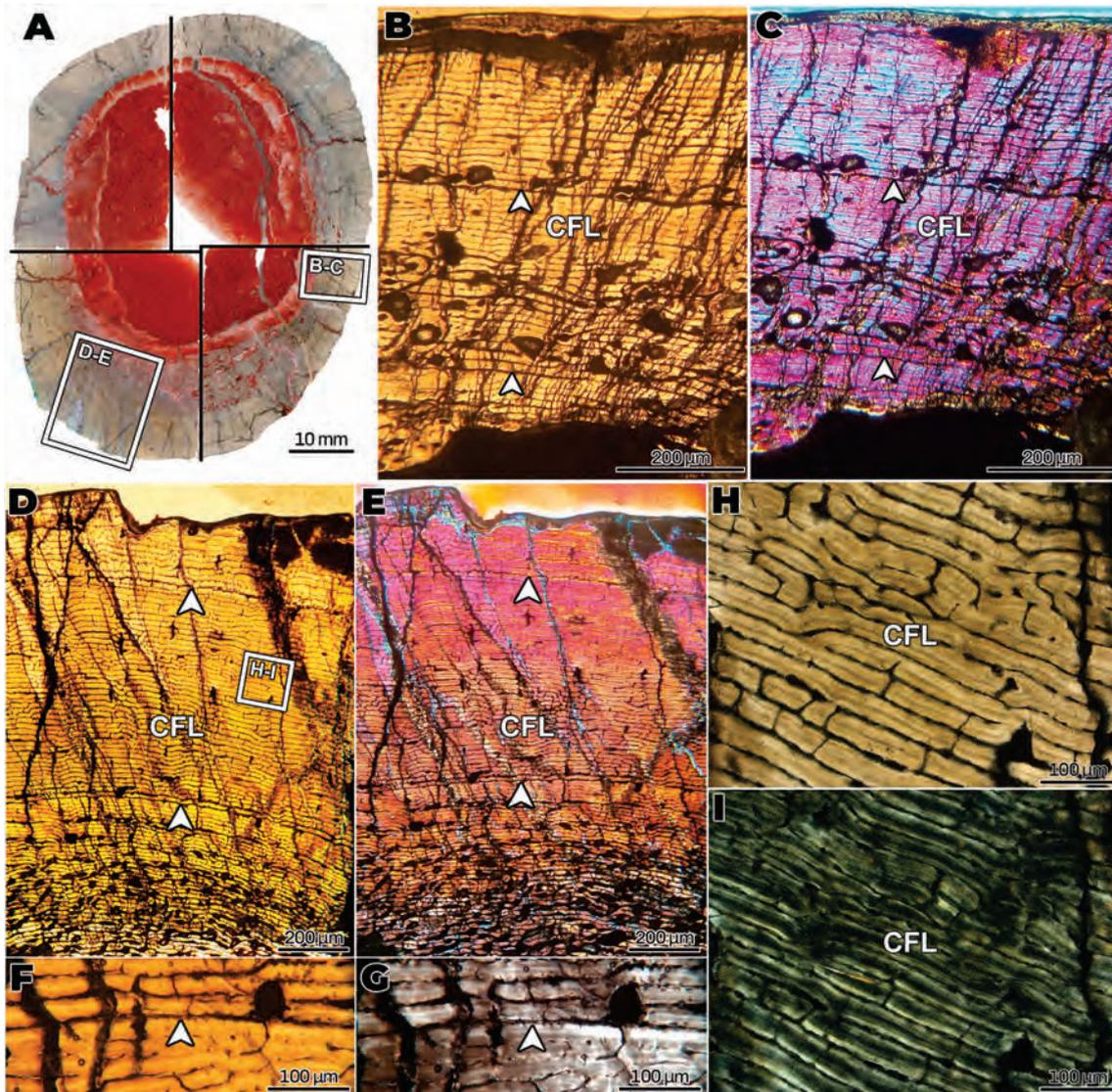


Figura 49. Microestructura del fémur de *Fasolasuchus tenax* PVL 3850. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa. **B, C:** región medial de la corteza formada por hueso fibrolamelar y atravesada por algunas LCD. **D–E:** región antero-medial de la corteza, mostrando la naturaleza conservativa de la vascularización (patrón laminar) y compuesta por hueso fibrolamelar. **F, G:** acercamiento a la primera LCD, delineada por hueso lamelar fuertemente birrefringente. **H, I:** detalle de la corteza de la región antero-medial. Nótese la abundancia de las lagunas de osteocitos entre canales circunferenciales adyacentes y la birrefringencia en el tejido que rodea estos canales. Las puntas de flecha indican LCD. **A, B, D, F y H:** LPP. **G e I:** LPNC. **C y E:** LPFL. **Abreviaturas:** CFL, complejo fibrolamelar.

La muestra incluye secciones transversales de porciones distales de diáfisis de la **tibia** y **fibula**, así como de un fragmento aislado de una **costilla dorsal** (Fig. 45H–J). Los tres elementos tienen una pobre preservación, habiéndose erosionado gran parte de la corteza. Asimismo, las porciones preservadas de matriz ósea son prácticamente imposibles de caracterizar histológicamente (Fig. 51A, C, E). La tibia ha preservado su forma original (Fig. 51A), a diferencia de la fibula, la cual parece haber sufrido algún tipo de deformación (compresión) en el lado lateral (Fig. 51C). La costilla, por su parte, si bien parece haber sido afectada en menor proporción por procesos de deformación, ha perdido casi la mitad del tejido óseo. En los tres elementos, el tejido óseo predominante preservado es de tipo esponjoso (Fig. 51A, C, E). La tibia presenta además una delgada capa de tejido compacto, la cual se encuentra invadida por pequeños

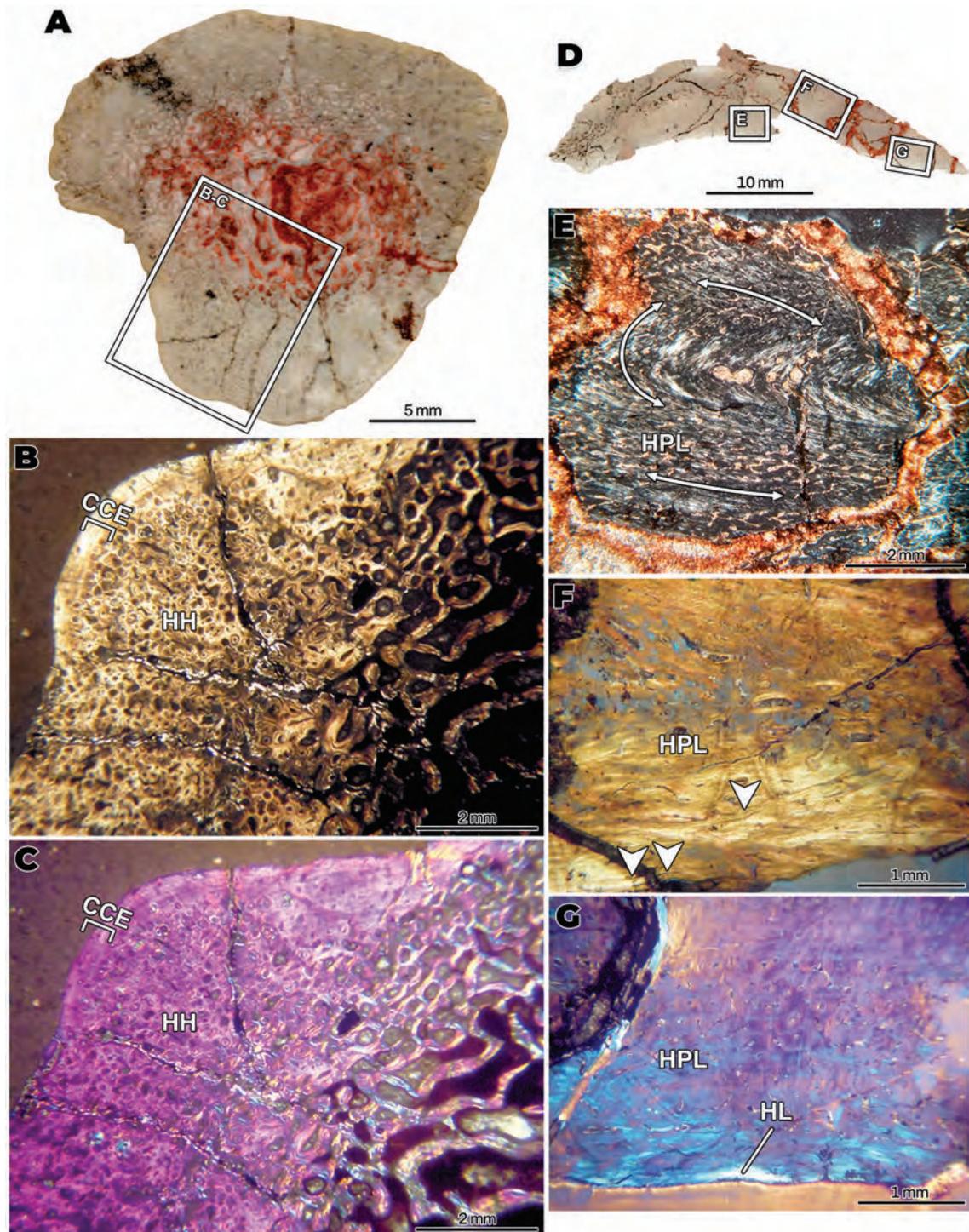


Figura 50. Microestructura de la costilla dorsal (A–C) y osteodermo presacro (D–G) de *Fasolasuchus tenax* PVL 3850. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección completa de la costilla. **B, C:** porción de la corteza mostrando un alto grado de remodelación ósea, marcada por la presencia de hueso Haversiano. También se registra una CCE. **D:** sección completa del osteodermo. **E:** detalle de la región interna. Nótese la distribución ordenada de las fibras intrínsecas. Las flechas señalan la orientación de estas fibras. **F:** vista de la corteza basal, formada por hueso pseudolamelar, el cual contiene algunas LCD (puntas de flecha). **G:** vista de la corteza basal, escasamente vascularizada. Obsérvese la capa delgada de hueso lamelar depositada en la porción más profunda de la corteza. A, B y D: LPP. E: LPNC. C y G: LPFL. **Abreviaturas:** CCE, capa circunferencial externa; HH, hueso Haversiano; HL, hueso lamelar; HPL, hueso pseudolamelar.

espacios de reabsorción (Fig. 51C). En la fíbula, el hueso esponjoso es mayormente homogéneo en toda la sección, conformado por espacios intertrabeculares de tamaño variado y trabéculas angostas y largas (Fig. 51D). La costilla muestra cierta variación en el tejido óseo: está formado

por hueso fuertemente esponjoso en el “núcleo” de la sección y se torna más compacto a medida que se aproxima a la región subperiosteal (Fig. 51E–F). Finalmente, una delgada capa de tejido compacto se localiza en la porción más externa de la costilla (Fig. 51G). Esta capa parece estar formada por hueso lamelar, es avascular y presenta hasta ocho LCD (Fig. 51G).

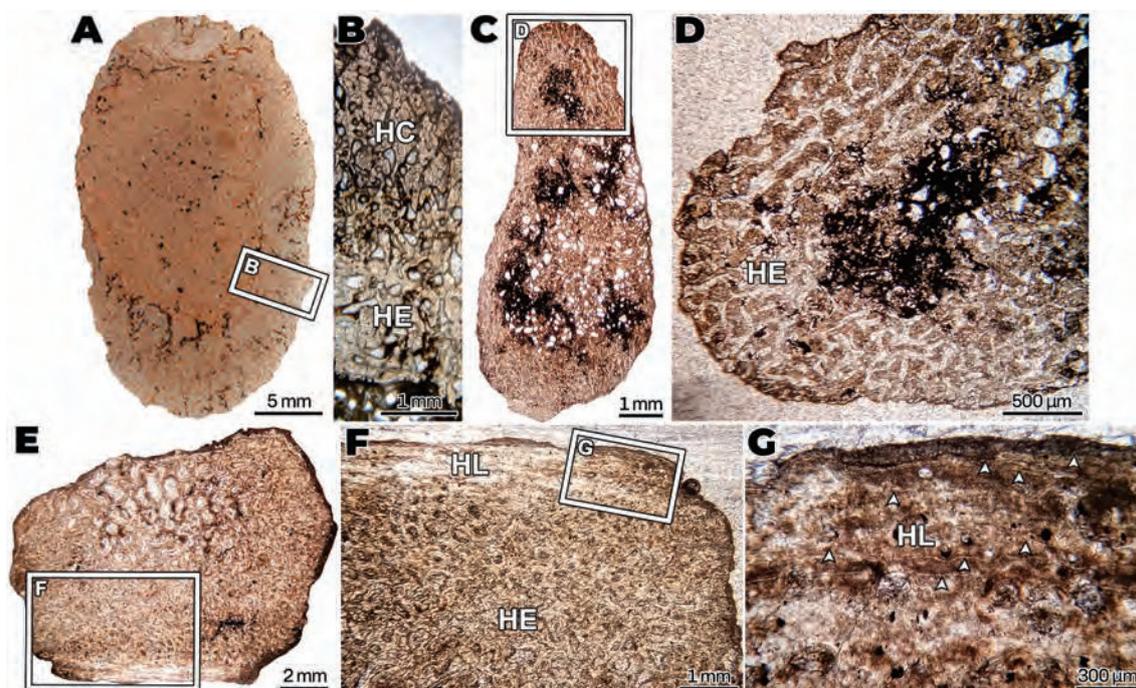


Figura 51. Microestructura del fragmento distal de la diáfisis de la tibia (A, B), de un fragmento distal de la metafisis de la fíbula (C, D) y de una costilla dorsal (E–G) de “*Rauisuchia*” indet. CRILAR-Pv 570. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal completa de la tibia, pobremente preservada y formada mayormente por hueso esponjoso. **B:** vista de la corteza, formada por una capa de hueso esponjoso y una capa de hueso compacto. **C:** sección transversal de la fíbula, con una escasa preservación y conformada por hueso esponjoso. **D:** detalle del hueso esponjoso. **E:** sección transversal de la costilla dorsal. Nótese como la cavidad medular está formada por hueso fuertemente esponjoso. **F:** vista de una porción de la sección, compuesta mayormente por hueso esponjoso y una delgada capa de tejido compacto de hueso lamelar. **G:** detalle del tejido compacto de hueso lamelar, atravesada por múltiples LCD (puntas de flecha). A–G: LPP. **Abreviaturas:** HC, hueso compacto; HE, hueso esponjoso; HL, hueso lamelar.

Paracrocodylomorpha: Loricata: Crocodylomorpha

Trialestes romeri PVL 2561

La muestra consiste en secciones transversales de la diáfisis del **húmero** y la **ulna** (Fig. 52A, B). Ambos elementos están pobremente preservados, principalmente porque varias partes de ambas secciones fueron erosionadas (Fig. 53A, D). Del mismo modo, ambos también se encuentran ligeramente deformados y algunos fragmentos de la corteza han obliterado la cavidad medular, la cual por otro lado parece ser libre (Fig. 53A, D). La ulna preserva mejor su forma original que el húmero, cuyos lados lateral y medial se comprimieron levemente hacia el interior de la sección (Fig. 53A, D). Dadas estas condiciones, solo algunas porciones de la corteza presentan una matriz ósea lo suficientemente preservada para caracterizarla. La composición de la matriz en el húmero es mixta, con predominancia de hueso entretrejado sobre el pseudolamelar



Figura 52. Elementos óseos seccionados de cocodrilomorfo en vista completa. Las puntas de flecha enfrentadas señalan la localización del plano de sección. **A, B:** húmero (A) y ulna (B) de *Trialestes romeri* PVL 2561. **C, D:** húmero (C) y fémur (D) de *Trialestes romeri* PVL 3889. **Abreviaturas:** **DIS,** distal.

(Fig. 53B). En la ulna, por su parte, se registra únicamente el tejido fibrolamelar (Fig. 53E, F). En el húmero, el hueso pseudolamelar se observa sobre todo en la región externa, rodeando una notoria LCD (Fig. 53C). Si bien la composición del complejo fibrolamelar en la ulna es uniforme, la birrefringencia es variada, siendo nula en la región perimedular y ligeramente marcada en la corteza subperiosteal (Fig. 53E, F).

La vascularización es abundante en ambos elementos, sin embargo, algunas diferencias particulares son apreciables. En el húmero se registra un patrón laminar de

canales longitudinales y circunferenciales que tiende a reducirse hacia la porción subperiosteal (Fig. 53B). Por otra parte, en la ulna se reconocen canales circunferenciales y algunos radiales igualmente distribuidos en toda la extensión de la corteza (Fig. 53E, F). En el húmero se registran cinco LCD agrupadas en la corteza subperiosteal (Fig. 53C), mientras en la ulna no se reconocen marcas de crecimiento.

Trialestes romeri PVL 3889

Se examinaron secciones transversales de la diáfisis del **húmero** y **fémur** (Fig. 52C, D). Ambos elementos presentan diferencias en cuanto a la preservación. El húmero presenta algunas partes de la corteza erosionadas (Fig. 53G), mientras que el fémur está conservado casi en su totalidad (Fig. 53J). Asimismo, en ambos elementos se observa la forma original en sección, por lo que se reconoce que la corteza de tejido compacto posee aproximadamente la mitad del radio total de la sección (Fig. 53G, J). El húmero tiene una composición uniforme de hueso entretejido, con algunas áreas levemente birrefringentes (Fig. 53H, I). La matriz del fémur exhibe tanto hueso pseudolamelar como entretejido, diferenciados por el grado de birrefringencia bajo luz polarizada (Fig. 53K, M).

La vascularización es profusa en los dos elementos, siendo ligeramente mayor en el fémur (Fig. 53H, I, K–M). Ambos elementos exhiben canales longitudinales y circunferenciales sobre la corteza perimedular que tiende a organizarse en un patrón laminar hacia la corteza subperiosteal (Fig. 53H, I, K–M). Finalmente, en los dos elementos se registra una CCI y una única LCD en la región perimedular (Fig. 53M, N).

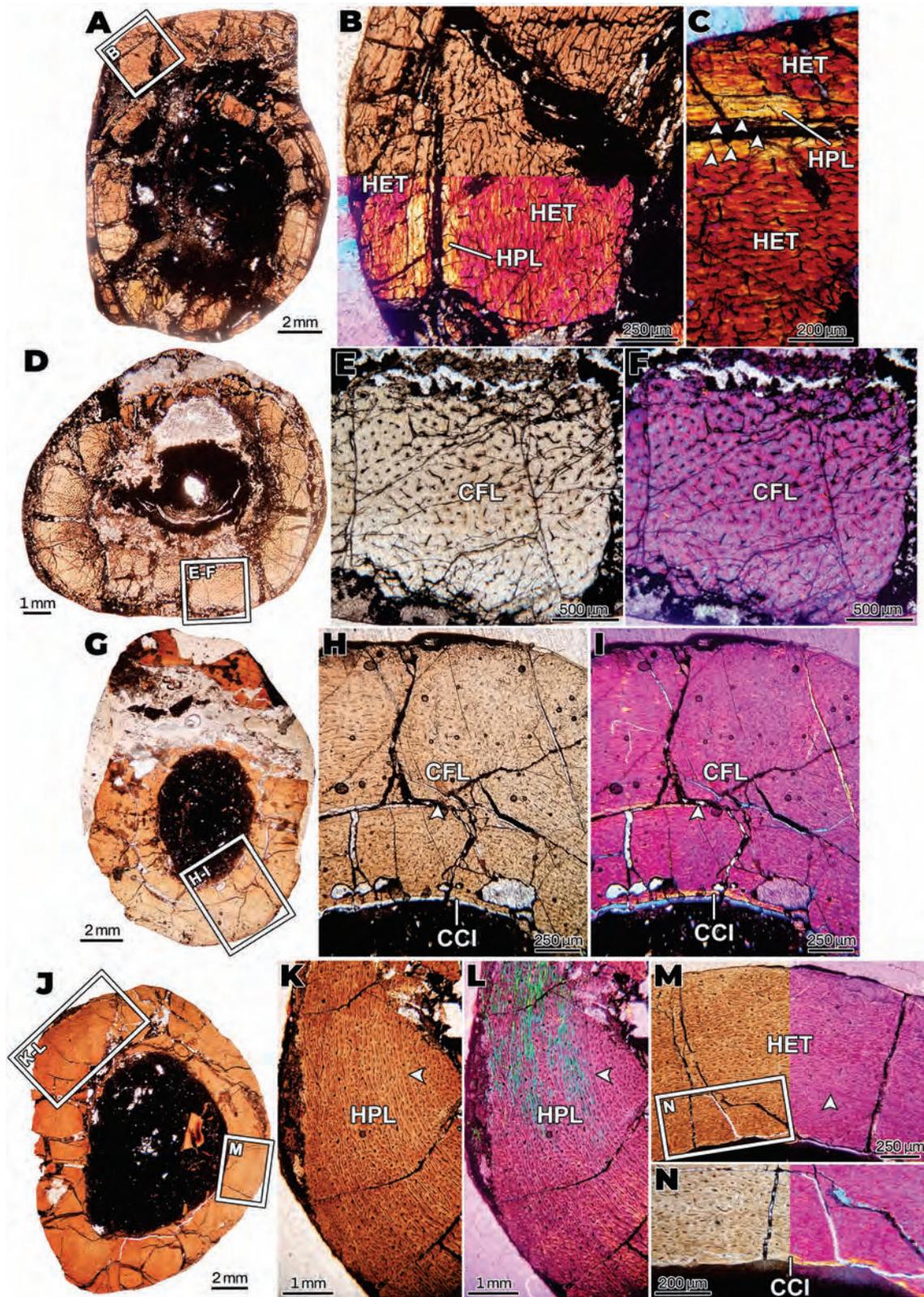


Figura 53. Microestructura del húmero (A–C) y ulna (D–F) de *Triolestes romeri* PVL 2561 y del húmero (G–I) y fémur (J–N) de *Tri. romeri* PVL 3889. Los cuadros insertados indican la posición de las imágenes detalladas en la figura. **A:** sección transversal del húmero de *Tri. romeri* PVL 2561. **B:** región antero-medial de la corteza, compuesta principalmente de hueso entretejido fuertemente vascularizado y una capa de tejido pseudolamelar en la porción subperiosteal. **C:** detalle de la mitad externa de la corteza, mostrando hueso entretejido intercalado con hueso pseudolamelar. También se registran algunas LCD. **D:** sección transversal completa de la ulna de *Tri. romeri* PVL 2561. **E, F:** detalle de la corteza en la porción lateral, formada por el complejo fibrolamelar, moderadamente vascularizada mayormente con canales longitudinales. **G:** sección transversal completa del húmero de *Tri. romeri* PVL 3889. **H, I:** vista de la corteza, formada casi enteramente por hueso fibrolamelar. Nótese la presencia de una CCI de hueso lamelar. **J:** sección transversal completa del fémur de *Tri. romeri* PVL 3889. **K, L:** vista de la corteza de la región antero-medial, altamente vascularizada en un patrón laminar y formada por hueso pseudolamelar. Nótese la moderada a alta birrefringencia del tejido. Se reconoce una LCD en la porción perimedular. **M:** vista de la corteza de la región lateral, fuertemente vascularizada, constituida por hueso entretejido (baja birrefringencia) y atravesada por una LCD en

Continuación descripción de Figura 53...

la porción perimedular. **N**: detalle de la CCI en la porción perimedular. Las puntas de flecha indican LCD. A, D, E, G, H, J y K: LPP. C, F, I y L: LPFL. B, M y N: mixta, LPP + LPFL. **Abreviaturas**: **CCI**, capa circunferencial interna; **CFL**, complejo fibrolamelar, **HET**, hueso entretejido; **HPL**, hueso pseudolamelar.

6.b. Análisis de compactación e inferencias del estilo de vida

Para obtener los datos de compactación (compactación observada, compactación modelada) empleando Bone Profiler, es necesario que las secciones presenten un moderado a alto grado de preservación y poca o nula deformación. Debido a esta restricción, no fue posible obtener los datos de compactación para todas las muestras con un estilo de vida incierto. Aquellas en las que la matriz no es visible y se encuentren fragmentadas y deformadas, su análisis no fue posible con Bone Profiler. En determinados casos, cuando fue posible, se reconstruyó digitalmente parte de la corteza de algunas muestras. Secundariamente, para lograr el perfil de compactación es exclusivamente necesario que las muestras se encuentren mayormente completas y sin deformación, o con una pobre deformación, en su defecto. Dicha restricción reduce considerablemente el número de muestras para las cuales se pueda obtener el perfil de compactación (incluso menor que el número de muestras de las que se puede obtener la compactación observada).

Para la gran mayoría de los grupos examinados en esta tesis, excepto Proterochampsidae y Aetosauria, los hábitos de vida fueron previamente inferidos a partir de otras líneas de evidencias (e.g., anatómicas, paleoambientales) con un relativamente alto grado de robustez, por lo que no se efectuarán análisis del estilo de vida en estos taxones (i.e., Erpetosuchidae, Ornithosuchidae, Gracilisuchidae, Puposauroida y Loricata).

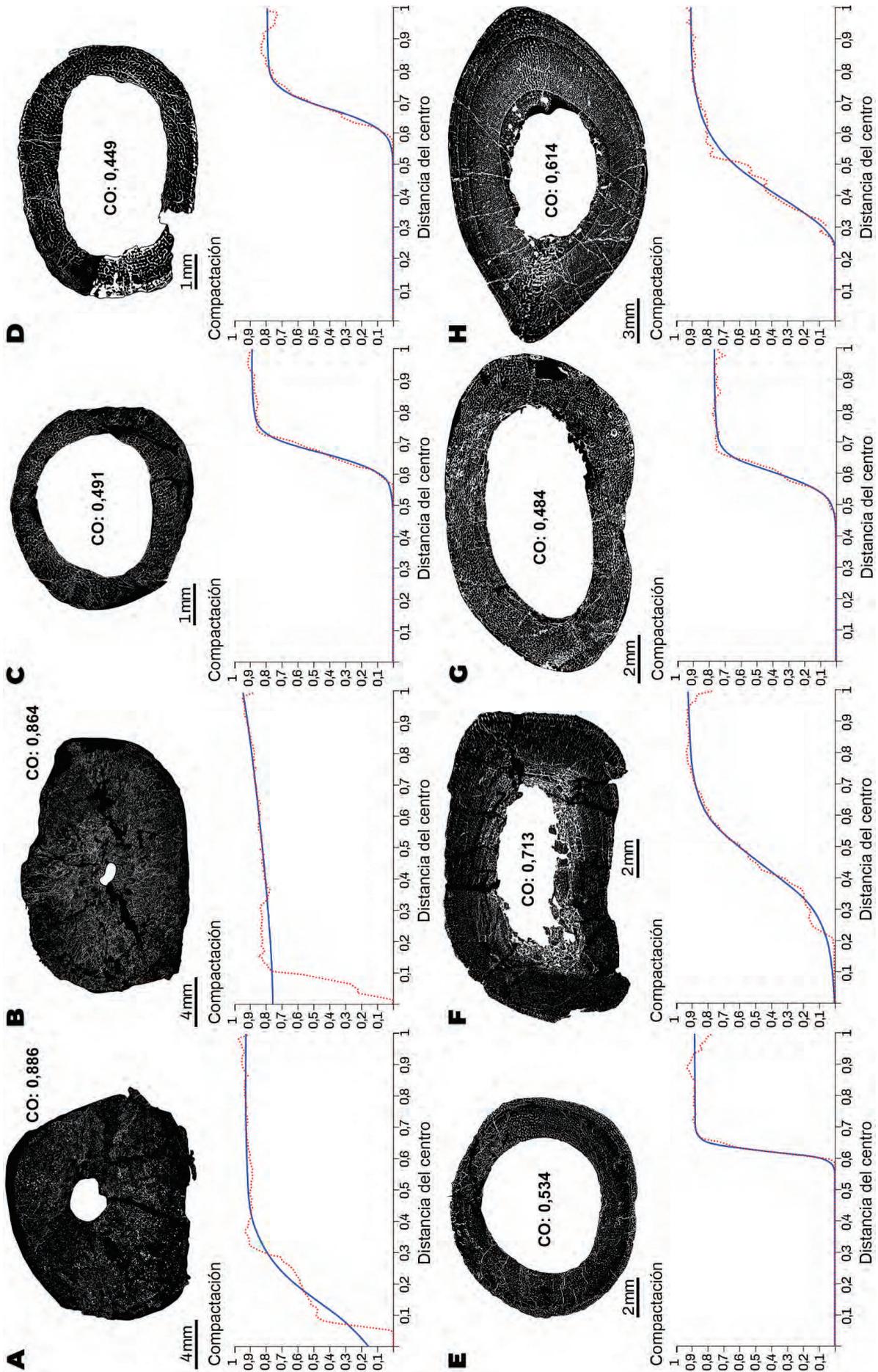
Para los proterocámpsidos, la compactación observada (CO) y el perfil de compactación sólo se obtuvo para el húmero y el fémur de *Proterochampsia barrionuevoi* PVSJ 606, el fémur de *Tropidosuchus romeri* PVL 4602, el húmero y el fémur de *Gualosuchus reigi* PVL 4576, el fémur de *Chanaresuchus bonapartei* PVL 4575 y el fémur de *Pseudochampsia ischigualastensis* PVSJ 567 (Tabla 2, Fig. 54). El MEB, basado en el húmero, arrojó el estado 1, es decir, un hábito anfibio/terrestre para *P. barrionuevoi* PVSJ 606 y *G. reigi* PVL 4576. Por otra parte, el MET, basado en el fémur, resultó en un estilo de vida terrestre (estado 2) para los proterocámpsidos analizados (*Tro. romeri* PVL 4602, *G. reigi* PVL 4576, *P. ischigualastensis* PVSJ 567 y *C. bonapartei* PVL 4575), excepto para *P. barrionuevoi* PVSJ 606, el cual arrojó un hábito acuático (estado 0) (Tabla 2).

En el caso de los aetosaurios, la CO y el perfil de compactación solo se obtuvo para el fémur del holotipo *Aetosauroides scagliai* PVL 2073 (Tabla 2, Fig. 54). El estilo de vida obtenido basado en el fémur de *A. scagliai* PVL 2073 arrojó un estado 2, es decir, se infiere un hábito terrestre.

Tabla 2. Valores de la compactación observada y de los principales parámetros del perfil de compactación de las muestras con estilos de vida debatidos en la literatura, obtenidos con Bone Profiler (Girondot y Laurin, 2003; Gônet et al., 2022). Los estados y hábitos inferidos mediante las secciones del húmero arrojan dos posibles resultados (0= acuático, 1= anfibio/terrestre) (Canoville y Laurin, 2010), mientras que los basados en el fémur arrojan tres posibles resultados (0= acuático, 1= anfibio, 2= terrestre) (Quémeneur et al., 2013). Longitud hocico–cloaca (LHC) de los especímenes: *P. barrionuevoi* PVSJ 606= 464 mm, *Tro. romeri* PVL 4602= 286 mm, *G. reigi* PVL 4576= 352 mm, *C. bonapartei* PVL 4575= 336 mm, *P. ischigualastensis* PVSJ 567= 357 mm, *A. scagliai* PVL 2073= 716 mm. **Abreviaturas:** CO, compactación observada; P, transición del perfil; S, pendiente del perfil.

Taxón y nro. de col.	Elem.	CO	Valores globales/Valores angulares				Estado obtenido	Hábito inferido
			Min.	Máx.	P	S		
Proterochampsidae								
<i>Proterochampsia barrionuevoi</i> PVSJ 606	Húmero	0,886	0,00/0,13	0,93/0,93	0,09/-0,06	0,14/0,24	1	Terrestre/ anfibio
<i>Proterochampsia barrionuevoi</i> PVSJ 606	Fémur	0,864	0,75/0,63	0,99/0,97	0,23/0,20	0,71/0,54	0	Acuático
<i>Tropidosuchus romeri</i> PVL 4602	Fémur	0,491	0,00/0,00	0,89/0,87	0,03/0,00	0,66/0,62	2	Terrestre
<i>Gualosuchus reigi</i> PVL 4576	Húmero	0,449	0,00/0,00	0,83/0,83	0,01/0,00	0,66/0,66	1	Terrestre/ anfibio
<i>Gualosuchus reigi</i> PVL 4576	Fémur	0,534	0,00/0,00	0,88/0,89	0,01/0,00	0,62/0,62	2	Terrestre
<i>Chanaresuchus bonapartei</i> PVL 4575	Fémur	0,484	0,00/0,00	0,77/0,76	0,03/0,00	0,60/0,59	2	Terrestre
<i>Pseudochampsia ischigualastensis</i> PVSJ 567	Fémur	0,713	0,00/0,00	0,92/0,90	0,08/0,05	0,44/0,05	2	Terrestre
Aetosauria								
<i>Aetosauroides scagliai</i> PVL 2073	Fémur	0,614	0,00/0,00	0,78/0,78	0,05/0,02	0,44/0,02	2	Terrestre

Figura 54 (↓). Imágenes binarizadas de las secciones y perfil de compactación de huesos apendiculares de proterocámpsidos (A–G) y aetosaurios (H) obtenidos con Bone Profiler (Girondot y Laurin, 2003; Gônet et al., 2022). También se explicita la compactación observada (CO). Algunas secciones fueron reconstruidas digitalmente para restaurar su forma original. La curva punteada roja representa la trayectoria de compactación a través de la sección, mientras la curva sólida azul representa los resultados de los valores globales del perfil. **A:** húmero de *Proterochampsia barrionuevoi* PVSJ 606. **B:** fémur de *P. barrionuevoi* PVSJ 606. **C:** fémur de *Tropidosuchus romeri* PVL 4602. **D:** húmero de *Gualosuchus reigi* PVL 4576. **E:** fémur de *G. reigi* PVL 4576. **F:** fémur de *Pseudochampsia ischigualastensis* PVSJ 567. **G:** fémur de *Chanaresuchus bonapartei* PVL 4575. **H:** fémur de *Aetosauroides scagliai* PVL 2073.



7. DISCUSIÓN

7.a. Esqueletocronología y variación inter-elemental

El hueso es formado a través de sucesivos procesos de depositación y remoción de tejido óseo (Laurin et al., 2021). De esta manera, en los diferentes elementos óseos, se producen ciclos de depositación y remoción de tejido, que reflejan los procesos de crecimiento que atraviesan los individuos (Buffrénil et al., 2021a; Laurin et al., 2021). En este sentido, tasas de crecimiento altas se relacionan con períodos ambientales favorables, y, por el contrario, bajas tasas se vinculan con períodos de escasez de recursos (Buffrénil et al., 2021a). Estos ciclos quedan plasmados en el tejido como estructuras particulares denominadas marcas cíclicas de crecimiento. Mediante la caracterización y el recuento de estos ciclos es posible estimar la edad de muerte (mínima o máxima) de los individuos. A pesar de que en la literatura se recopilan diversos tipos de marcas de crecimiento, en las muestras del presente trabajo son registradas solo tres tipos: líneas de crecimiento detenido (LCD), annuli y zonas (Buffrénil et al., 2021a). Las LCD marcan el cese completo de la osteogénesis por parte del periostio y es observada en el tejido como una línea concéntrica delgada y oscura (Buffrénil et al., 2021a). Los annuli (annulus en singular) constituyen marcas de crecimiento que reflejan una disminución en la tasa de depositación ósea y se observan como una delgada capa (por lo general de mayor espesor que las LCD) de tejido pseudolamelar o lamelar pobremente vascularizada o avascular (Buffrénil et al., 2021a). También es común observar algunas LCD presentes en el interior de algunos annuli. Por el contrario, las zonas son capas de mayor grosor que los annuli, con una mayor densidad de canales vasculares y formadas por una matriz entretejida que tiene una organización más irregular de las fibras que las observadas en los annuli. Contrario a los annuli, las zonas reflejan períodos de rápida osteogénesis (Buffrénil et al., 2021a). Generalmente, estos dos últimos tipos de marcas de crecimiento se encuentran intercalados en la extensión de la corteza ósea, marcando ciclos sucesivos de escasez (annuli) y disponibilidad (zonas) de recursos (Buffrénil et al., 2021a). Cabe resaltar que, tradicionalmente, cada ciclo observado es interpretado como un período anual. Al conjunto de una zona y un annulus consecutivos se los denomina comúnmente como anillo de crecimiento. Debido a la complejidad del tejido óseo, también es frecuente encontrar la presencia de dos o más tipos de marcas de crecimiento estrechamente espaciadas en la corteza de algunos especímenes. De acuerdo a estudios recientes (Cullen et al., 2021), estas estructuras son reconocidas como

complejo de múltiples líneas de crecimiento detenido (CMLCD) o complejo de múltiples annuli (CMA), y cada complejo, independientemente del número de marcas de crecimiento presentes en él, es interpretado como un único ciclo de crecimiento.

Por otra parte, el registro de marcas de crecimiento suele presentarse de manera irregular entre los elementos óseos (e.g., huesos apendiculares y osteodermos) dentro de un mismo individuo. Esta variación entre diferentes huesos dentro de un mismo ejemplar se denomina variación inter-elemental (también llamada intraesquelética). Este parámetro se ha reconocido tanto en taxones fósiles (e.g., el dinosaurio *Hypacrosaurus stebingeri*) como vivientes (e.g., cocodrilos, lepidosaurios, mamíferos) (Horner et al., 1999; Woodward et al., 2014; Schucht et al., 2021). Precisamente, los elementos óseos examinados en esta tesis muestran en general una alta variabilidad inter-elemental. En consecuencia, se evalúa cuál de estos elementos preserva la mayor cantidad de marcas de crecimiento para emplearlo como herramienta esqueletocronológica confiable y así precisar de mejor manera la edad de muerte de los individuos.

Asimismo, las estimaciones esqueletocronológicas realizadas corresponden a edades mínimas porque las posibles marcas de crecimiento formadas durante etapas ontogenéticas tempranas podrían haber sido borradas por la actividad osteoclástica durante la expansión de la cavidad medular, marcada principalmente en los especímenes donde se presenta la CCI. De esta forma, no es posible definir cuántas marcas de crecimiento se han erosionado. Por lo tanto, la edad obtenida al contar las marcas de crecimiento en los elementos óseos puede estar subestimada y corresponde a la edad mínima de muerte. Del mismo modo, el pobre estado de preservación de algunas muestras debido a condiciones fosildiagnéticas es otro impedimento al momento estimar las edades.

Finalmente, para la estimación de edades en los osteodermos de pseudosuquios estrictamente, se agrega un año más de vida a partir del recuento de marcas de crecimiento en los mismos. Actualmente, se reconoce que, en los cocodrilos, el taxón viviente más cercano filogenéticamente a los especímenes estudiados, los osteodermos comienzan a formar líneas de crecimiento en el segundo año de vida después de la eclosión (Vickaryous y Hall 2008; Vickaryous y Sire, 2009; Dubansky y Dubansky, 2018; English 2018). En este sentido, se extiende esta característica a los pseudosuquios aquí muestreados.

Cuyosuchus huenei

El húmero del ejemplar MCNAM-Pv 2669 cuenta con una gran preservación de las marcas de crecimiento, alcanzando hasta 15 LCD en total. Podría definirse este valor como su edad de muerte, pero en términos mínimos. Debido a la deformación, pobre estado de preservación y moderado grado de remodelación ósea de la sección, es posible que los 15 años

inferidos como edad sean altamente subestimados. Al no poseer otros huesos muestreados (e.g., osteodermos), no es posible precisar la edad de muerte de manera más robusta para este ejemplar, así como tampoco evaluar la variación inter-elemental.

Euparkeriidae

En el osteodermo de *Euparkeria capensis* GPIT-Pv 72025 se registran hasta seis LCD. En consecuencia, se estima una edad mínima de muerte de seis años. Asimismo, las LCD se observan sobre tejido primario, sin indicios de remodelación ósea. Por lo tanto, es posible que la edad mínima obtenida de seis años sea aproximadamente la misma que la edad absoluta de muerte. Este espécimen se encuentra bajo observaciones preliminares y no hay estudios disponibles sobre el mismo, por lo que no es posible realizar análisis comparativos dentro de un mismo individuo. De esta manera, no se puede evaluar la variación inter-elemental.

Doswelliidae

Comparando la costilla dorsal de los ejemplares *Vanclavea campi* GR 138 con sus osteodermos, a partir de estudios previos, se obtiene una edad mínima similar, siendo esta de 10 años (Ponce et al., 2017). De esta forma, puede decirse que tanto los osteodermos como las costillas del taxon examinado son de utilidad en estudios esqueletocronológicos, siendo los primeros ligeramente mejores en este sentido (hasta 13 LCD registradas), dada la ausencia de remodelación ósea (Ponce et al., 2017). Adicionalmente, sólo uno de los cuatro osteodermos analizados del ejemplar GR 138 cuenta con claras marcas de crecimiento (Ponce et al., 2017), lo que muestra una variación histológica inter-elemental que efectivamente puede afectar las inferencias de edades efectuadas a partir de los datos histológicos.

Proterochampsidae

Considerando el número de las marcas de crecimiento presentes en las muestras, la estimación de edad mínima para los especímenes es de al menos un año para *Tropidosuchus romeri* PVL 4602, un año para *Tro. romeri* PVL 4604, dos años para *Tro. romeri* PVL 4606, al menos un año para *Gualosuchus reigi* PVL 4576, 21 años para *Pseudochampsia ischigualastensis* PVSJ 567 (considerando el mayor recuento de LCD a partir del osteodermo de un estudio previo [Cerde et al., 2015]), tres años para *C. bonapartei* CRILAR-Pv 80, dos años para *C. bonapartei* CRILAR-Pv 81, tres años para *C. bonapartei* PULR-V 125, nueve años para *C. bonapartei* PVL 6244 (considerando el mayor recuento de LCD a partir del osteodermo de un estudio previo

[Cerde et al., 2015]), cuatro años para *Chanaresuchus bonapartei* PVL 4575 (considerando el mayor recuento de LCD a partir del osteodermo) y cuatro años para el radinosuquino indet. CRILAR-Pv 488.

Asimismo, en aquellos ejemplares en los que no se cuenta con osteodermos para un marco comparativo tales como *Tropidosuchus romeri* PVL 4602 y *Gualosuchus reigi* PVL 4576, los cuales se encuentran bien preservados y su matriz ósea es prístina, es posible que la edad estimada sea aproximada a la edad absoluta de muerte dada la ausencia de signos de remodelación. Por esta razón, los osteodermos ofrecen un marco más preciso para la determinación de la edad por el bajo grado de reabsorción ósea que se evidencia en ellos, tal como es el caso de *Chanaresuchus bonapartei* PVL 6244 (Cerde et al., 2015), *C. bonapartei* PVL 4575 y *Pseudochampsia ischigualastensis* (Cerde et al., 2015). En estudios previos, osteodermos de otros especímenes de proterocámpsidos también muestran que las marcas de crecimiento se desarrollan mayormente sobre tejido primario (Cerde et al., 2015; Ponce et al., 2017), coincidiendo con lo observado en los ejemplares estudiados en esta tesis. Finalmente, el caso de *Proterochampsia barrionuevoi* resulta excepcional ya que no presenta marcas de crecimiento en la extensión de la corteza, pero se registra la CCE. Tal característica parece no deberse a cuestiones tafonómicas, ya que se observan tanto en el húmero como en el fémur. En consecuencia, no es viable la estimación de edades basadas en estudios histológicos en esta especie, debido a estas particularidades.

Erpetosuchidae

Se examinaron varios ejemplares de *Tarjadia ruthae*, así como diferentes elementos dentro de un mismo individuo. En el fragmento distal del fémur de los especímenes de *T. ruthae* CRILAR-Pv 339 y *T. ruthae* CRILAR-Pv 477 se registraron hasta 10 LCD en el primero, mientras en el segundo no se observaron marcas de crecimiento. Sin embargo, al tratarse de una porción distal del elemento, se describe una amplia expansión de la cavidad medular. En consecuencia, una edad mínima estimada de 10 años para *T. ruthae* CRILAR-Pv 339 debería considerarse altamente subestimada. Por otro lado, aunque en *T. ruthae* CRILAR-Pv 477 no se registraron marcas de crecimiento, la presencia de abundante hueso esponjoso producto de la expansión de la cavidad medular y la CCI denotan un estadio ontogenético relativamente maduro. Asimismo, del individuo *T. ruthae* CRILAR-Pv 478 se examinaron el fémur, la tibia y una costilla dorsal, reconociendo hasta 9, 16 y 22 LCD/annuli respectivamente, mostrando una elevada variación inter-elemental. Sorprendentemente, la costilla, que presenta el peor estado de preservación entre las secciones, cuenta con el mayor número de marcas de crecimiento. De esta manera se estima una edad mínima de muerte de 22 años para este ejemplar. En el ejemplar *T. ruthae* CRILAR-Pv

665 se registraron 10 y dos LCD/annuli en la tibia y la fibula respectivamente, marcando también una importante variación inter-elemental. Finalmente, la alta variabilidad intraesquelética registrada en los individuos CRILAR-Pv 478 (fémur, tibia, costilla dorsal) y CRILAR-Pv 665 (tibia y fibula) parece responder tasas de crecimiento diferenciales en los distintos huesos.

Ornithosuchidae

Se muestrearon tres individuos de *Riojasuchus tenuisiceps* para el estudio de sus huesos apendiculares, PVL 3826, PVL 3827 (holotipo) y PVL 3828. En el primero, se registran siete LCD en el húmero, mientras que en el holotipo se reconocen dos annuli en el húmero y cuatro LCD/annuli en la tibia. En tanto, en el ejemplar PVL 3828 se identifican dos y cuatro LCD en el fémur y la tibia respectivamente. A partir del recuento de la máxima cantidad de marcas de crecimiento observadas en los elementos óseos, se podría deducir que los individuos PVL 3827 y PVL 3828 tienen la misma edad mínima de muerte estimada, cuatro años, mientras que el ejemplar PVL 3826 llegó a los siete años de vida. Esta conclusión podría extrapolarse de igual manera a los osteodermos de otros ejemplares. Las piezas óseas de la coraza de *R. tenuisiceps* PVL 3814 registran un máximo de tres LCD (edad estimada de cuatro años) en la corteza basal. Sin embargo, ésta se halla fuertemente remodelada, por lo que tampoco podría considerarse como una herramienta fiable para estudios esqueletocronológicos. Si bien es factible que la variabilidad inter-elemental registrada en los individuos PVL 3827 (húmero y tibia) y PVL 3828 (fémur y tibia) se encuentre vinculada a tasas de crecimiento diferenciales en los distintos huesos, es posible que responda principalmente a cuestiones fosildiagénicas, ya que se reconocen unas pocas marcas de crecimiento de diferencia entre los elementos.

Aetosauria

Se registran un máximo de ocho LCD/annuli en *Aetosauroides scagliai* CRILAR-Pv 580 (considerando la fibula como el elemento con más marcas de crecimiento), deduciendo una edad de ocho años a la muerte. El fémur y la tibia de *A. scagliai* PVL 2052 conservan seis LCD, mientras que el húmero conserva hasta ocho LCD. Por el contrario, en estudios anteriores, se registran un máximo de 21 LCD en un osteodermo lateral del mismo individuo (Taborda et al., 2013, 2015; Cerda et al., 2018). En tanto, el húmero del ejemplar *A. scagliai* PVL 2059 preserva hasta 12 marcas de crecimiento. Por otra parte, el holotipo de *A. scagliai* PVL 2073 se diferencia de los anteriores porque se registran hasta 10 LCD en el fémur y el húmero. En sus diferentes osteodermos (paramedial, lateral, ventral y apendicular) solo se registra un máximo de cinco LCD (Taborda et al., 2013, 2015; Cerda et al., 2018). A partir de esta característica, se infiere que la

edad mínima de muerte del espécimen PVL 2073 fue de 10 años, en contraste con los 6–7 años propuestos anteriormente con base en el análisis de sus osteodermos (Taborda et al., 2013, 2015). Finalmente, en el individuo *A. scagliai* PVSJ 326, el máximo recuento de marcas de crecimiento es de la tibia, con hasta 14 LCD/annuli, llegando a una edad estimada de 14 años. Cabe destacar que, entre los huesos apendiculares de los aetosaurios muestreados, el registro de marcas de crecimiento y, por ende, la inferencia de edades estimadas, no posee una pauta particular. En ese sentido, no se observa que ningún hueso en específico posea un mayor número de marcas de crecimiento en comparación con otros de un mismo individuo. Finalmente, los elementos apendiculares muestran una alta variabilidad inter-elemental, posiblemente como producto de tasas de crecimiento diferentes en los distintos huesos.

Por otra parte, se evidencia que los osteodermos de *Aetosauroides scagliai* muestran un recuento de LCD irregular respecto a lo encontrado en los huesos apendiculares y no existe un patrón claro respecto a qué elementos conservan un mayor número de estas marcas. Para explicar esta característica, se asume en primer lugar que los osteodermos y los huesos apendiculares en los aetosaurios tenían una correspondencia sincrónica de marcas de crecimiento, como ocurre en la mayoría de los vertebrados, excepto en algunos dinosaurios sauropodomorfos (Waskow y Sander, 2014; Woodruff et al., 2017) y cocodrilos modernos (Vickaryous y Hall, 2008; English, 2018). El patrón discontinuo en el conteo de LCD observado en osteodermos y huesos apendiculares está posiblemente relacionado con el crecimiento particular en los osteodermos de los aetosaurios. Según Cerda et al. (2018), la tasa de reabsorción ósea de la corteza externa en los osteodermos es igual o incluso más pronunciada en las primeras etapas de su desarrollo en comparación con la osteogénesis lateral y medial. Posteriormente, aumenta la tasa de depositación lateral y basal, pero la reabsorción externa se mantiene activa (en menor proporción) para mantener la forma del osteoderma.

Cabe señalar que, mientras que la progresión de la reabsorción ósea primaria en los osteodermos es externa hacia la superficie basal, la misma es centrífuga (desde la médula hacia la corteza de hueso compacto) en la diáfisis media de los huesos apendiculares. El mayor número de LCD en los huesos apendiculares de PVL 2073 en comparación con los osteodermos puede explicarse por la alta tasa de reabsorción ósea en la corteza externa de las piezas dérmicas durante la ontogenia temprana, que posiblemente erosiona las primeras marcas de crecimiento depositadas. El mayor tamaño del individuo PVL 2052 en comparación al PVL 2073 sugiere una edad mucho más avanzada para el primero (Taborda et al., 2013, 2015; Cerda et al. 2018), por lo tanto, es de esperar que se encuentren más LCD en sus osteodermos. La presencia de la CCE y solo unos pocos LCD en PVL 2052 indican que la expansión de la cavidad medular y la reabsorción ósea interna en los huesos apendiculares es más pronunciada que en los osteodermos (que conservan una mayor cantidad de LCD).

En resumen, es probable que el patrón irregular de recuento de marcas de crecimiento (LCD en este caso) en las muestras se explique debido a las diferencias en las tasas de reabsorción ósea primaria en elementos óseos distintivos. Así, se infiere que la reabsorción es más acelerada en las primeras etapas en la corteza externa de los osteodermos, volviéndose más profusa después en los huesos apendiculares (expansión de la cavidad medular).

El caso de *Aetobarbakinoides brasiliensis* CPEZ 168 es similar al de *Aetosauroides scagliai* PVL 2052 en cuanto a que los osteodermos son los elementos que preservan el mayor número de marcas de crecimiento. En el húmero, costilla dorsal y osteodermo se registran tres, cuatro y 10 marcas de crecimiento respectivamente. El osteodermo preserva el mayor número de marcas de crecimiento (mayormente sobre tejido primario), por lo que puede estimarse una edad de muerte de 10–11 años. Sin embargo, de darse la misma irregularidad observada en *A. scagliai* PVL 2052, esta edad, aunque más cercana a la edad real de muerte que la inferida a partir del húmero y la costilla, sigue tratándose de la edad mínima.

Gracilisuchidae

Se examinaron el fémur y un osteodermo dorsal de *Gracilisuchus stipanicorum* CRILAR-Pv 490 y el fémur de *G. stipanicorum* PVL 4597. En el primer ejemplar se registraron dos LCD y en el osteodermo no se observó ninguna marca de crecimiento. No se puede considerar el osteodermo para estudios esqueletocronológicos, ya que por causas propias de la formación del osteodermo y por cuestiones tafonómicas no se conservan marcas de crecimiento. En consecuencia, el fémur es considerado como el mejor elemento para estimaciones de edad. De esta manera, la edad mínima de muerte del individuo es inferida en los dos años. Del ejemplar PVL 4597 no se pueden hacer inferencias esqueletocronológicas debido al pobre estado de preservación de la sección.

Paracrocodylomorpha no-Crocodylomorpha

En el espécimen de *Sillosuchus longicervix* PVSJ 85, a pesar de su relativamente gran tamaño, no se observan marcas de crecimiento en toda la corteza del fémur. Esta característica es visible en huesos apendiculares de dinosaurios sauropodomorfos (e.g., *Patagosaurus fariasi*, *Volkheimeria chubutensis*) y ornitópodos (e.g., *Saurolophus angustirostris*) (Cerde et al.; 2017, Słowiak et al., 2020). De esta manera, resulta evidente que una explicación basada en cuestiones ambientales para el crecimiento particular de *S. longicervix* resultaría improbable, ya que una marcada estacionalidad es registrada en huesos de otras especies que provienen de la misma unidad formacional que *S. longicervix*. Además, múltiples estudios geológicos de carácter

paleoambiental y paleoclimático han inferido un ambiente fluvial dinámico intercalado con ambientes eólicos atravesado por temporadas secas y húmedas para la Formación Ischigualasto (Mancuso et al., 2020, 2021). El crecimiento ininterrumpido de *S. longicervix* parece responder a cuestiones fisiológicas propias del animal.

El registro de marcas de crecimiento en *Fasolasuchus tenax* PVL 3850 es irregular. En este sentido, el fémur muestra solo dos claras LCD, la costilla no presenta ninguna y el osteodermo presenta tres LCD. Sin embargo, la ocurrencia de estas marcas de crecimiento debe considerarse con cierta reserva. En el fémur, por ejemplo, no es posible diferenciarlas claramente por la disposición de las lagunas de osteocitos y la matriz ósea entre los canales circunferenciales adyacentes. Además, en esta sección parece haber sido erosionada la porción subperiosteal de la corteza. Estas condiciones, en conjunto con la expansión de la corteza, pudieron haber removido un gran número de marcas de crecimiento. Por otro lado, en la costilla no se observan estas estructuras porque el tejido se halla altamente remodelado. Así, el tejido Haversiano recubrió las potenciales marcas de crecimiento. En el osteodermo, ocurre algo similar a lo que se observa en el fémur. Se observan tres LCD de manera ligeramente visible. No obstante, resulta difícil diferenciar si el resto de las fibras del tejido conforman marcas de crecimiento o adquieren esa apariencia debido a su alto grado de ordenamiento. Finalmente, considerando el máximo recuento de LCD en *F. tenax* PVL 3850 (sobre el osteodermo), se estiman tres años como edad de muerte. Sin embargo, esta edad parece estar altamente subestimada, ya que en la costilla se registra una CCE. Por otro lado, a pesar de las condiciones tafonómicas e histológicas entre el fémur y la costilla parece existir una diferencia notable en el modo de crecimiento de ambos huesos, ya que el fémur, a pesar de carecer de una porción de la corteza, no muestra los amplios signos de remodelación de la costilla.

En el caso de *Saurosuchus galilei*, se incluyen tres especímenes, la tibia de PVL 2587, un osteodermo dorsal de PVSJ 32 y el fémur de PVSJ 47. En ausencia de otros huesos del esqueleto y dérmicos para cada ejemplar, resulta imposible evaluar la variación inter-elemental y solo se podrán realizar inferencias esqueletocronológicas para cada individuo, ya que no hay solapamiento. En este sentido, el osteodermo de PVSJ 32 presenta un gran número de marcas de crecimiento, hasta 20 LCD, las cuales se distribuyen sobre tejido primario. A pesar de obtener una edad mínima a partir de ellas, sus osteodermos resultan confiables para realizar estudios esqueletocronológicos. De esta manera, se estima una edad mínima del individuo de 21 años. Por otro lado, pese a la enorme remodelación del tejido compacto y la expansión de la cavidad medular, sumadas a la presencia de osteonas secundarias y la CCI de los ejemplares PVL 2587 y PVSJ 47, ambos poseen un relativamente elevado número de marcas de crecimiento, con 11 LCD y 18 LCD/annuli respectivamente. De esta manera, se infiere una edad mínima de muerte,

altamente subestimada, de 11 años para el ejemplar PVL 2587 y 18 años para el individuo PVSJ 47.

Finalmente, para el ejemplar “*Rauisuchia*” indet. CRILAR-Pv 570, a pesar de contar con secciones de la tibia, la fíbula y una costilla dorsal, el registro de marcas de crecimiento es irregular, debido al pobre estado de preservación de las muestras. Solo la costilla dorsal muestra hasta ocho LCD, y una edad estimada de ocho años sería altamente subestimada, principalmente por las condiciones de conservación y el avanzado estado de desarrollo de la cavidad medular.

Crocodylomorpha

Se examinaron el húmero y la ulna de *Triolestes romeri* PVL 2561 y el húmero y el fémur de *Tri. romeri* PVL 3889. Los elementos de *Tri. romeri* PVL 2561 muestran una elevada variación, ya que el húmero preserva cinco LCD y la ulna no exhibe ninguna. De esta manera, considerando el mayor número de marcas de crecimiento preservadas, se estima una edad mínima de cinco años para este espécimen. En contraste, el húmero y el fémur de *Tri. romeri* PVL 3889 presentan una única LCD en la corteza, por lo que se estima un año de edad mínima de muerte. De esta manera, se reconoce una variabilidad inter-elemental dispar entre ambos individuos. Evaluando el registro de marcas de crecimiento en *Tri. romeri*, no se observa un patrón esqueletocronológico en particular, es decir, ningún hueso en específico muestra un mayor número de marcas de crecimiento en comparación con otros.

En resumen, la variación de edades inferidas en los taxones examinados muestra una amplia variación esqueletocronológica. De acuerdo a los datos obtenidos, se registra un amplio rango de edades, de hasta 20 años, incluyendo por ejemplo *Tropidosuchus romeri* (PVL 4602, un año de edad) y *Saurosuchus galilei* (PVSJ 32, 21 años de edad). Tal variación no está exclusivamente vinculada a patrones en el tamaño de los taxones, es decir, especies de mayor tamaño poseen una longevidad mayor. Así, se estima que *Pseudochampsia ischigualastensis* (PVSJ 567), una especie de talla relativamente pequeña en comparación con *S. galilei*, también vivió por lo menos hasta los 21 años de edad (Cerde et al., 2015). Asimismo, las marcas de crecimiento registradas en las muestras exhiben una pauta fuertemente cíclica. A diferencia de otros arcosaurios, en donde a menudo se registran CMLCD o CMA, por ejemplo, en *Tyrannosaurus rex* (Cullen et al., 2021); en los taxones estudiados en esta tesis, no se observan estos complejos y cada LCD/annuli individual parece tener correspondencia con un único ciclo anual de crecimiento. Finalmente, la variación inter-elemental encontrada no sigue un patrón particular, ya sea del zeugopodio o del estilopodio. La distribución de marcas de crecimiento entre diferentes

huesos en un mismo individuo es más bien azarosa, es decir, ningún elemento apendicular en específico muestra un número mayor de marcas de crecimiento respecto a otro/s.

7.b. Maduración

Brochu (1996) mencionó que la madurez refleja el grado relativo de desarrollo de un individuo que se puede establecer sobre la base de eventos particulares de la historia de vida del animal (e.g., la madurez sexual o madurez esquelética). Para evaluar el grado de madurez, se emplea tanto información microestructural como morfológica. Si la madurez sexual (i.e., la etapa en la que el individuo es capaz de reproducirse) ocurre antes de alcanzar la madurez esquelética, se puede evidenciar a nivel histológico a partir de una reducción drástica en las tasas de aposición del hueso cortical (Castanet y Báez, 1991; Chinsamy-Turan, 2005; Khonsue et al., 2010). Tal variación se puede detectar por una transición distintiva de hueso entretejido a hueso pseudolamelar o lamelar y por una disminución en el espacio entre las líneas de crecimiento (Castanet y Báez, 1991; Chinsamy-Turan, 2005; Khonsue et al., 2010). Con la excepción de los terópodos avianos, se ha considerado que la madurez sexual en los arcosaurios precede a la madurez esquelética (e.g., Lee y Werning, 2008; Scheyer et al., 2010; Cerda et al., 2017). La madurez somática se puede precisar por la presencia de una capa circunferencial externa (CCE), también llamado sistema fundamental externo (SFE). Esta estructura consiste en una capa distintiva avascular o pobremente vascularizada de hueso lamelar/pseudolamelar que contiene varias marcas de crecimiento estrechamente espaciadas (annuli/LCD), y se forma en la porción más externa del hueso cortical (Chinsamy-Turan, 2005). Esta característica histológica, comúnmente reportada en arcosaurios, refleja el cese de cualquier crecimiento perióstico significativo en formas con crecimiento determinado (e.g., Klein y Sander, 2008; Sander et al., 2010; Cerda et al., 2017; Rainwater, 2021). De esta manera, la ausencia de la CCE/SFE en general sugiere que el elemento óseo no ha alcanzado la madurez somática (Woodward et al., 2011).

Por otra parte, la madurez esquelética se infiere utilizando información morfológica. Generalmente se emplean diferentes marcadores morfológicos para determinar la madurez esquelética, por ejemplo, la fusión entre las epífisis y las diáfisis de los huesos largos o la presencia de dientes temporales y patrones de erupción dental (Griffin et al., 2020), además por supuesto, de la evaluación de las diferencias entre el tamaño de diferentes individuos de un taxón específico. En este sentido, las suturas neurocentrales también son consideradas como una característica común para evaluar los estados de maduración del esqueleto en grupos fósiles. En estos estudios, se precisa el grado y la dirección de los cierres para inferir el estadio ontogenético (Irmis, 2007; Griffin, 2018; Poust et al., 2020). Sin embargo, este parámetro ha mostrado resultados ambiguos para evaluar etapas ontogenéticas para varios grupos de vertebrados (Irmis,

2007; Griffin et al., 2020). A pesar de ello, ofrece, al menos, una buena aproximación y se ha empleado repetidamente en el pasado y en la actualidad (e.g., Fostowicz-Frelik y Sulej, 2010; Gallina, 2011; Malafaia et al., 2016; Garcia Marsà et al., 2017; Heinrich et al., 2021).

Los estudios que combinan análisis osteohistológicos y anatómicos para inferir diferentes eventos en la ontogenia de taxones fósiles de arcosaurios son relativamente pocos en la literatura (e.g., Ikejiri, 2012; Bailleul et al., 2016). Por este motivo, a continuación, se examinan los aspectos relativos a la madurez de todos los especímenes muestreados considerando únicamente huesos apendiculares o axiales, especificando cuando se halle disponible la serie vertebral para la descripción de las suturas neurocentrales.

Cuyosuchus huenei

El ejemplar cuenta con una única sección y no hay información vinculada a las suturas neurocentrales en la literatura. La muestra MCNAM-Pv 2669 exhibe un gran número de marcas de crecimiento, cuya distancia entre ellas disminuye hacia la corteza más externa. Sobre ésta última, también se registra la CCE. De este modo, *C. huenei* parece haber alcanzado la madurez sexual y somática. No obstante, en futuros estudios, sería deseable apreciar la serie vertebral, ya que este ejemplar cuenta con una columna relativamente completa (aunque están severamente afectadas por procesos fosildiagnéticos) (Desojo et al., 2002), y determinar el grado de desarrollo de las suturas neurocentrales.

Euparkeriidae

Se estimó una edad mínima de 6–7 años de muerte para *Euparkeria capensis* GPIT-Pv 72025, basada en la cantidad de LCD presentes en la corteza externa. Como se mencionó anteriormente, no se cuenta con información disponible sobre el resto del individuo. Sin embargo, otros estudios paleohistológicos se han realizado sobre diferentes ejemplares de *E. capensis*. Botha-Brink y Smith (2011) examinaron el fémur, húmero y tibia de cinco individuos de *E. capensis*. Su presunta edad adulta se relaciona con la histología, ya que se reportan indicios de remodelación, bajas tasas de osteogénesis y la presencia de varias LCD y annuli en la corteza. Bajo este marco comparativo, no es posible inferir una etapa ontogenética en particular o marcar un evento de maduración en específico para el ejemplar GPIT-Pv 72025. No obstante, debido al relativamente bajo recuento de LCD en comparación con otros especímenes, es factible que su crecimiento no se haya desarrollado por completo, sino que era capaz de continuar con el mismo.

Doswelliidae

La ausencia de una CCE en la costilla de *Vancleavea campi* GR 138, en conjunto con la presencia de varias marcas de crecimiento que se acumulan en la región superiosteal de la corteza, podrían indicar una maduración sexual pero no somática en este ejemplar. En ausencia de elementos apendiculares disponibles, estas inferencias son de carácter preliminar.

Proterochampsidae

Respecto a *Proterochampsia barrionuevoi* PVSJ 606, la presencia de una CCE indica el cese del crecimiento somático. Del mismo modo, no se observa una modificación en la tasa de depositación ósea ni otras marcas de crecimiento, más que las reconocidas en la CCE. En consecuencia, no es posible estimar una etapa de madurez sexual en el espécimen. Adicionalmente, este ejemplar conserva el esqueleto axial casi completo. En el mismo, las suturas neurocentrales se hallan abiertas en toda la secuencia vertebral (Trotteyn et al., 2011). De esta manera, se identifica a *P. barrionuevoi* PVSJ 606 como un ejemplar inmaduro considerando el criterio de las suturas neurocentrales. Como se observa, este individuo en particular, muestra eventos de maduración dispares. Si bien parece haber alcanzado su máximo crecimiento, esqueléticamente es inmaduro, ya que sus vértebras no se han terminado de fusionar. De otra manera, la maduración somática claramente precede a la maduración esquelética. Esta característica se encuentra escasamente registrada en los tetrápodos, ya que en general tienen correspondencia temporal, es decir, suelen presentarse más o menos al mismo tiempo en la ontogenia de un individuo (Padian y Stein, 2013). Entre los grupos que muestran las suturas neurocentrales abiertas o parcialmente fusionadas con un aparente estado avanzado de desarrollo se incluyen los rincosaurios (Heinrich et al., 2021), los coristeoderos (Seiffert, 1973; Evans, 1991; Ezcurra et al., 2016), ictiosaurios, sauropterigios (Rieppel, 1989) y el dinosaurio *Spinosaurus* (Evers et al., 2015). Excepto los rincosaurios, en la mayoría de estos taxones se infirió un hábito acuático o anfibio. Asimismo, este es el mismo estilo de vida estimado para *P. barrionuevoi* (ver sección 7.d.: “Estilos de vida” en este capítulo), por lo que es posible que la desarticulación completa de los arcos neurales con los centros vertebrales en un estado avanzado en la ontogenia responda a cuestiones anatómicas vinculadas a la locomoción y movimiento de la columna en un medio acuático.

En el caso de *Tropidosuchus romeri*, los especímenes PVL 4602, PVL 4604 y PVL 4604 no muestran una CCE, lo cual sugiere que no alcanzaron la madurez somática. En tanto, debido a la ausencia o bajo número de marcas de crecimiento registradas, no es posible estimar de manera relativamente precisa la madurez sexual. Sin embargo, en el espécimen PVL 4604 se

registra una transición de una matriz entretejida a una pseudolamelar en la corteza del fémur. Esta característica indica una desaceleración en la tasa de depositación ósea, posible señal de un estado temprano de madurez sexual. Además, la presencia de la CCI en este individuo y en el ejemplar PVL 4606 denota cierto grado de desarrollo ontogenético. De acuerdo al grado de fusión de las suturas neurocentrales, se cuenta con información disponible de la serie vertebral de PVL 4602 obtenida de primera mano, mientras que los datos de los dos ejemplares restantes, PVL 4604 y PVL 4606, fueron provistos externamente (Mamani comm. pers. 2023). En las regiones cervicales, las vértebras se encuentran parcialmente fusionadas, mientras que, hacia la región dorsal, las suturas neurocentrales se encuentran cerradas por completo. Asimismo, la dirección de cierre caudal–cervical observada en *Tro. romeri* es la misma que la registrada en cocodrilos (Ikejiri, 2012) y en otros proterocámpsidos previamente estudiados (Ezcurra et al., 2019; Garcia Marsà et al., 2020b). Por lo tanto, en los tres especímenes es factible inferir que no alcanzaron la madurez somática ni sexual completa (en el ejemplar PVL 4604 es factible considerar un incipiente desarrollo de la madurez sexual), pero se encontraban próximos a alcanzar la madurez esquelética. De esta manera, se observa que las características reconocidas en la microestructura de los huesos apendiculares tienen una correspondencia en los rasgos anatómicos, al menos de manera parcial. En este sentido, se estima que los tres ejemplares de *Tro. romeri* muestreados, PVL 4602, PVL 4604 y PVL 4604, son individuos ontogenéticamente inmaduros.

El ejemplar de *Gualosuchus reigi* examinado, PVL 4576, está caracterizado por la presencia uniforme de hueso fibrolamelar y la ausencia de cualquier tipo de marca de crecimiento y evidencia de remodelación ósea en sus huesos apendiculares. De esta manera, se presume que no ha alcanzado la madurez sexual. Del mismo modo, tampoco se registra una CCI, ni una CCE, por lo que se podría inferir que tampoco ha logrado la madurez somática. Este espécimen preserva la secuencia vertebral presacra completa, por lo que es posible evaluar el grado de cierre de las suturas neurocentrales. Estas se encuentran completamente cerradas en la secuencia preservada. De este modo, si se asume que la dirección de cierre caudal–cervical es compartida por todos los proterocámpsidos (Ezcurra et al., 2019; Garcia Marsà et al., 2020b), se presume que la madurez esquelética precede tanto a la madurez somática, como a la madurez sexual. Esta característica, muestra el sentido inverso de maduración reportado en la mayor parte de los tetrápodos (excepto en las aves), ya que en general, la madurez sexual precede a la esquelética o somática (Padian y Stein, 2013).

El fémur del holotipo de *Pseudochampsia ischigualastensis*, PVSJ 567, muestra un crecimiento a una tasa relativamente lenta y presenta varias LCD, cuyas distancias se acortan a medida que se aproximan a la porción más externa de la corteza. Estas características señalan un posible estado de madurez sexual. Asimismo, debido a la ausencia de una CCE, se estima que el individuo no alcanzó la madurez somática, al menos por completo. No obstante, la distribución y

el elevado número de LCD en la porción más exterior de la corteza podrían indicar un incipiente desarrollo de la madurez somática. Por otra parte, este individuo conserva la mayor parte del esqueleto axial, en el que las suturas neurocentrales se encuentran abiertas. Evaluando estos parámetros, se estima que *P. ischigualastensis* PVSJ 567 alcanzó la madurez sexual, y no logró la madurez somática ni esquelética.

Finalmente, la ausencia de una CCE en todos los especímenes de *Chanaresuchus bonapartei* examinados, PULR-V 125, PVL 4575, PVL 6244, CRILAR-Pv 81; y en Rhadinosuchinae indet. CRILAR-Pv 488, indica que estos individuos no alcanzaron la madurez somática. En cuanto a la madurez sexual, no se puede encontrar evidencia que respalde el desarrollo de la madurez sexual en ninguna de las muestras examinadas debido al bajo número de marcas de crecimiento que exhiben los ejemplares, excepto en *C. bonapartei* PVL 6244. En este individuo, se registran hasta seis marcas de crecimiento dispersas en la corteza del húmero y el fémur. Además, se registran capas estratificadas de hueso entretejido y pseudolamelar, evidenciado tasas de crecimiento rápidas y lentas respectivamente. Adicionalmente, en la costilla se reporta hueso entretejido seguido de hueso pseudolamelar/lamelar en su ontogenia. En este sentido, es posible inferir que este ejemplar ha alcanzado la madurez sexual. En resumen, la histología de los huesos largos de *C. bonapartei* PULR-V, 125, PVL 4575, *C. bonapartei* CRILAR-Pv 81 y Rhadinosuchinae indet. CRILAR-Pv 488 indica que estos individuos no alcanzaron la madurez somática ni sexual antes de su muerte, en contraste con *C. bonapartei* PVL 6244 que parece haber logrado, al menos, la madurez sexual.

Los parámetros de madurez deducidos anteriormente de la histología ósea sólo se pueden evaluar con variables anatómicas de madurez en los ejemplares *Chanaresuchus bonapartei* PVL 4575, *C. bonapartei* PVL 6244 y Rhadinosuchinae indet. CRILAR-Pv 488. Los individuos PVL 4575 y PVL 6244 preservan la secuencia presacra, mientras que CRILAR-Pv 488, si bien no presenta la serie vertebral completa, cuenta con vértebras de las diferentes regiones de la columna (Ezcurra et al., 2019). Los especímenes *C. bonapartei* PVL 4575 y *C. bonapartei* PVL 6244 exhiben las suturas neurocentrales completamente cerradas en la secuencia, aunque PVL 6244 muestra una sutura parcialmente cerrada en la primera vértebra cervical conservada. Por otra parte, CRILAR-Pv 488 exhibe las suturas de la región cervical abiertas, las de la región dorsal abiertas o parcialmente cerradas y las de la región caudal fusionadas por completo (Ezcurra et al., 2019). Por lo tanto, se infiere que *C. bonapartei* PVL 4575 y *C. bonapartei* PVL 6244 estuvieron relativamente cerca de alcanzar la madurez esquelética al momento de su muerte, desde una perspectiva anatómica, a diferencia de Rhadinosuchinae indet. CRILAR-Pv 488, cuyo estado de madurez esquelética es incompleto. De esta manera, se observa una variación en el desarrollo de los diferentes estados madurativos, considerando marcadores anatómicos, en los individuos *C. bonapartei* PVL 4575 y *C. bonapartei* PVL 6244, aunque ambos ejemplares

coinciden en la ausencia de la madurez somática. Mientras que en *C. bonapartei* PVL 4575, el desarrollo de la maduración sexual y esquelética se infiere en el sentido inverso a como ocurre en la mayoría de los tetrápodos (i.e., maduración esquelética previa a la maduración sexual tardía) y es similar a lo reportado en las aves (Padian y Stein, 2013), en *C. bonapartei* PVL 6244 se ha alcanzado la madurez sexual antes o al mismo tiempo, de la esquelética.

Erpetosuchidae

Si bien se examinaron cuatro especímenes de la especie *Tarjadia ruthae*, a fines prácticos para el estudio de los estados madurativos, el fémur seccionado de los especímenes CRILAR-Pv 339 y CRILAR-Pv 477 no resulta útil para los mismos, ya que se extrajeron de la región de la metáfisis y no muestra la totalidad del crecimiento de los individuos. Por su parte, los especímenes CRILAR-Pv 478 y CRILAR Pv-665 preservan, a grandes rasgos, el mismo patrón de maduración. La distancia entre marcas de crecimiento sucesivas disminuye hacia la región subperiosteal, así como la matriz ósea entretejida se transforma a una matriz pseudolamelar o lamelar, con ligeras variaciones, en cada elemento. En consecuencia, se infiere que los individuos CRILAR-Pv 478 y CRILAR Pv-665 alcanzaron la madurez sexual y, en ausencia de una CCE, no lograron la madurez somática.

Asimismo, solo el ejemplar CRILAR-Pv 478 presenta gran parte de la columna preservada. En este sentido, muestra la mayor parte de la serie pre y postsacra. No obstante, la mayoría de las vértebras de la región dorsal se encuentran cubiertas por sedimentos, otros huesos y osteodermos, imposibilitando su observación. Así, la región caudal presenta solo los arcos neurales preservados asociados a varios osteodermos dorsales, y parece ser que los centros vertebrales se desarticulaban como producto de procesos fosildiagenéticos. A partir de esta condición, se asume que los arcos neurales y los centros vertebrales no estaban fusionados al momento de muerte del individuo, es decir, las suturas neurocentrales se encontraban abiertas y las vértebras se desarticulaban siguiendo la línea de la sutura como un plano natural de debilidad. Por otra parte, la serie cérico-dorsal preservada, exhibe un mayor grado de fusión que las caudales, presentándose la mayoría parcialmente cerradas y en las vértebras anteriores, la fusión es completa. De este modo, la dirección de fusión de la columna se infiere en sentido cervical-caudal, la dirección inversa a la reportada en cocodrilos (Ikejiri, 2012). De esta manera, se estima que en el ejemplar *Tarjadia ruthae* PVL 478 murió luego de alcanzar la maduración sexual, aunque no así la esquelética y que la primera ocurrió antes de la completa fusión de las suturas neurocentrales de toda la columna. En consecuencia, el patrón de maduración es el mismo que el registrado en la mayoría de los tetrápodos (Padian y Stein, 2013)

Ornithosuchidae

En ninguno de los ejemplares de *Riojasuchus tenuisiceps* que cuentan con huesos apendiculares (i.e., PVL 3826, PVL 3827 y PVL 3828) se observa una clara CCE. De esta forma, se estima que la maduración somática no había sido alcanzada por los individuos. De igual manera, la presencia de solo algunas marcas de crecimiento en los ejemplares PVL 3827 y PVL 3828 (cuatro en la tibia y dos en el fémur respectivamente) y con una distancia constante entre ellas indica que madurez sexual en ambos individuos no fue alcanzada. El caso del individuo PVL 3826 es atípico, ya que no muestra ninguna variación en la disposición de las fibras intrínsecas (organizadas en un patrón pseudolamelar uniforme) pero exhibe varias LCD/annuli agrupadas principalmente en la región perimedular. En este sentido, no es posible evaluar con precisión el desarrollo de la madurez sexual en este individuo, por las características ambiguas reconocidas.

Por otra parte, estudios morfológicos y observaciones de primera mano basados en el ejemplar PVL 3827 muestran que las suturas neurocentrales se hallan abiertas en las regiones caudal, dorsal y en las últimas vértebras cervicales (Baczko et al., 2020), mientras que están cerradas en la mayoría de las vértebras cervicales. Curiosamente, a partir de esta característica, se estima que la dirección de cierre de las suturas neurocentrales es cervical-caudal, el patrón inverso registrado en los cocodrilos actuales (Ikejiri, 2012) y el mismo que el observado en Erpetosuchidae. De esta manera, se infiere que la maduración esquelética a nivel anatómico apenas había dado inicio en el ejemplar PVL 3827 y es anterior a la madurez sexual. Así, se infiere que la fusión de las suturas neurocentrales en la región cervical ocurre previamente al desarrollo de la maduración sexual y somática en PVL 3827. Finalmente, el ejemplar PVL 3826 no preserva la columna, y, si bien el ejemplar PVL 3828 conserva gran parte del esqueleto axial, este se encuentra deformado, cubierto por sedimento, osteodermos y otros fragmentos óseos, haciendo imposible la observación de las suturas neurocentrales.

Aetosauria

Los huesos apendiculares de los especímenes de *Aetosauroides scagliai* muestran, a grandes rasgos, un patrón de maduración ligeramente variable. Los resultados respecto a la maduración somática de los ejemplares examinados son más bien ambiguos. Mientras que en PVL 2052 y PVSJ 326, se observa claramente una gruesa CCE depositada en la porción más externa de la corteza, la misma está ausente en CRILAR-Pv 580, PVL 2059 y PVL 2073. Por lo tanto, solo PVL 2052 y PVSJ 326 corresponden a individuos somáticamente maduros. Estos resultados son consistentes con estudios previos que proponen que PVL 2052 es más longevo que otros especímenes, tales como PVL 2073 (Heckert y Lucas, 2002; Taborda et al., 2013, 2015).

Asimismo, todos los ejemplares muestran una reducción en el espacio entre las LCD desde el interior hacia el exterior de la corteza, lo que sugiere que todos alcanzaron la madurez sexual al momento de muerte. Tal reducción en la tasa de crecimiento también se evidencia por la mayor cantidad de hueso pseudolamelar en la corteza externa de todos los elementos muestreados en contraste con la matriz entretejida o similar a la entretejida en las regiones perimedulares. La edad inferida de madurez sexual (~10 años) es aproximadamente la misma que la de los cocodrilos modernos (excepto en el ejemplar CRILAR-Pv 580), que alcanzan la madurez sexual a los 10–12 años de vida en promedio (Grigg y Kirshner, 2015). De acuerdo con los tamaños estimados de algunos individuos, es posible inferir que el holotipo PVL 2073 (longitud estimada: 1,39 m) alcanzó la madurez sexual en algún momento antes de alcanzar el ~57% de la talla completa de PVL 2052 (longitud estimada: 2,42 m) (Paes-Neto et al., 2021), que representa el tamaño máximo inferido para esta especie y del cual también se estima que alcanzó la madurez sexual.

Respecto al grado de fusión de las suturas neurocentrales y a la orden secuencial de la misma (i.e., de cervical a caudal o viceversa), solo se dispone información relativa al holotipo de *Aetosauroides scagliai* (PVL 2073) (Heckert y Lucas, 2002; Irmis, 2007; Taborda et al., 2015). Este individuo muestra que las suturas neurocentrales están abiertas en las vértebras cervicales y dorsales (Irmis, 2007) pero cerradas en las caudales (Taborda et al., 2015), indicando una dirección de cierre caudal–cervical. Combinando estos datos anatómicos con los histológicos, es posible inferir que la madurez sexual precede a la completa fusión neurocentral de las vértebras precaudales, como ocurre en los cocodrilos actuales y la mayoría de los tetrápodos (Ikejiri, 2012; Padian y Stein, 2013). Con esta información y las medidas comparativas antes mencionadas, el holotipo de *A. scagliai*, PVL 2073 puede definirse como un juvenil–subadulto.

En el caso del húmero de *Aetobarbakinoides brasiliensis* CPEZ 168, debido al bajo número de marcas de crecimiento (solo tres LCD), no es posible inferir el desarrollo de madurez sexual. Tampoco se observa una CCE, por lo que el individuo no alcanzó la madurez esquelética. En este sentido, los parámetros de maduración para *A. brasiliensis* CPEZ 168 pueden resumirse en la ausencia de madurez esquelética y sexual.

Gracilisuchidae

Ambos especímenes de *Gracilisuchus stipanicorum*, CRILAR-Pv 490 y PVL 4597 carecen de la CCE en el fémur, por lo que se infiere que no alcanzaron la madurez somática. Del mismo modo, debido al registro de marcas de crecimiento, en el ejemplar CRILAR-Pv 490, se deduce que este no logró la madurez sexual. En el caso del individuo PVL 4597, debido a su pobre estado de preservación, es posible que las marcas de crecimiento se hayan visto

erosionadas, por lo que no es posible estimar el desarrollo de la madurez sexual. Adicionalmente, Lecuona et al. (2017) reconocieron que la dirección de cierre de las suturas neurocentrales es cervical-caudal en el ejemplar CRILAR-Pv 490 y las mismas se encuentran fusionadas. De este modo, en este ejemplar en particular, la madurez esquelética precede a la madurez somática, y en tanto, la madurez sexual no fue posible de precisar.

Paracrocodylomorpha no-Crocodylomorpha

Las características del tejido óseo en el fémur de *Sillosuchus longicervix* PVSJ 85 son compatibles con un estadio inmaduro considerando todos los parámetros de maduración aquí discutidos. Respecto a la maduración sexual, no se registran marcas de crecimiento ni modificaciones en la matriz ósea, por lo que se asume que la misma no fue alcanzada. En relación a la madurez somática, no se reconoce una CCE, por lo que también se infiere que tampoco logró la madurez somática. No se cuenta con datos sobre la caracterización de las suturas neurocentrales. No obstante, debido a las particularidades del tejido óseo de este espécimen (i.e., complejo fibrolamelar uniforme y corteza ininterrumpida por marcas de crecimiento), es posible que los estados madurativos inferidos no reflejen de manera clara aspectos de la ontogenia del individuo.

Por otra parte, los huesos apendiculares de los individuos de *Saurosuchus galilei* muestreados; PVL 2557 (tibia) y PVSJ 47 (fémur), exhiben los mismos patrones de maduración en general. En este sentido, ambas secciones cuentan con un gran número de marcas de crecimiento con un espaciado decreciente hacia la corteza subperiosteal y una transición gradual de hueso entretejido a hueso pseudolamelar. De este modo, se infiere que ambos individuos alcanzaron la madurez sexual y debido a la ausencia de la CCE, también se estima que no lograron la madurez somática. Por otra parte, el ejemplar PVL 2557 preserva solo algunas vértebras de la región pre y postsacra, insuficientes para determinar el grado de desarrollo de las suturas neurocentrales. De manera preliminar, es posible que estos individuos hayan sido capaces de continuar con su crecimiento, al menos levemente, ya que no alcanzaron las dimensiones del espécimen de mayor tamaño estimado, PVL 615 (Trotteyn et al., 2011). Por otra parte, si bien no se cuenta con secciones de los elementos apendiculares del ejemplar PVSJ 32, las características histológicas del osteodermo revelan una edad relativamente avanzada, de hasta 21 años. Adicionalmente, este individuo ha sido reconocido como un ejemplar relativamente joven y esqueléticamente inmaduro, considerando que la mayoría de las suturas neurocentrales de la serie vertebral (excepto en las cervicales anteriores, que se encuentran parcialmente fusionados) están abiertas (Trotteyn et al., 2011). Estas observaciones refuerzan la hipótesis de una edad altamente subestimada para los individuos PVL 2557 y PVSJ 47.

Respecto a *Fasolasuchus tenax* PVL 3850, solo la costilla muestra una clara CCE bien desarrollada. El tejido subperiosteal del fémur de este ejemplar fue erosionado, por lo que es posible que también presentara una CCE, pero que la misma haya sido destruida. En consecuencia, es posible inferir que *F. tenax* PVL 3850 alcanzó la madurez esquelética. Esta inferencia se ve reforzada por otros marcadores morfológicos registrados de primera mano. *Fasolasuchus tenax* PVL 3850 exhibe la serie vertebral casi completa y en todas las vértebras las suturas neurocentrales se encuentran completamente soldadas. Por otra parte, no es posible postular grado alguno de desarrollo de la madurez sexual, ya que ambos elementos presentan, por un lado, la ausencia de gran parte de la corteza (fémur) y remodelación ósea de alto grado (costilla). Estas condiciones impiden el reconocimiento fiable de las marcas de crecimiento y, por lo tanto, cualquier inferencia relativa a la madurez sexual.

Crocodylomorpha

Los análisis de la histología de los dos ejemplares de *Trialestes romeri* PVL 2561 y PVL 3889, revelan una ligera variación intraesquelética entre ambos especímenes respecto a los estados madurativos. En este sentido, el individuo PVL 2561 presenta en el húmero una composición de hueso entretejido, intercalado con una delgada capa de hueso pseudolamelar y algunas LCD estrechamente agrupadas en la región subperiosteal, mientras la ulna presenta una constitución uniforme por el complejo fibrolamelar y carente de marcas de crecimiento. A pesar de esta variación observada, debido al bajo número de marcas de crecimiento y la predominancia de matriz entretejida, se infiere que PVL 2561 no alcanzó la madurez sexual ni tampoco la madurez somática, ya que no se registra una CCE. En el individuo PVL 3889, la variación entre el fémur y el húmero es menor. Si bien se reconoce una leve diferencia entre la matriz de ambos huesos, una única LCD es registrada en la región perimedular de los dos elementos. De esta manera, y del mismo modo que en el ejemplar PVL 2561, se infiere que el espécimen PVL 3889 no logró la madurez sexual, y, en ausencia de una CCE, tampoco alcanzó la madurez somática.

El espécimen PVL 3889 preserva gran parte de la serie vertebral, incluyendo la región presacra, sacra y algunas vértebras post sacras. En la mayoría de las vértebras, las suturas neurocentrales están completamente cerradas, excepto en algunas dorsales presacras, en las que se describe parcialmente cerrada, denotando una madurez esquelética casi completa. De este modo, la dirección de cierre de las suturas se infiere en sentido caudal–cervical. Combinando estos datos con la información histológica, se estima que la maduración esquelética en el individuo PVL 3889 es previa a la madurez sexual y somática. Estos eventos de maduración reportan el sentido inverso en el patrón registrado en la mayoría de los tetrápodos (madurez sexual seguida de madurez esquelética/somática) (Padian y Stein, 2013).

En un análisis general, los patrones de maduración en los taxones examinados son altamente variables, incluso dentro de grupos más inclusivos, tales como Proterochampsidae (Tabla 3). En este último, el inicio de la madurez esquelética y/o somática guarda correspondencia con un estado desarrollado de la madurez sexual, por ejemplo, en *Pseudochampsia ischigualastensis*; mientras en otros individuos, tales como *Tropidosuchus romeri*, la maduración esquelética precede a la madurez sexual. En Pseudosuchia, el escenario también muestra características dispares. Por un lado, en Erpetosuchidae (*Tarjadia ruthae*), Ornithosuchidae (*Riojasuchus tenuisiceps*) y Aetosauria (*Aetosauroides scagliai*) la madurez sexual parece alcanzarse antes, o al menos, en sincronía con el comienzo de fusión de algunas suturas neurocentrales (Tabla 3). En contraste, en Gracilisuchidae (*Gracilisuchus stipanicorum*) y en Crocodylomorpha tempranos (*Trialestes romeri*) la madurez esquelética es anterior al desarrollo de la madurez sexual (Tabla 3). Estos resultados inferidos en Pseudosuchia deberían considerarse preliminares, debido al escaso número de especímenes muestreados, a diferencia de lo reportado en Proterochampsidae. No obstante, la ocurrencia de un patrón de maduración similar a las aves (i.e., madurez somática/esquelética que antecede a la madurez sexual) parece haber surgido independientemente varias veces en Archosauriformes no-Avemetatarsalia. Otra posibilidad para explicar la ausencia de la presunta madurez sexual en individuos esqueléticamente maduros es que las características histológicas en realidad no reflejan haber alcanzado esta etapa ontogenética en particular. En consecuencia, es probable que la reducción en el espaciamiento de las marcas de crecimiento y la transición del tipo de matriz (i.e., de crecimiento óseo rápido a lento) no tengan correspondencia con la señalización de la madurez sexual.

7.c. Patrones de crecimiento

Históricamente, los estudios basados en la paleohistología de vertebrados han tenido como foco principal los dinosaurios no-avianos. No obstante, desde el comienzo del siglo XXI, los estudios microestructurales orientados a diversos grupos de tetrápodos se han ido incrementando gradualmente (e.g., Bailleul et al., 2019). Particularmente, el aumento en el número de investigaciones apuntadas en arcosauriformes extintos (sesgadas hacia los Pseudosuchia) se vieron favorecidos por el descubrimiento y exploración de cuencas triásicas alrededor del mundo, así como el establecimiento de nuevas especies en ellas (Nesbitt et al., 2013a). Así, los análisis paleohistológicos permiten obtener información sobre cómo estos organismos crecieron y comprobar si comparten el mismo mecanismo de desarrollo debido a su cercanía filogenética. De no hacerlo, se ofrecen hipótesis no vinculadas a cuestiones evolutivas, sino relacionadas a causas fisiológicas, sexuales o ambientales, entre otras. Sin embargo, en

Tabla 3. Principales características referidas a los estados madurativos de las muestras con información de las suturas neurocentrales disponible, obtenidas a partir de datos histológicos de los huesos apendiculares y axiales. **Aclaraciones:** *, no fue posible inferir la madurez debido a la falta de información y no a las propiedades histológicas de la sección.

Taxón y nro. de colección	Madurez sexual	Madurez somática	Madurez esquelética: suturas neurocentrales	
			Dirección de cierre	Grado de fusión
Proterochampsidae				
<i>Proterochampsia barrionuevoi</i> PVSJ 606	No inferida	Inferida	No disponible	Abiertas
<i>Tropidosuchus romeri</i> PVL 4602	No inferida	No inferida	Caudal–cervical	Cerradas reg. caudal y dorsal–parc. cerradas en reg. cervical
<i>Tropidosuchus romeri</i> PVL 4604	Incipiente	No inferida	Caudal–cervical	Cerradas reg. caudal y dorsal–parc. cerradas en reg. cervical
<i>Tropidosuchus romeri</i> PVL 4606	No inferida	No inferida	Caudal–cervical	Cerradas reg. caudal y dorsal–parc. cerradas en reg. cervical
<i>Gualosuchus reigi</i> PVL 4576	No inferida	No inferida	Caudal–cervical	Cerradas
<i>Pseudochampsia ischigualastensis</i> PVSJ 567	Inferida	Incipiente	Caudal–cervical	Abiertas
<i>Chanaresuchus bonapartei</i> PVL 4575	No inferida	No inferida	Caudal–cervical	Cerradas
<i>Chanaresuchus bonapartei</i> PVL 6244	Inferida	No inferida	Caudal–cervical	Cerradas reg. dorsal–parc. cerradas en reg. cervical
Rhadinosuchinae indet. CRILAR-Pv 488	No inferida	No inferida	Caudal–cervical	Cerradas reg. caudal–parc. cerradas reg. dorsal–abiertas reg. cervical
Erpetosuchidae				
<i>Tarjadia ruthae</i> CRILAR-Pv 478	Inferida	No inferida	Cervical–caudal	Cerradas reg. cervical–parc. cerradas reg. dorsal–abiertas reg. caudal
Ornithosuchidae				
<i>Riojasuchus tenuisiceps</i> PVL 3827	No inferida	No inferida	Cervical–caudal	Cerradas reg. cervical–abiertas reg. dorsal y caudal
Aetosauria				
<i>Aetosauroides scagliai</i> PVL 2073	Inferida	No inferida	Caudal–cervical	Cerradas reg. caudal–abiertas reg. dorsal y cervical
Gracilisuchidae				
<i>Gracilisuchus stipanicorum</i> CRILAR-Pv 490	No inferida	No inferida	Cervical–caudal	Cerradas
Loricata no-Crocodylomorpha				
<i>Fasolasuchus tenax</i> PVL 3850	No inferida*	Inferida	No disponible	Cerradas
Loricata: Crocodylomorpha				
<i>Trialestes romeri</i> PVL 3889	No inferida	No inferida	Caudal–cervical	Mayormente cerradas

general, la mayoría de tetrápodos poseen el mismo patrón de crecimiento el cual consiste en una tasa acelerada en etapas tempranas, la cual se ralentiza en fases más tardías (Padian y Stein, 2013). Para determinar un patrón de crecimiento en particular y en detalle se examinan características como la composición de la matriz ósea, la naturaleza y distribución de las marcas de crecimiento, el grado y el patrón de vascularización, entre otras. Por otra parte, es preferible contar con varios ejemplares de las especies que integran el grupo de estudio para extrapolar el modo de crecimiento de las mismas al resto de grupo.

Cuyosuchus huenei

Las afinidades filogenéticas de *Cuyosuchus huenei* fueron discutidas en la descripción original de la especie (Reig, 1961). Dadas sus complejas características anatómicas, fue ubicado preliminarmente dentro de los arcosauriformes no-arcosaurios (Desojo et al., 2002). Posteriormente, Ezcurra (2016) recuperó a la especie como un arcosauriformes no-eucrocópoda, constituyendo el taxón hermano de Erytrosuchidae (Archosauromorpha). Sin embargo, más recientemente, Ezcurra et al. (2023) reconocieron a *C. huenei* como un Archosauriformes temprano, cuyo taxón filogenéticamente más cercano es *Euparkeria capensis*. Estudios histológicos previos realizados sobre *E. capensis* muestran cierta variabilidad, pero en la mayoría de ellos se registra el complejo fibrolamelar en la región perimedular y hueso pseudolamelar hacia la corteza media y externa (Ricqlès et al., 2008; Botha-Brink y Smith, 2011; Legendre et al., 2016). Asimismo, la vascularización varía entre escasa a moderada (Ricqlès et al., 2008; Botha-Brink y Smith, 2011; Legendre et al., 2016). En este sentido, la tasa de crecimiento identificada en *C. huenei* es relativamente más elevada que en *E. capensis*, ya que la mayor parte de la corteza se encuentra dominada por el complejo fibrolamelar en el primero. En caso de considerar otros grupos taxonómicos filogenéticamente cercanos, la tasa de crecimiento reconocida en eritrosúquidos (*Erytrosuchus*, *Garjainia madiba*) se asemeja en mayor manera a *C. huenei* ya que sus huesos apendiculares están formados igualmente por el complejo fibrolamelar y atravesada por marcas de crecimiento (annuli) (Ricqlès et al., 2008; Botha-Brink y Smith, 2011; Gower et al., 2014). De esta manera, se evidencia una relativa consistencia preliminar en un marco filogenético considerando las características histológicas del húmero de *C. huenei* MCNAM-Pv 2669, mostrando una elevada tasa de crecimiento.

Proterochampsidae

Estudios histológicos previos sobre huesos largos de proterocámpsidos (Ricqlès et al., 2008; Werning, 2013; Arcucci et al., 2019; Garcia Marsà et al., 2020b; Garcia Marsà et al., 2023) revelan importantes variaciones con respecto a los patrones de crecimiento de este clado (Tabla 4). Los especímenes de *Chanaresuchus bonapartei* analizados por Ricqlès et al. (2008), Werning (2013) y García Marsà et al. (2020b) se caracterizaron por la presencia de hueso fibrolamelar altamente vascularizado en la corteza interna, donde no se registran LCD. Estas características se interpretaron como evidencia de tasas de crecimiento relativamente rápidas en comparación con pseudosuquios vivientes (Ricqlès et al., 2008; Werning, 2013). La presencia de hueso pseudolamelar junto con una disminución en el espacio entre las marcas de crecimiento en la corteza exterior denota una disminución en la tasa de crecimiento tardíamente en la ontogenia.

Los especímenes de proterocámpsidos estudiados por Ricqlès et al. (2008), Werning (2013) y García Marsà et al. (2020b) incluyeron al menos un ejemplar caracterizado por la presencia de LCD estrechamente espaciadas en la corteza exterior. Werning (2013) concluyó que la diferencia en la formación de LCD está relacionada con variaciones ontogenéticas (i.e., las LCD estaban ausentes en el individuo que murió antes de alcanzar el primer ciclo anual). Tal inferencia fue respaldada por las variaciones de tamaño de los especímenes (varias LCD se registraron en el espécimen más grande). Dicho patrón, no obstante, no se reporta para *C. bonapartei* PULR-V 125, el cual, a pesar de estar representado por un hueso más pequeño, registra un número relativamente elevado de marcas de crecimiento (García Marsà et al., 2020b). Este patrón general de crecimiento no concuerda estrictamente con lo reportado por Arcucci et al. (2019) para otros proterocámpsidos. En las muestras analizadas por Arcucci et al. (2019), la histología ósea está formada por hueso entretejido plexiforme que revela altas tasas de crecimiento, pero también se registran pocas LCD fuertemente espaciadas en la corteza interna y externa. Adicionalmente, el espécimen de *C. bonapartei* (PULR-V 116) examinado por García Marsà et al. (2023) denota una importante variación intraesquelética ya que se encuentran patrones de crecimiento lento (matriz pseudolamelar/lamelar, vascularización pobre) en el fémur y la tibia, mientras la fibula exhibe características propias de un crecimiento más acelerado (matriz fibrolamelar y abundante vascularización).

Los proterocámpsidos aquí estudiados también exhiben algunas características particulares en cuanto a sus patrones de crecimiento (Tabla 4). Por ejemplo, la composición uniforme de hueso entretejido y una alta densidad de canales radiales en los huesos apendiculares de *Proterochampsia barrionuevoi* no fue reportado en otros proterocámpsidos. Los individuos de *Tropidosuchus romeri* muestran cierta variación igualmente. En este sentido, resulta llamativo que secciones del mismo hueso (i.e., fémur) en dos individuos de la misma especie, PVL 4602 y PVL 4604, que exhiben además dimensiones similares, presenten diferencias en el ordenamiento de las fibras intrínsecas y la vascularización. Así, mientras que en el ejemplar PVL 4602 se reconoce una matriz entretejida y un patrón reticular, caracteres vinculados a tasas de crecimiento elevadas, el individuo PVL 4604 muestra una matriz pseudolamelar y una vascularización moderada compuesta por canales longitudinales, evidenciando una tasa de crecimiento más lenta. Por otra parte, la microestructura del tercer espécimen de *Tropidosuchus romeri* (PVL 4606), se asemeja más a la de PVL 4604, mostrando un crecimiento relativamente lento.

En cuanto a *Gualosuchus reigi* PVL 4576, el mismo presenta claras diferencias histológicas respecto a otros proterocámpsidos, denotando la tasa de crecimiento más acelerada registrada en el clado (complejo fibrolamelar y ausencia de remodelación ósea). Sin embargo, estas características parecen responder a cuestiones ontogenéticas, ya que se propone que se trataría de un individuo juvenil (Trotteyn et al., 2013).

El patrón de crecimiento registrado en *Pseudochampsia ischigualastensis* PVS 567 es el más similar a los representantes actuales de Pseudosuchia, los cocodrilos. La presencia de una abundante matriz pseudolamelar atravesada por marcas cíclicas de crecimiento también son comunes la corteza de huesos apendiculares de, por ejemplo, *Alligator mississippiensis* (Woodward et al., 2014) y *Caiman latirostris* (Mascarenhas-Junior et al., 2021).

Con respecto a *Chanaresuchus bonapartei*, debido a la presencia una matriz pseudolamelar y fuerte vascularización en los individuos CRILAR-Pv 81, PVL 4576 y PVL 6244; sus tasas de crecimiento parecen ser relativamente más lentas que las reportadas para otros proterocámpsidos (Ricqlès et al., 2008; Werning, 2013; Arcucci et al., 2019; Garcia Marsà et al., 2020b). Además, llama la atención que el fémur del ejemplar PULR-V 125 de *C. bonapartei* examinado aquí y por Garcia Marsà et al. (2020b) exhibe al menos tres ciclos de crecimiento a pesar de que es relativamente más pequeño (longitud del fémur: 72,8 mm) que el ejemplar PVL 4575 (longitud del fémur: 112 mm), el cual registra una sola marca de crecimiento. En tanto, el fémur del ejemplar *C. bonapartei* PVL 6244, cuya longitud es la máxima entre los individuos estudiados de esta especie (150,1 mm) registra hasta seis LCD/annuli. Un patrón diferente se registra en este último ejemplar y el fémur asignado a un Rhadinosuchinae indet. (CRILAR-Pv 488). En ambos, la formación regular de marcas de crecimiento compuestos por zonas y annuli refleja un patrón de crecimiento claramente cíclico, que no es estrictamente equivalente al reportado en otros proterocámpsidos. En este caso, la presencia de una zona formada por hueso entretejido en la última porción de la corteza exterior, tanto de *C. bonapartei* PVL 6244 y como de Rhadinosuchinae CRILAR-Pv 478, revela un aumento tardío en la tasa de crecimiento durante la ontogenia del individuo.

En resumen, los patrones de crecimiento inferidos de la histología del estilopodio en Proterochampsidae parecen ser más complejos de lo esperado. En este sentido, no se detecta un patrón de crecimiento que pueda considerarse “típico” para el clado. Estas variaciones en los patrones de crecimiento pueden estar relacionadas con diversas causas, no mutuamente excluyentes (e.g., tamaño, hábitat, variación específica, dimorfismo sexual, presión ambiental). Por ejemplo, las tasas de crecimiento comparativamente más lentas (excepto en *Gualosuchus reigi*) inferidas para los individuos muestreados aquí podrían vincularse con un componente de presión ambiental y una susceptibilidad altamente fisiológica de estos organismos. Por lo tanto, los proterocámpsidos parecen mostrar cierto grado de plasticidad en el desarrollo con respecto a su patrón de crecimiento. En este sentido, cabe destacar la aparente falta de correspondencia entre la histología ósea y el tamaño entre los fémures de *Chanaresuchus bonapartei* PVL 4575 (longitud del fémur: 112 mm) y PULR-V 125 (longitud del fémur: 72,8 mm) y entre *Tropidosuchus romeri* PVL 4602 y PVL 4604 (longitud del fémur: ~55 mm). Como evidencia adicional de dicha plasticidad, los ejemplares de *C. bonapartei* PVL 6244 y Rhadinosuchine indet.

CRILAR-Pv 488 exhiben un período de crecimiento relativamente rápido (marcado por la presencia de una extensa zona de hueso entretejido) en la última etapa de su ontogenia. Se infiere que el período de rápido crecimiento se correspondió con una mayor disponibilidad de recursos. Otras posibles causas de la alta variabilidad del patrón de crecimiento en los proterocámpsidos pueden estar relacionadas con variaciones interespecíficas y/o inter-elementales o dimorfismo sexual. Recientemente, Ezcurra et al. (2019) propusieron una alta variación intraespecífica para el clado Rhadinosuchinae con base en estudios anatómicos. Estas diferencias podrían haberse reflejado también a nivel histológico.

Erpetosuchidae

Debido a que solo especímenes de *Tarjadia ruthae* CRILAR-Pv 478 y CRILAR-Pv 665 muestran el crecimiento total de los individuos en general (i.e., aquellas muestras que fueron extraídas de la región media de la diáfisis), y los individuos de *T. ruthae* CRILAR-Pv 339 y CRILAR-Pv 477 fueron seccionados en la región de la metáfisis distal, los análisis de los patrones de crecimiento se realizan solo sobre los dos primeros. Ricqlès et al. (2008) también analizaron una sección de un hueso largo indeterminado de *T. ruthae* (MCZ 4077), el cual se asemeja histológicamente a los ejemplares de *T. ruthae* analizados en esta tesis, revelando una tasa de crecimiento más bien moderada (Tabla 5). Específicamente, el desarrollo de hueso zonal y la presencia de abundante hueso fibrolamelar en las porciones internas de la corteza son características comunes entre los especímenes muestreados. Por otro lado, no se registra un patrón vascular típico en las secciones. Adicionalmente, cierta variación es registrada en cuanto al grado de desarrollo de las matrices óseas. En este sentido, el fémur del ejemplar CRILAR-Pv 478 exhibe una mayor proporción de tejido pseudolamelar en su corteza. Dicha variación parece estar vinculada a un estadio ontogenético más avanzado que el ejemplar CRILAR-Pv 665, hipótesis sustentada por el tamaño mayor del primero (la longitud de los fémures de CRILAR-Pv 478 y CRILAR-Pv 665 es igual a 193 y 126 mm respectivamente). A pesar de estas particularidades encontradas, las muestras indican que *Tarjadia* poseía una tasa de crecimiento relativamente rápida durante la primera parte de su ontogenia, la cual se ralentizaba en estadios más avanzados. Estas características son más notorias en etapas tempranas de su desarrollo, marcado por la presencia de hueso zonal, constituido por extensas capas de hueso fibrolamelar y fuerte vascularización. En general, se sugiere una tasa de crecimiento moderada a alta para esta especie.

Tabla 4. Principales características histológicas de huesos apendiculares de Proterochampsidae reseñadas en la literatura y en el presente estudio. El número de marcas de crecimiento corresponde al elemento con la mayor cantidad de marcas de crecimiento en el caso de que la muestra incluya dos o más huesos. **Abreviaturas:** CCE, capa circunferencial externa; CFL, complejo fibrolamelar; CCI, capa circunferencial interna; HET, hueso entretreído; HL, hueso lamelar; HPL, hueso pseudolamelar; HZ, hueso zonal; LCD, líneas de crecimiento detenido; OP, osteonas primarias; OS, osteonas secundarias.

Taxon	Nro. de colección	Elemento/s	Características de la corteza profunda	Características de la corteza media y exterior	Marcas de crecimiento	Referencia/s
<i>Chanaresuchus bonapartei</i>	CMZ 4036	Tibia?	HET, vascularización reticular	HPL y HL, pobre vascularización	4 LCD?	Ricqlès et al., 2008
<i>Chanaresuchus bonapartei?</i>	CMZ 4038	Fémur	HET, vascularización reticular	HPL y HL, alta vascularización	No registradas	Werning, 2013
Proterochampsidae indet.	CRILAR-Pv 118	Fémur	Distribución homogénea del CFL, vascularización decreciente de canales longitudinales hacia el periostio		No registradas	Arcucci et al., 2019
Proterochampsidae indet.	CRILAR-Pv 603	Fémur	Distribución homogénea del CFL, vascularización plexiforme decreciente hacia el periostio		1 LCD	Arcucci et al., 2019
Proterochampsidae indet.	CRILAR-Pv 604	Tibia	Capa delgada del CFL pobremente definido	Hueso Haversiano	No registradas	Arcucci et al., 2019
Proterochampsidae indet.	CRILAR-Pv 605	Fémur	CFL, vascularizado con OP y algunas OS	CFL, vascularizado con OP y canales longitudinales	CCI, 2 LCD	Arcucci et al., 2019
Proterochampsidae indet.	PULR-V 117	Tibia (fmg. prox.)	Hueso esponjoso altamente desarrollado. Una delgada capa del CFL depositada en la última porción de la corteza		No registradas	Arcucci et al., 2019
Proterochampsidae indet.	PULR-V 119	Tibia (fmg. prox. y dist.)	CFL, vascularización reticular	Hueso Haversiano, altamente vascularizado con OS	No registradas	Arcucci et al., 2019
<i>Chanaresuchus bonapartei</i>	PULR-V 116	Fémur, tibia, fibula	Dominado mayormente por HPL. Abundante CFL registrado en la fibula. Vascularización variable entre los elementos		3 LCD (fibia)	García Marsà et al., 2023
<i>Chanaresuchus bonapartei</i>	PULR-V 125	Fémur	Distribución homogénea de HPL, vascularización reticular a subplexiforme constante		3 annuli, CCE	García Marsà et al., 2020b; este estudio
<i>Tropidosuchus romeri</i>	PVL 4604	Fémur	HET, pobre vascularización, solo algunos canales circ.	HPL, mayormente avascular	CCI, 1 LCD	García Marsà et al., 2023; este estudio
<i>Proterochampsia barrionuevoi</i>	PVSJ 606	Húmero, fémur	HET, vascularización formada por canales rad. y algunas OS	HET, pobre vascularización	CCE	Este estudio
<i>Tropidosuchus romeri</i>	PVL 4602	Fémur	HET, fuerte vascularización en un patrón reticular		No registradas	Este estudio
<i>Tropidosuchus romeri</i>	PVL 4606	Fémur (parc. completo)	HPL, fuerte vascularización en un patrón laminar		CCI, 3 LCD	Este estudio
<i>Gnathosuchus reigi</i>	PVL 4575	Húmero, fémur, tibia	CFL y fuerte vascularización homogéneamente distribuidos		No registradas	Este estudio
<i>Pseudochampsia ischigualastensis</i>	PVSJ 567	Fémur (mitad dist.)	HPL homogéneamente distribuido, vascularización moderada decreciente hacia el periostio		13 LCD/annuli	Este estudio
<i>Chanaresuchus bonapartei</i>	CRILAR-Pv 81	Húmero	HPL homogéneamente distribuido. Vascularización abundante (canales longitudinales y radiales)		2 LCD	Este estudio
<i>Chanaresuchus bonapartei</i>	PVL 4576	Húmero, fémur, tibia	Predomina CFL, además de algunas áreas de HPL. Fuerte vascularización en un patrón plexiforme a reticular		CCI, 3 LCD (húmero)	Este estudio
<i>Chanaresuchus bonapartei</i>	PLV 6244	Húmero, fémur	HZ, formado por HPL mayormente. Vascularización laminar estratificada en capas.		6 annuli y zonas (fémur)	Este estudio
<i>Rhadinosuchinae indet.</i>	CRILAR-Pv 488	Fémur (mitad dist.)	HZ, formado mayormente por HPL y una última capa de HET. Vascularización reticular a plexiforme.		4 annuli y zonas	Este estudio

Ornithosuchidae

Los estudios osteohistológicos realizados en ornitosúquidos son escasos. Solo Ricqlès et al. (2008) analizaron un fragmento de costilla de *Ornithosuchus woowardii* (MCZ FN 336-58M). Debido a la naturaleza dispar de los elementos examinados en esta tesis con otros ornitosúquidos (i.e., huesos apendiculares y huesos del esqueleto axial), no es posible evaluar el patrón de crecimiento de Ornithosuchidae como grupo taxonómico al rango de familia. No obstante, es viable el análisis de *Riojasuchus tenuisiceps* como especie. La presencia de una corteza formada mayormente por hueso pseudolamelar atravesada por algunas LCD y annuli son características comunes en todos los individuos analizados (PVL 3826, PVL 3827 y PVL 3828) (Tabla 5). Adicionalmente, en la mayoría de los elementos apendiculares (excepto en el fémur de PVL 3828), se registra un aumento relativo en el número y ordenamiento de los canales vasculares desde la región interna hacia la porción exterior de la corteza. De este modo, estas características podrían constituir el patrón específico de la especie *R. tenuisiceps* en sus huesos apendiculares, denotando una tasa de crecimiento lenta a moderada (Tabla 5). No obstante, en estudios futuros, se recomienda analizar elementos óseos de otros ornitosúquidos.

Aetosauria

Los estudios centrados en la histología de los huesos largos de los aetosaurios son escasos en la literatura. Solo algunos especímenes fueron examinados previamente: Ricqlès et al. (2003) analizaron la histología de *Desmatosuchus* (UCMP 32178 y UCMP 28354), *Stagonolepis* UCMP 25914 y ‘*Typothorax*’ UCMP 25905 (Tabla 6). Posteriormente, Werning (2013) en su tesis doctoral revisó la asignación taxonómica de los ejemplares UCMP 32178, UCMP 28354 y UCMP 25914, y los redefinió como Aetosauria indet. Asimismo, Werning (2013) descartó a ‘*Typothorax*’ UCMP 25905 como un aetosaurio y fue reasignado a Phytosauria. Por otro lado, Hoffman et al. (2018) examinaron la histología de *Coahomasuchus chathamensis* (especímenes NCSM 19765 y NCSM 16441) (Tabla 6). Cabe resaltar que actualmente se sigue la designación taxonómica propuesta por Werning (2013), que considera casi todos los especímenes de aetosaurios del estudio de Ricqlès et al. (2003) como Aetosauria indet. Recientemente, Teschner et al. (2022a, 2022b) estudiaron huesos estilopodiales de 12 especímenes de *Stagonolepis olenkae* de Polonia (especímenes 120, 121, 122, 123, 135, 136, 137 y 142 de la colección UOPB y especímenes 2828, 1906, 2363, 2496 de la colección UOBS) y *Aetosaurios ferratus* de Alemania (SMNS 5770-2 y SMNS 5770-21) (Tabla 6). Desafortunadamente, la mayoría de los materiales originales estudiados por los autores previos eran fragmentarios y los mismos no proporcionaron las medidas, excepto los examinados por Teschner et al. (2022a, 2022b). En este sentido, no es

posible utilizar la longitud de los huesos ni la circunferencia en sección para determinar tamaños relativos. Por esta razón, sólo se emplean características histológicas para evaluar un patrón de crecimiento potencial.

A excepción de *Aetobarbakinoides brasiliensis*, *Stagonolepis olenkae* y *Aetosaurus ferratus*, todos los huesos apendiculares de los aetosaurios publicados muestran en general las mismas características histológicas: una corteza interna de hueso fibrolamelar o similibrolamelar y una corteza media-externa de hueso pseudolamelar o lamelar con vascularización decreciente desde la corteza perimedular hacia la corteza externa (Tabla 6). No obstante, en detalle, la extensión y naturaleza de ambas capas es variable. Por ejemplo, en el radio (NCSM 19765) y la fibula (NCSM 16441) de *Coahomasuchus chathamensis* (Hoffman et al. 2018) y en la mayoría especímenes de *Aetosauroides scagliai* del presente estudio (CRILAR-Pv 580, PVL 2052, PVL 2059, PVL 2073 y PVSJ 362), la capa de hueso fibrolamelar es más gruesa que en el radio (UCMP 28354), húmero (UCMP 32178) y fémur (UCMP 25914) de los aetosaurios examinados por Ricqlès et al. (2003) y Werning (2013) (esta es aún más estrecha en UCMP 28354 y UCMP 32178). Asimismo, el húmero de *A. brasiliensis* CPEZ 168 presenta hueso entretrejido en toda la corteza. Por otra parte, en las muestras de *S. olenkae* se registra mayoritariamente hueso zonal, donde si bien tanto los annuli como las zonas están formadas por tejido pseudolamelar, el grado de ordenamiento de las fibras intrínsecas es mucho mayor en los annuli (Teschner et al., 2022a, 2022b). Además, Hoffmann et al. (2018) y Teschner et al. (2022a, 2022b) no observaron la presencia del hueso pseudolamelar embebido en las capas de hueso fibrolamelar en las muestras de *C. chathamensis*, *S. olenake* y *A. ferratus*, como si lo hicieron Ricqlès et al. (2003) y Werning (2013) en los ejemplares UCMP 28354, UCMP 32178 y UCMP 25914.

Otras diferencias encontradas están relacionadas con la distribución y naturaleza de las marcas de crecimiento. Mientras que en el radio (NCSM 19765) y la fibula (NCSM 16441) de *Coahomasuchus chathamensis* (Hoffman et al., 2018) y en *Aetosauroides scagliai* y en *Aetobarbakinoides brasiliensis* estas se sitúan mayoritariamente en la corteza media hacia la periferia del hueso, en el radio (NCSM 19765), fibula (NCSM 16441) y fémur (UCMP 25914) de Aetosauria indet. (Ricqlès et al., 2003) estas se localizan en toda la extensión de la corteza (variando su espaciado en la corteza interna y externa principalmente). Esta última característica también es observada en el fémur y el húmero de los diferentes ejemplares de *Stagonolepis olenkae* (Teschner et al., 2022a). Mientras que la mayoría de las marcas de crecimiento son LCD en *C. chathamensis*, *A. scagliai* y *A. brasiliensis*; se han registrado tanto LCD como annuli en los especímenes UCMP 28354, UCMP 32178 y UCMP 25914 (Ricqlès et al., 2003; Hoffman et al., 2018). Finalmente, en las muestras de *S. olenkae* es notable la ausencia de LCD (solo se identifican annuli). Además, particularmente, los ejemplares de *C. chathamensis* (Hoffman et al., 2018), *S. olenake*, *Aetosaurus ferratus* (Teschner et al., 2022a, 2022b), *A. scagliai*

y *A. brasiliensis* conservaron un número menor de marcas de crecimiento en comparación con las muestras de Aetosauria indet. estudiadas por Ricqlès et al. (2003) y Werning (2013).

Se puede realizar una comparación de las tasas de crecimiento relativas entre diferentes especies utilizando la distribución de las marcas de crecimiento. Por ejemplo, la presencia de solo dos LCD distantes en la extensa capa ósea fibrolamelar en los especímenes de *Coahomasuchus chathamensis* y *Aetosauroides scagliai* (e.g., PVL 2052, PVL 2059 y PVL 2073) indica un crecimiento relativamente más rápido (es más acelerado en *C. chathamensis*) que en los Aetosauria indet. muestreados por Ricqlès et al. (2003), que registra varias marcas de crecimiento estrechamente espaciadas en una corteza también dominada por hueso fibrolamelar. Comparando a *A. scagliai* y *Aetobarbakinoides brasiliensis* con *Stagonolepis olenkae* y *Aetosaurus ferratus* estos últimos presentan un crecimiento más uniforme y a una tasa relativamente más baja (corteza dominada por hueso pseudolamelar).

En resumen, al comparar las formas sudamericanas de *Aetosauroides scagliai* (CRILAR Pv-580, PVL 2052, PVL 2059, PVL 2073 y PVSJ 326) y *Aetobarbakinoides brasiliensis* (CPEZ 168) con otras especies, surgen diferencias en la tasa de crecimiento y la presencia de hueso pseudolamelar intercalado con el hueso fibrolamelar. En este sentido, *A. scagliai* muestra una dinámica de crecimiento más similar a *Coahomasuchus chathamensis* (Hoffman et al., 2018), pero una composición de la matriz ósea que se asemeja a las muestras de Aetosauria indet. examinadas por Ricqlès et al. (2003) y Werning (2013). Esta dinámica de crecimiento es más o menos consistente entre los cinco individuos examinados. En tanto, *A. brasiliensis* muestra la tasa de crecimiento más rápida entre los aetosaurios, ya que la mayor parte de su corteza está formada por hueso entretejido. *Stagonolepis olenkae* y *Aetosaurus ferratus* son apreciablemente diferentes al resto de los aetosaurios, dada la presencia de una matriz mayormente pseudolamelar que indica un crecimiento más lento, constante y no tan marcadamente estacional (Teschner et al., 2022a, 2022b), aunque en este último se ha propuesto un estado ontogénico juvenil. Por otro lado, las diferencias observadas en el número de marcas de crecimiento –y, por lo tanto, la edad mínima de muerte– entre las especies están relacionadas con el momento de la presunta madurez esquelética.

Ateniéndose al tamaño de los especímenes considerando los huesos apendiculares, se observan edades estimadas dispares entre los individuos de *Aetosauroides scagliai*. El húmero (longitud: 103 mm) del ejemplar más pequeño, PVL 2059 (largo total estimado: 1,3 m), posee 12 marcas de LCD/annuli en comparación con las ocho LCD del húmero fragmentario (longitud: 105 mm) del individuo con el mayor tamaño estimado, PVL 2052 (largo total estimado: 2,42 m) (Taborda et al., 2013, 2015). De esta manera, se evidencia cierto grado de plasticidad en el crecimiento de *A. scagliai*.

Dadas todas estas características, no se detecta un patrón de crecimiento claramente distintivo para el grupo. Varios autores intentaron inferir la tasa de crecimiento de los aetosaurios, llegando a diferentes conclusiones. Por ejemplo, en comparación con los cocodrilos modernos, se deduce una trayectoria similar (Ricqlès et al., 2003, 2008), más lenta (basado únicamente en el estudio de los osteodermos) (Taborda et al., 2013) y variable entre los taxones que integran el grupo (Hoffman et al., 2018). El estudio de *Aetosauroides scagliai* y *Aetobarbakinoides brasiliensis* introduce más variación dentro de los patrones de crecimiento observados en Aetosauria. Estas diferencias podrían estar relacionadas con la variación interespecífica, dimorfismo sexual (Taborda et al., 2013), presión ambiental, plasticidad fenotípica, etc. Además, podrían estar relacionadas con la variación evolutiva dentro de Aetosauria. En este contexto, *A. scagliai* representa un taxón más ancestral con respecto a *Coahomasuchus chathamensis*, *Stogonolepis olenake*, *Aetosaurus ferratus* y otros aetosaurios derivados de América del Norte y Europa, por ejemplo, *Desmotosuchus*, *Typothorax* (Parker, 2018).

Gracilisuchidae

No existen, a excepción del estudio efectuado en *Gracilisuchus stipanicorum* por Lecuona et al. (2020), contribuciones enfocadas en la microestructura de gracilisúquidos. Basados en la ocurrencia de abundante hueso entretejido y una fuerte vascularización en el fémur del ejemplar CRILAR-Pv 490 (Tabla 5), Lecuona et al. (2020) sugirieron un estado ontogenético juvenil y una rápida tasa de crecimiento. Dichas características histológicas también fueron registradas en el individuo PVL 4597 (Tabla 5). Lamentablemente, la ausencia de medidas completas relativas a los mismos elementos óseos en los dos especímenes, impide arribar a implicaciones más precisas. De este modo, la asignación de un patrón de crecimiento relativamente acelerado para la especie basada sólo en estos dos especímenes es tentativa, ya que la sección del fémur de PVL 4597 se encuentra pobremente conservada y una caracterización de la misma, con cierto grado de robustez y certeza, no fue posible.

Paracrocodylomorpha no-Crocodylomorpha

Además de *Sillosuchus longicervix* PVSJ 85, *Saurosuchus galilei* PVL 2557 y PVSJ 47 y *Fasolasuchus tenax* PVL 3850 del presente estudio, solo otros cuatro taxones de “rauisúquios” (Paracrocodylomorpha no-Crocodylomorpha *sensu stricto*) han sido examinadas desde un punto de vista microestructural, incluyendo *Batrachotomus kupferzellensis* (fémur de SMNS 90509) (Klein et al., 2017), *Effigia okeeffeae* (fémur de AMNH FR 30589) (Nesbitt, 2007), *Postosuchus* sp. (húmero de UCMP 28353 y tibia de UCMP 25906) (Ricqlès et al., 2003) y *Prestosuchus*

Tabla 5. Principales características histológicas de huesos apendiculares de Erpetosuchidae, Ornithosuchidae y Gracilisuchidae reseñadas en la literatura y en el presente estudio. El número de marcas de crecimiento corresponde al elemento con la mayor cantidad de marcas de crecimiento en el caso de que la muestra incluya dos o más huesos. **Abreviaturas:** CCE, capa circunferencial externa; CFL, complejo fibrolamelar; CCI, capa circunferencial interna; HE, hueso esponjoso; HET, hueso entretreído; HL, hueso lamelar; HPL, hueso pseudolamelar; HZ, hueso zonal; LCD, líneas de crecimiento detenido; OP, osteomas primarias; PP, paleopatología.

Taxón	Nro. de colección	Elemento/s	Características de la corteza profunda	Características de la corteza media y exterior	Marcas de crecimiento	Referencia/s
Erpetosuchidae						
<i>Tarjadia ruthae</i>	MCZ 4077	Hueso ap. indet.	HZ, dominado por el CFL, fuerte vascularización plexiforme	HZ, dominado por HPL, vascularización moderada	7 annuli y zonas	Ricqlès et al., 2008
<i>Tarjadia ruthae</i>	CRILAR-Pv 339	Fémur (mitad dist.)	HE, transición gradualmente hacia la corteza de tejido compacto	Capa delgada de HL, mayormente avascular	10 LCD	Este estudio
<i>Tarjadia ruthae</i>	CRILAR-Pv 477	Fémur (fig. dist.)	HE, transición abruptamente hacia la corteza de tejido compacto	HPL, vascularización laminar uniforme	CCI	Este estudio
<i>Tarjadia ruthae</i>	CRILAR-Pv 478	Fémur, tibia (fig. dist.)	Distribución variable de HET y HPL (mayor HET en la tibia)	HPL y HL hacia el periostio. Vascularización pobre. PP registrada en la tibia	CCI, 16 LCD/annuli (tibia)	Este estudio
<i>Tarjadia ruthae</i>	CRILAR-Pv 665	Fémur, fíbula (fig. dist.)	Vascularización pobre a moderada	HZ (CFL y HPL), dominado por CFL. Vascularización moderada a abundante, estratificada en capas definidas por el HZ	10 LCD/annuli y zonas (fémur)	Este estudio
Ornithosuchidae						
<i>Riojasuchus tenuisiceps</i>	PVL 3826	Húmero	Composición homogénea de HPL. Creciente hacia el periostio	Vascularización pobre a moderada, organizada en un patrón laminar en determinadas áreas	CCI, 7 LCD	Este estudio
<i>Riojasuchus tenuisiceps</i>	PVL 3827	Húmero (fig. de la diáfisis), tibia	Composición homogénea de HPL. Organizada en un patrón laminar en determinadas áreas	HPL. Abundante vascularización. Capa delgada de HL avascular registrada en la tibia	CCI, 2 annuli	Este estudio
<i>Riojasuchus tenuisiceps</i>	PVL 3828	Fémur, tibia (mitad prox.)	Capa delgada de HL avascular registrada en la tibia	HPL, alta vascularización sin un patrón particular	4 LCD/annuli (tibia), CCE	Este estudio
Gracilisuchidae						
<i>Gracilisuchus stipanicorum</i>	CRILAR-Pv 490	Fémur	HPL intercalado con escaso HET, pobre vascularización (canales long. y circ. y algunas OP)	HPL, pobre vascularización (canales long. y circ. y algunas OP)	2 LCD	Lecuona et al., 2020; este estudio
<i>Gracilisuchus stipanicorum</i>	PVL 4597	Fémur	HET intercalado con HET, vascularización abundante y uniforme en un patrón reticular	HET intercalado con HET, vascularización abundante y uniforme en un patrón reticular	1 LCD?	Este estudio

Tabla 6. Principales características histológicas de huesos apendiculares de Aetosauria reseñadas en la literatura y en el presente estudio. El número de marcas de crecimiento corresponde al elemento con la mayor cantidad de marcas de crecimiento en el caso de que la muestra incluya dos o más huesos. **Abreviaturas:** CCE, capa circunferencial externa; CFL, complejo fibrolamelar; CCI, capa circunferencial interna; HET, hueso entretreído; HPL, hueso pseudolamelar; HZ, hueso zonal; LCD, líneas de crecimiento detenido; OP, osteonas primarias; OS, osteonas secundarias; PP, paleopatología.

Taxon	Nro. de colección	Elemento/s	Características de la corteza profunda	Características de la corteza media y exterior	Marcas de crecimiento	Referencia/s
<i>Aetosauria</i> indet.	UCMP 25914	Fémur	CFL altamente vascularizado (ligera birrefringencia)	HZ, vascularización pobre a moderada. Algunas OS registradas	10 annuli y zonas, CCE	Ricqlès et al., 2003; Werning, 2013
<i>Aetosauria</i> indet.	UCMP 28354	Radio (fig. prox.)	Hueso Haversiano	HZ, abundantes OP, vascularización decreciente	10 annuli y zonas, varias LCD en el perostio	Ricqlès et al., 2003
<i>Aetosauria</i> indet.	UCMP 32178	Húmero (fig. prox.)	CFL fuertemente remodelado y una extensa vascularización	CFL (ligeramente birrefringente), vascularización decreciente	10 annuli y zonas, CCE	Ricqlès et al., 2003; Werning, 2013
<i>Coahomasuchus chathamensis</i>	NCSM 16441	Fíbula	HET (hasta la primera LCD), algunas OS están presentes	HZ, pobre a moderadamente vascularizado, algunas OS presentes	4 LCD	Hoffman et al., 2018
<i>Coahomasuchus chathamensis</i>	NCSM 19765	Radio	CFL (ligeramente birrefringente) fuertemente vascularizado	HPL, vascularización decreciente	7 LCD, CCE	Hoffman et al., 2018
<i>Stagonolepis olenkae</i>	UOBS 2828...2496 (4 individuos)	Fémur, húmero	HZ, dominado mayormente por HPL (birrefringencia variable). Vascularización moderada a alta. Remodelación presente en el fémur	HPL (birrefringencia variable). CCI, hasta 6 LCD/annuli y zonas	CCI, hasta 6 LCD/annuli y zonas	Teschner et al., 2022a
<i>Stagonolepis olenkae</i>	UOPB 120...142 (8 individuos)	Fémur, húmero	HZ, dominado mayormente por HPL (birrefringencia variable). Vascularización moderada a alta. Remodelación presente en el fémur	HPL (birrefringencia variable). CCI, hasta 6 LCD/annuli y zonas	CCI, hasta 6 LCD/annuli y zonas	Teschner et al., 2022a
<i>Aetosaurus ferratus</i>	SMNS 5770-2	Húmero	HPL fuertemente ordenado, intercalado con HET, vascularización extensa, decreciente hacia el perostio	HPL, vascularización presente en el fémur	CCI	Teschner et al., 2022b
<i>Aetosaurus ferratus</i>	SMNS 5770-21	Húmero	HPL intercalado con HET, vascularización reticular	HPL, vascularización reticular	No registradas	Teschner et al., 2022b
<i>Aetosauroides scagliai</i>	CRILAR-Pv 580	Tibia (fig. dist.), fíbula (fig. dist.)	HPL intercalado con HET, vascularización moderada	HPL pobremente vascularizado	8 LCD (fíbula)	Este estudio
<i>Aetosauroides scagliai</i>	PVL 2052	Húmero (mitad dist.), fémur (mitad prox.), tibia (mitad prox.), (~mitad prox.)	HPL intercalado con HET, algunas OS presentes	HPL intercalado con HET, pobremente vascularizado. PP registrada en la fíbula	5 LCD, CCE	Este estudio
<i>Aetosauroides scagliai</i>	PVL 2059	Húmero (parc. completo)	~HET, vascularización abundante con canales distribuidos al azar	HPL intercalado con HET, vascularización decreciente	CCI, 12 LCD/annuli	Este estudio
<i>Aetosauroides scagliai</i>	PVL 2073	Húmero (parc. completo), fémur	HET (ligeramente birrefringente) fuertemente vascularizado, algunas OS registradas	HPL intercalado con HET, vascularización moderada decreciente	CCI, 10 LCD	Este estudio
<i>Aetosauroides scagliai</i>	PVSJ 326	Húmero, fémur, tibia (fig. dist.)	HPL intercalado con HET, vascularización moderada, algunas OS presentes	HPL, vascularización pobre decreciente hacia el perostio	CCI, 14 LCD/annuli (tibia), CCE	Este estudio
<i>Aetobarbakinoidea brasiliensis</i>	CPEZ 168	Húmero	HET y vascularización moderada (canales long.) homogéneamente distribuidos	HET y vascularización moderada (canales long.) homogéneamente distribuidos	3 LCD	Este estudio

chiniquensis (húmero, fémur y fibula SNSB-BSPG AS XXV) (Desojo et al., 2019) (Tabla 7). Los primeros tres taxones poseen en sus huesos apendiculares, una tasa de crecimiento relativamente rápida, marcada por la presencia de gruesas capas de hueso fibrolamelar intercaladas con annuli y/o LCD, junto con una vascularización laminar a subplexiforme (Ricqlès et al., 2003; Nesbitt, 2007; Klein et al., 2017). Si bien la vascularización en *E. okeeffeae* y *Postosuchus* se mantiene ordenada en la mayor parte del hueso cortical, ésta tiende a reducirse a medida que se aproxima a la región más externa de la corteza (Ricqlès et al., 2003; Nesbitt, 2007). Además, presentan varios ciclos de crecimiento (hasta 20) moderadamente espaciados, marcando una ligera variación en la vascularización entre las zonas y los annuli (Ricqlès et al., 2003; Nesbitt, 2007). En la corteza más profunda, muestran osteonas secundarias y tejido lamelar, y sobre la corteza externa se registra una CCE (Ricqlès et al., 2003; Nesbitt, 2007). En tanto, en *B. kupferzellensi* la vascularización se mantiene constante en toda la extensión del tejido cortical, al igual que en *F. tenax* (Klein et al., 2017). Por otra parte, *B. kupferzellensi* muestra un crecimiento más rápido que *E. okeeffeae* y *Postosuchus*, ya que la distancia entre las LCD del primero es relativamente mayor (Klein et al., 2017). En tanto, *Prestosuchus chiniquensis* se aleja bastante de las características mostradas por los otros “rauisúquios”, ya que evidencia un crecimiento más lento, marcado por tejido zonal (zonas y annuli), dominado por hueso pseudolamelar (Desojo et al., 2019). De esta manera, la ocurrencia del complejo fibrolamelar es común en todos los “rauisúquios” estudiados a la fecha, excepto en *P. chiniquensis*. Sin embargo, el desarrollo de *S. longicervix* y *F. tenax* se asimila más al de *B. kupferzellensi* debido a la vascularización plexiforme fuertemente conservada en toda la extensión del tejido compacto (Klein et al., 2017). Por otra parte, el desarrollo de hueso zonal dominado por el complejo fibrolamelar y una vascularización laminar a sub-plexiforme ligeramente decreciente hacia el subperiosteó constituyen características compartidas entre los especímenes de *S. galilei* analizados en esta tesis y *Postosuchus* y *E. okeeffeae* (Ricqlès et al., 2003; Nesbitt, 2007). En este contexto, tanto poposaurios, incluyendo *E. okeeffeae* y *S. longicervix*, como loricatas no-cocodrilomorfos, incluyendo *S. galilei*, *P. chiniquensis*, *B. kupferzellensi* y *F. tenax* muestran cierto grado de variación. En consecuencia, a pesar de la tasa de crecimiento relativamente rápida registrada en general (excepto en *P. chiniquensis*), se reconocen suficientes diferencias a nivel histológico para desestimar un patrón de crecimiento común en ambos clados. Dada la escasa muestra, causas tales como presión ambiental y diferencias en el tamaño de las especies podrían conformar la razón de dicha variación.

Crocodylomorpha

Las muestras de *Trialestes romeri* (PVL 2561 y PVL 3889) analizadas revelan una moderada a alta tasa de crecimiento, en comparación con la mayoría de los Neosuchia. En este

Tabla 7. Principales características histológicas de huesos apendiculares de "Rauisuchia" (*Paracrocodylomorpha no-Crocodylomorpha sensu stricto*) reseñadas en la literatura y en el presente estudio. El número de marcas de crecimiento corresponde al elemento con la mayor cantidad de marcas de crecimiento en el caso de que la muestra incluya dos o más huesos. **Abreviaturas:** CCE, capa circunferencial externa; CFL, complejo fibrolamelar; HE, hueso esponjoso; HET, hueso entretéjido; HL, hueso lamelar; HPL, hueso pseudolamelar; HZ, hueso zonal; LCD, líneas de crecimiento detenido; OS, osteonas secundarias.

Taxón	Nro. de colección	Elemento/s	Características de la corteza profunda	Características de la corteza media y exterior	Marcas de crecimiento	Referencia/s
<i>Postosuchus</i> sp.	UCMP 25906	Tibia	HE, rodeado por una delgada capa de HL	HZ (CFL y HL), vascularización decreciente en un patrón laminar	15 LCD/annuli y zonas	Ricqlès et al., 2003
<i>Postosuchus</i> sp.	UCMP 28353	Húmero	HL moderadamente vascularizado con espacios de reabsorción	HZ (CFL y HL), vascularización decreciente en un patrón laminar	20 LCD/annuli y zonas, CCE	Ricqlès et al., 2003
<i>Eiffigia okeeffeae</i>	AMNH FR 30587	Fémur	Hueso Haversiano con amplios espacios de reabsorción	HZ (CFL y HPL) dominado por CFL. Fuerte vascularización laminar en un patrón constante	6 LCD, CCE	Nesbitt, 2007
<i>Batrachotomus kupferzellensis</i>	SMNS 90509	Fémur (parc. completo)	HE organizado en trabéculas cortas y pequeñas	HZ (CFL y HPL) dominado por CFL. Fuerte vascularización laminar en un patrón constante	3 annuli y zonas	Klein et al., 2017
<i>Prestosuchus chiniquensis</i>	SNSB-BSPG AS XXXV	Húmero (fig. prox.), fémur, fibula	HE de tipo fino, moderada presencia de OS	HPL (su organización incrementa hacia el periostio), vascularización laminar a subplexiforme	4 annuli y zonas (húmero y fémur)	Desojo et al., 2019
<i>Sillosuchus longicervix</i>	PVSJ 85	Fémur	CFL y vascularización laminar uniformemente en la corteza		No registradas	Este estudio
"Rauisuchia" indet. CRIL-AR-Pv 570	Tibia (fig. dist.), fibula (fig. dist.)		Composición predominante por HE		No registradas	Este estudio
<i>Saurosuchus galilei</i> PVL 2557	Tibia (parc. completa)		HE de tipo fino	HPL, vascularización laminar uniforme, algunas OS presentes	11 LCD	Este estudio
<i>Saurosuchus galilei</i> PVSJ 47	Fémur		Hueso remodelado, invadido por OS. Matriz intersticial de HET	HZ (CFL y HPL) dominado por CFL. Abundante vascularización uniforme en un patrón laminar	CCI, 18 LCD/annuli y zonas	Este estudio
<i>Fasolasuchus tenax</i> PVL 3850	Fémur		HE de tipo fino	CFL intercalado con escaso HET. Vascularización laminar uniforme	2 LCD	Este estudio

Tabla 8. Principales características histológicas de huesos apendiculares de Crocodylomorpha tempranos (i.e., Crocodylomorpha no-Crocodyliformes) reseñadas en la literatura y en el presente estudio. El número de marcas de crecimiento corresponde al elemento con la mayor cantidad de marcas de crecimiento en el caso de que la muestra incluya dos o más huesos. **Abreviaturas:** CCE, capa circunferencial externa; CFL, complejo fibrolamelar; CMLCD, complejo múltiple de líneas de crecimiento detenido; HET, hueso entretrejado; HPL, hueso pseudolamelar; LCD, líneas de crecimiento detenido; OS, osteonas secundarias.

Taxón	Nro. de colección	Elemento/s	Características de la corteza profunda	Características de la corteza media y exterior	Marcas de crecimiento	Referencia/s
<i>Terrestrisuchus</i> sp.	VMNH 2274	Húmero	HET (monorrefringente) y vascularización abundante	HET (ligeramente birrefringente) y vascularización alta a moderada	2 LCD	Ricqlès et al., 2003
<i>Hesperosuchus agilis</i>	CM 29894	Fémur	HPL altamente ordenada, invadido por algunas OS	HPL altamente ordenado, mayormente avascular	Múltiples anuli	Buffrénil et al., 2021b
<i>Saltoposuchus connectens</i>	SMNS 12596	Fémur	CFL y fuerte vascularización (alcanzando un patrón reticular en algunas áreas) uniformemente desarrollados en la corteza	CFL y fuerte vascularización (alcanzando un patrón reticular en algunas áreas) uniformemente desarrollados en la corteza	CCE, 2 CMLCD	Spiekman, 2023
Crocodylomorpha indet.	BP/1/8484	Tibia, fibula	HPL y abundante vascularización en un patrón laminar, homogéneamente desarrollados en la corteza	HPL y abundante vascularización en un patrón laminar, homogéneamente desarrollados en la corteza	6 LCD (fibula)	Botha et al., 2023
<i>Trialestes romeri</i>	PVL 2561	Húmero, ulna	CFL, intercalado con escaso HPL en el húmero. Amplia vascularización, laminar en el húmero y long. en la ulna	CFL, intercalado con escaso HPL en el húmero. Amplia vascularización, laminar en el húmero y long. en la ulna	4 LCD (húmero)	Este estudio
<i>Trialestes romeri</i>	PVL 3889	Húmero, fémur	HET intercalado variablemente con HPL y uniforme en un patrón laminar	HET intercalado variablemente con HPL. Vascularización abundante y uniforme en un patrón laminar	CCE, 1 LCD	Este estudio

sentido, la presencia de hueso fibrolamelar predominante sobre hueso pseudolamelar en la corteza, vascularización abundante y unas pocas marcas de crecimiento son reportadas de manera variable en taxones basales de Crocodylomorpha (Tabla 8). En taxones tales como *Terrestrisuchus gracilis* (Ricqlès et al., 2003), *Saltoposuchus connectens* (Spiekman, 2023) y Crocodylomorpha indet. BP/1/8484 (Botha et al., 2023) se observa la misma tasa de crecimiento en general, e incluso parece ser más acelerada en *S. connectens*. Contrariamente, otros cocodrilomorfos tempranos como *Hesperosuchus agilis*, exhiben una tasa de crecimiento más lenta, evidenciada por la ocurrencia de hueso zonal mayormente dominado por hueso pseudolamelar (Buffrénil et al., 2021b). Asimismo, en Mesoeucrocodylia se registran tasas de crecimiento variables, aunque con una ligera tendencia hacia la reducción en las mismas. Por ejemplo, los notosuquios *Araripesuchus buitreaensis* e *Iberosuchus macrodon* exhiben una tasa de crecimiento relativamente lenta (Cubo et al., 2017; Fernandez Dumont et al., 2021), mientras que otros notosuquios como *Adamantinasuchus navae*, *Araripesuchus wegneri*, *Mariliasuchus amarali* y *Notosuchus terrestris* muestran una tasa de crecimiento moderada, con cierta plasticidad fenotípica reportada en este último (García Marsà et al., 2022; Sena et al., 2022; Faure-Brac y Cubo, 2023; Navarro et al., 2023). Finalmente, en neosuquios, tanto extintos (e.g., *Deinosuchus*, *Diplocynodon ratelii*) como vivientes (e.g., *Alligator mississippiensis*, *Caiman yacare*) se registra una lenta tasa de crecimiento constante en la ontogenia (Erickson y Brochu, 1999; Woodward et al., 2014; Andrade et al., 2018; Buffrénil et al., 2021b). En estudios más recientes, incluso se propone una diversificación en las estrategias de crecimiento en

Caiman latirostris, mostrando una alta susceptibilidad fisiológica a las condiciones del entorno (Pereyra et al., 2024). En consecuencia, no hay evidencia de una tasa o patrón de crecimiento típico entre los Crocodylomorpha tempranos. Por el contrario, se observa una variación evidente incluso dentro de clados menos inclusivos como Notosuchia. Las características registradas en *Tri. romeri* agregan mayor variación en la base de Crocodylomorpha durante el Triásico.

En resumen, las dinámicas de crecimiento de la mayoría de las muestras examinadas muestran diferentes tasas de depositación ósea y ordenamientos vasculares, en los cuales no es posible detectar un patrón de crecimiento o tendencia entre los pseudosuquios de Sudamérica (Fig. 55). Se registran tasas relativamente aceleradas (e.g., *Cuyosuchus huenei*, Gracilisuchidae, Paracrocodylomorpha no-Crocodylomorpha), moderadas a altas (e.g., Erpetosuchidae, Aetosauria, *Trialetes romeri*) y lentas, similares a las de los cocodrilos modernos (Ornithosuchidae). El caso de los proterocámpsidos es excepcional, ya que es atípico encontrar tal grado de variación en cuanto a sus tasas de crecimiento en un taxón del rango de familia, sugiriendo la ocurrencia de, al menos, un moderado estado de plasticidad fenotípica. Estas características contradicen parcialmente hipótesis previas que sugieren que una tendencia hacia la reducción en la tasa de crecimiento y de metabolismos taquimetabólicos en los pseudosuquios es reconocida a través de diferentes señales filogenéticas en la histología ósea (Cubo et al., 2008, 2012; Ricqlès et al., 2008; Legendre et al., 2016). De este modo, se propone que taxones tales como arcosauros y pseudosuquios tempranos poseían una elevada tasa de crecimiento, mientras grupos más recientes, tales como los cocodrilos, mantenían una tasa de crecimiento más lenta (Cubo et al., 2008, 2012; Ricqlès et al., 2008; Legendre et al., 2016; Cubo y Jalil, 2019). Estos estudios emplean caracteres cualitativos y cuantitativos para realizar regresiones filogenéticas, pero en la mayoría de ellos se incluyeron unos pocos especímenes de la fauna de pseudosuquios de Sudamérica. Por otra parte, si bien el enfoque de esta tesis es meramente cualitativo, la variación entre los modos de crecimiento dentro de Pseudosuchia es claramente notoria (Fig. 55). De esta manera, no es evidente la existencia de una señal filogenética en el tejido óseo de los grupos de pseudosuquios, al menos de Sudamérica. Las variaciones registradas en las dinámicas de crecimiento podrían responder a causas ambientales o fisiológicas dentro de cada grupo, e incluso especie.

7.d. Estilo de vida

Los elementos óseos de muchos organismos acuáticos o anfibios típicamente muestran un aumento en la cantidad relativa de tejido óseo compacto, teniendo huesos más densos que los

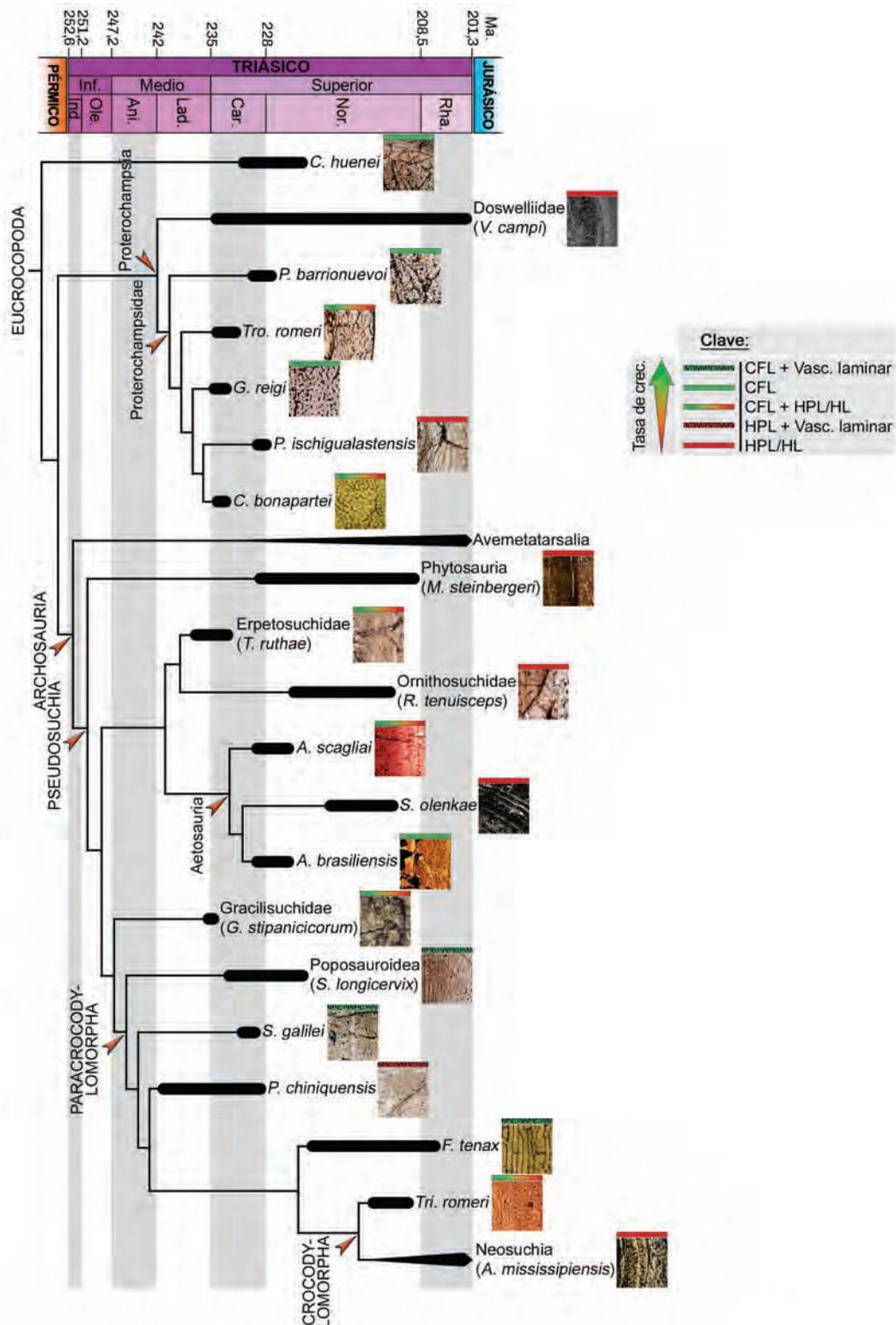


Figura 55. Cladograma simplificado cronológicamente calibrado mostrando las diferentes tasas de crecimiento desarrolladas por los grupos examinados en esta tesis y de otros taxones filogenéticamente relacionados (obtenidos de la literatura). Nótese la amplia diversidad de modos de crecimiento reconocidos en Archosauriformes no-Avetmetatarsalia. **Abreviaturas:** CFL, complejo fibrolamelar; HL, hueso lamelar; HPL, hueso pseudolamelar.

de los organismos terrestres (paquiostosis *sensu lato*; Houssaye, 2009). Esta morfología se interpretó como una característica funcional para reducir el control de la flotabilidad y la regulación hidrostática del cuerpo (Taylor, 2000; Ricqlès y Buffrénil, 2001; Houssaye, 2013). Sin

embargo, estudios recientes resaltan estos enfoques como reduccionistas debido a la inconsistencia en los resultados de compactación arrojados por varios grupos de vertebrados. Considerando, por ejemplo, a los Crocodylomorpha, el clado viviente más cercanamente emparentado a los grupos de estudio de esta tesis (Serenó, 1991), los estudios realizados en este grupo arrojan conclusiones ambiguas cuando se analiza la compactación ósea y el estilo de vida. En este sentido, el supuesto sebecosuquio terrestre *Iberosuchus macrodon* exhibe altos valores de compactación (CO: 0,8234; obtenidos a partir de la media de dos fémures) (Cubo et al., 2017) en comparación con el talatusuquio “*Metriorhynchus*”, sugerido como nadador de mar abierto (CO: 0,33) (Hua y Buffrénil, 1996). Los cocodrilos modernos, en cambio, presumiblemente tienen una correlación entre la compactación de los huesos y el hábito. Por ejemplo, *Crocodylus niloticus* (CO: 0,85 en el radio y CO: 0,78 en la tibia) (Germain y Laurin, 2005; Krilloff et al., 2008) y *Crocodylus siamensis* (CO: 0,82 en húmero) (Canoville y Laurin, 2010) tienen huesos apendiculares densos y estilos de vida anfibios. Este es el caso también de las tortugas, los grandes mamíferos (e.g., elefantes, rinocerontes) y formas fosoriales y arbóreas, que exhiben valores de compactación ósea no correlacionados con el estilo de vida observado dependiendo de la especie, el tamaño e incluso el hueso muestreado (Straehl et al., 2013; Houssaye et al., 2016; Lyson et al., 2018; Mielke et al., 2018; Schoch et al., 2019). En consecuencia, es posible afirmar que el grado de densidad ósea no es el único ni el más importante rasgo para definir el hábito en taxones extintos. No obstante, los datos microanatómicos pueden ser empleados como datos complementarios a inferencias basadas en descripciones anatómicas. Del mismo modo, los modelos estadísticos desarrollados por el Dpto. de Historia de la Tierra del Museo Nacional de Historia Natural de París (Laurin et al., 2004; Germain y Laurin, 2005; Krilloff et al., 2008; Canoville y Laurin, 2009, 2010; Quémeneur et al., 2013), que combinan tanto información microanatómica como morfológica, ofrecen resultados robustos para el estudio del hábito de otros taxones. La precisión de sus modelos se basa en la amplia base de datos del estilo de vida observado en diferentes taxones actuales. Este tipo de inferencias sustentadas en características microestructurales y anatómicas en conjunto, ofrece un marco más robusto para estimar los estilos de vida en especies extintas.

En este sentido, se discuten los estilos de vida de algunas muestras examinadas en esta tesis con un estilo de vida relativamente incierto, específicamente, proterocámpsidos y aetosaurios.

Proterochampsidae

El estilo de vida obtenido de los modelos estadísticos binarios (MEB) y ternarios (MET) propuestos por Canoville y Laurin (2010) y Quémeneur et al. (2013) para la mayoría de los

proterocámpsidos (i.e., *Tropidosuchus romeri*, *Gualosuchus reigi*, *Pseudochampsia ischigualastensis* y *Chanaresuchus bonapartei*) indica un hábito terrestre, excepto para *Proterochampsia barrionuevoi*, cuyo hábito resulta ambiguo entre acuático y anfibio/terrestre (Tabla 2, Fig. 54). Asimismo, aunque el MEB arroja un estilo de vida anfibio/terrestre para este último, su perfil de compactación es marcadamente diferente al resto (Fig. 54). De esta manera, junto a la estimación de un hábito acuático a partir del MET, resulta viable descartar un estilo de vida terrestre para *P. barrionuevoi* y proponer hábitos acuáticos o anfibios para este taxón en particular. Adicionalmente, estas inferencias se ven reforzadas por el hecho de que la compactación observada en la mayoría de los proterocámpsidos (CO: ~0,50) es similar a la reportada en los fémures de varios escamosos terrestres como *Coleonyx elegans*, *Gallotia stehlini*, *Varanus rudicollis* y *Ameiva ameiva* (variación de $\pm 0,1$ a partir de un valor de CO: 0,5) (Hugi y Sánchez-Villagra, 2012; Quémeneur et al., 2013). Según la base de datos de Hugi y Sánchez-Villagra (2012) y Quémeneur et al. (2013), solo un único taxón con una CO similar a la observado en *C. bonapartei* tiene un estilo de vida diferente, el escamoso *Dracaena guianensis* de hábitos anfibios. Los resultados obtenidos concuerdan parcialmente con interpretaciones previas realizadas sobre el estilo de vida de los proterocámpsidos, obtenidas en su mayoría de información anatómica de varios autores (Trotteyn et al., 2013). Por ejemplo, Arcucci (2011) realizó un análisis cualitativo preliminar, comparando las características anatómicas del esqueleto completo de proterocámpsidos con diápsidos vivientes y extintos. Los resultados mostraron que *C. bonapartei*, *G. reigi* y *Tro. romeri* tenían un estilo de vida presumiblemente más terrestre que *P. barrionuevoi*, el cual podría haber tenido un estilo de vida acuático o anfibio. En un estudio posterior, Arcucci et al. (2019) revisaron las características anatómicas que sugieren que los proterocámpsidos podrían haber tenido un hábito anfibio o acuático. En *C. bonapartei*, estas características incluyen un cráneo moderadamente aplanado dorsalmente crestas en su superficie, dentición marginal, paladar secundario y región caudal baja y ancha, entre otras. Por otra parte, Ezcurra et al. (2021) analizaron la longitud de los centros vertebrales de *C. bonapartei* en relación a otros tetrápodos para observar posibles adaptaciones a una locomoción acuática, llegando a conclusiones más bien ambiguas. Adicionalmente, Garcia Marsà et al. (2023), arribaron igualmente a un estilo de vida terrestre para *Tropidosuchus romeri* PVL 4604 empleando el mismo modelo propuesto por Quémeneur et al. (2013).

Por otra parte, el modelo estadístico ternario (MET) ha mostrado una precisión del 88% con respecto al estilo de vida previsto-observado basándose en el fémur de amniotas (Quémeneur et al., 2013). Además, análisis biogeoquímicos de isótopos $\delta^{13}\text{C}$ en dientes y huesos de proterocámpsidos (Rhadinosuchinae indet. CRILAR-Pv 488 fue incluido en la muestra) respaldan preliminarmente un hábito terrestre para este taxón (Leuzinger, 2020). En consecuencia, el estilo de vida terrestre inferido para *Tropidosuchus romeri*, *Gualosuchus reigi*, *Pseudochampsia*

ischigualastensis y *Chanaresuchus bonapartei* se sustenta con un alto grado de confianza. Por otra parte, el hábito acuático/anfibio de *Proterochampsia barrionuevoi* agrega variación en los estilos de vida de la familia Proterochampsidae. En un marco filogenético, en el taxón hermano de los proterocámpsidos, los Doswelliidae, también se registran especies con hábitos dispares. Por un lado, *Vancleavea campi* se considera un taxón anfibio o acuático (Nesbitt et al., 2009), mientras que en otros doswelliidos como *Doswellia kaltenbachi* y *Jaxtasuchus salomoni* se estima un estilo de vida anfibio o terrestre (Desojo et al., 2011; Sues et al., 2013), sugiriendo igualmente variaciones en los hábitos de vida.

Aetosauria

Los primeros estudios que establecieron un determinado hábito para los aetosaurios fueron propuestos por Osborn (1904) y, pasada la década de 1950, aún se discutía su estilo de vida (Sawin, 1947; Walker, 1961). Osborn (1904) observó que los esqueletos de los aetosaurios generalmente aparecían asociados con otras formas acuáticas, como los fitosaurios, en sedimentos arcillosos, lo que sugería un ambiente pantanoso. Así, este autor propuso un estilo de vida acuático o anfibio para el grupo. Más tarde, Sawin (1947) llegó a la misma conclusión basándose en las características tafonómicas de los especímenes de *Typothorax* excavados en los depósitos de Dockum en Texas (E.U.A.). Posteriormente, Walker (1961) rechazó las hipótesis de un hábito acuático o semiacuático de los aetosaurios, postulando que la característica expansión del hocico en forma de pala, presencia de miembros y pies robustos y fuertes, podrían tener una función relacionada con la excavación o con un hábito alimenticio omnívoro. Desde entonces, es común reconocer que los aetosaurios son animales terrestres. Por ejemplo, Desojo y Vizcaíno (2009), Heckert et al. (2009) y Taborda et al. (2021) también llegaron a la misma conclusión basándose en diferentes enfoques cuantitativos (análisis biomecánicos) y cualitativos (anatómicos y morfológicos).

Por otro lado, los estudios microanatómicos recientes que abordan el estilo de vida de los aetosaurios son escasos en la literatura. Además, estos se realizaron solo en osteodermos (Cerde y Desojo, 2011; Scheyer y Desojo, 2011; Cerde et al., 2018; Marsh et al., 2020). En particular, *Aetosauroides scagliai* muestra que sus osteodermos tienen valores altos (los más altos entre los aetosaurios hasta la fecha) de compactación ósea (Cerde y Desojo, 2011; Cerde et al., 2018), lo que aparentemente no está relacionado con las características morfológicas que asumen un estilo de vida terrestre para esta especie. Comparando los valores de CO de sus osteodermos (CO: ~0,95) (Cerde et al., 2018), estos son más densos que el fémur (CO: 0,614), y con taxones vivientes, el valor de CO de su fémur es similar (Tabla 2, Fig. 54). Por ejemplo, se asemeja a ciertas especies de varánidos terrestres como *Varanus griceus* (CO: 0,610) y *Varanus gouldii*

(CO: 0,637) (Quémeneur et al., 2013). Sin embargo, también es similar con la iguana marina anfibia, *Amblyrhynchus cristatus* (CO: 0,620 [espécimen NKMB 30260]) (Hugi y Sánchez-Villagra 2012). El MET arroja un hábito terrestre para *A. scagliai* PVL 2073. El modelo proporciona información lo suficientemente confiable como para deducir un estilo de vida terrestre para *A. scagliai* y probablemente, para el resto del clado Aetosauria.

En un contexto filogenético más amplio, solo en Phytosauria (si es considerado como un taxón dentro de Pseudosuchia) y Crocodylomorpha como grupos dentro de Pseudosuchia, se reconocen taxones con hábitos de vida acuáticos y anfibios. Por otra parte, en Avemetatarsalia no-Avialae se identifican como posibles taxones anfibios a *Spinosaurus* y *Baryonyx* en comparación con otros espinosáuridos como *Suchomimus*, cuyo hábito se infiere más bien terrestre; basado en diferentes análisis, incluyendo estudios microanatómicos (Fabbri et al., 2022). De este modo, la presencia de hábitos de vida acuáticos/anfibios se adquirió independientemente varias veces en Archosauriformes no-Avialae.

7.e. Osteogénesis de osteodermos

Se han propuesto diferentes mecanismos de osificación para la formación de los osteodermos en tetrápodos fósiles y vivientes. El mecanismo más comúnmente registrado es la osificación metaplástica. En este proceso, la mineralización se lleva a cabo a partir de un tejido completamente diferenciado, sin la intervención de osteoblastos, el cual termina diferenciándose en tejido óseo (Haines y Mohuiddin, 1968). El origen metaplástico de osteodermos ha sido propuesto en anfibios temnospóndilos (Witzmann y Soler-Gijón, 2008), anuros extintos y vivientes (Ruibal y Shoemaker, 1984), escamados extintos y vivientes (Zylberberg y Castanet, 1985; Levrat-Calviac y Zylberberg, 1986), arcosaurios fósiles y vivientes (e.g., Reid, 1996; Scheyer y Sander, 2004; Main et al., 2005; Vickaryous y Hall, 2008), así como también en osteodermos y huesos dérmicos del caparazón de tortugas (e.g., Barrett et al., 2002; Scheyer y Sánchez-Villagra, 2007; Scheyer y Sander, 2007; Scheyer et al., 2008; Sterli et al., 2013). En grupos fósiles, el tejido metaplástico ha sido identificado en los osteodermos por la presencia de paquetes de fibras de colágeno mineralizadas, denominadas formalmente fibras estructurales (Scheyer y Sander, 2004, 2007; Main et al., 2005; Witzmann y Soler-Gijón, 2008; Cerda y Powell, 2010; Cerda et al., 2019). Otro posible mecanismo del desarrollo de los osteodermos es la osificación intramembranosa. En este proceso, el nuevo tejido óseo formado desplaza a las estructuras del tejido blando preexistente en lugar de reincorporarlo. Teniendo en cuenta la ausencia de fibras estructurales, este tipo de osificación ha sido propuesto para algunos amniotas tempranos (Buchwitz et al., 2012), pareiasaurios (Scheyer y Sander, 2009) y diversos grupos de arcosaurios (e.g., Cerda y Desojo, 2011; Cerda et al., 2013; Scheyer et al., 2014). Un tercer modo

de origen en osteoderms fue propuesto para placodontos y temnospóndilos y consiste en una osificación de tipo endocondral, en el cual el elemento deriva de un precursor de tejido fibrocartilaginoso (Scheyer, 2007; Bowler et al., 2022). Por último, también se ha sugerido que la formación de osteoderms podría involucrar la interacción de diferentes mecanismos de osificación (Reid, 1996; Vickaryous y Hall, 2008; Buffrénil et al., 2011; Scheyer y Desojo, 2011; Cerda et al., 2013, 2018; Ponce et al., 2017).

En los osteoderms estudiados en esta tesis (a saber, provenientes de *Euparkeria capensis*, *Chanaresuchus bonapartei*, *Riojasuchus tenuisiceps*, *Aetobarbakinoides brasiliensis*, *Gracilisuchus stipanicorum*, *Saurosuchus galilei* y *Fasolasuchus tenax*) no se observan fibras estructurales, por lo que a priori, podría descartarse un origen metaplástico para los mismos. No obstante, debido a la presencia de remodelación ósea en algunas muestras, especialmente en *A. brasiliensis* y *R. tenuisiceps*, donde se registran amplias evidencias de actividad osteoclástica (e.g., líneas cementantes) no puede descartarse la posibilidad de que las fibras estructurales hayan sido reabsorbidas en etapas tempranas de la formación del osteoderma, principalmente la región interna de *R. tenuisiceps*, y en la corteza basal y en la corteza externa de *A. brasiliensis*. Tal variación fue reportada en osteoderms del doswélliido *Vancleavea campi* (Ponce et al., 2017) y también en otros aetosaurios como *Aetosauroides scagliai* (Scheyer et al., 2014; Cerda et al., 2018), este último incorporando fibras estructurales tardíamente en su ontogenia. Por otra parte, en osteoderms mayormente compactos y/o con cortezas formadas casi íntegramente por tejido primario (i.e., *E. capensis*, *C. bonapartei*, *G. stipanicorum*, *S. galilei* y *F. tenax*) resulta relativamente improbable la ocurrencia de fibras estructurales en algún momento de la ontogenia. En este sentido, se infiere un origen intramembranoso como el origen histológico de estos osteoderms.

Por otro lado, en estudios osteohistológicos sobre osteoderms, también suele analizarse los modos de osificación de la ornamentación. Generalmente, la superficie externa de los osículos de tetrápodos suele estar ornamentada con crestas, tubérculos y/o pozos o valles. Se han postulado dos mecanismos para la formación de la ornamentación externa de los osteoderms. El primero consiste en procesos locales de reabsorción y redepositación del tejido cortical en huesos esculpidos del cráneo dérmico y osteoderms de varios taxones de arcosauriformes (Buffrénil, 1982; Hua y Buffrénil, 1996; Scheyer y Sander, 2004; Cerda y Desojo, 2011; Scheyer et al., 2014, Cerda et al., 2015) y testudines (Jannello et al., 2016; Buffrénil et al., 2016). El segundo mecanismo, propuesto para osteoderms y huesos dérmicos de tetrápodos tempranos (Witzmann y Soler-Gijón, 2008; Downs y Donoghue, 2009; Witzmann, 2009; Giles et al., 2013; Buffrénil et al., 2016) y tortugas (Scheyer et al., 2015) involucra la osteogénesis preferencial sobre áreas que se corresponden con las crestas y tubérculos, sin procesos de reabsorción. Esta manera de

desarrollo se reconoce porque las marcas de crecimiento en la corteza externa siguen la forma de la ornamentación del osteodermo y por la ausencia de líneas de reabsorción en la corteza externa.

En las muestras de osteodermos de la presente tesis, la ornamentación está ausente en los osículos de *Gracilisuchus stipanicorum*, así como en los “rauisúquios” *Saurosuchus galilei* y *Fasolasuchus tenax*. Asimismo, el osteodermo de *Euparkeria capensis* muestra una tenue ornamentación, delineando una onda suave en la forma de la corteza externa. Adicionalmente, en los osteodermos de *Chanaresuchus bonapartei*, donde se halla preservada la corteza externa (CRILAR-Pv 80), la ornamentación es ligeramente más marcada, con surcos más profundos y crestas más elevadas. Finalmente, en los osteodermos de *Riojasuchus tenuisiceps* y *Aetobarbakinoides brasiliensis* la ornamentación es pronunciada, compuesta por amplios surcos en conjunto con crestas de formas y tamaños irregulares a lo ancho de la corteza externa. A pesar de estas diferencias registradas, la mayoría de los osteodermos, excepto el de *A. barbakinoides* muestran una corteza externa formada por tejido primario atravesado por algunas marcas de crecimiento que, a grandes rasgos, adoptan la silueta de la superficie del osteodermo. En este sentido, estas características permiten inferir que los relieves superficiales de los osteodermos se originan a partir de la osteogénesis preferencial en áreas específicas de la corteza. Finalmente, en el osteodermo de *A. barbakinoides* se registran sucesivos ciclos de deposición ósea diferenciados por claras líneas cementantes, evidenciando procesos de reabsorción. De esta manera, para este ejemplar en particular, es posible que la ornamentación se haya mantenido por mecanismos locales de reabsorción y redepositación ósea.

De esta manera, el mecanismo para el mantenimiento de la ornamentación inferido de las muestras de osteodermos examinadas exhibe cierta variabilidad. Por otra parte, la osificación intramembranosa constituye el modo predominante de los osteodermos, aunque en algunos taxones se incorpora la osificación metaplástica (e.g., Aetosauria, Phytosauria). Esta variación registrada en los pseudosuquios analizados contrasta en gran manera con las características reportadas en avemetatarsales acorazados. En este sentido, los osteodermos de los dinosaurios Thyreophora (Akylosauria y Stegosauria) y Titanosauria muestran un carácter fuertemente conservativo respecto al mantenimiento de la ornamentación y a su origen histológico, infiriéndose la reabsorción y redepositación local para el primer parámetro y un mecanismo metaplástico para el segundo (Scheyer y Sander, 2004; Cerda y Powell, 2010; Brum et al., 2023).

7.f. Caracteres de osteodermos con potencial en estudios sistemáticos

La histología de los osteodermos de los arcosauriformes ha comenzado a ser recientemente estudiada en mayor profundidad, por lo que hay una gran cantidad de información

disponible (e.g., Scheyer y Sander, 2004; Hill y Lucas, 2006; Parker et al., 2008; Vickaryous y Hall, 2008; Hill, 2010; Klein et al., 2009; Vickaryous y Sire, 2009; Cerda y Desojo, 2011; Scheyer y Desojo, 2011; Cerda et al., 2013, 2015, 2018; Filippi et al., 2013; Scheyer et al., 2014; Ponce et al., 2017). Este notable incremento en cuanto al conocimiento microanatómico e histológico de los osteodermos permite evaluar el potencial de estas características y de su variación en un contexto filogenético. En otras palabras, las características microanatómicas e histológicas de los osteodermos, históricamente interpretadas en un marco biológico, pueden ser ahora evaluadas como posibles fuentes de caracteres de valor filogenético.

Considerando la muestra de *Euparkeria capensis* (GPIT-Pv 72025), si bien la mayoría de los arcossauromorfos no-eucrocópodos no poseen osteodermos, no se han realizado estudios microestructurales sobre aquellos que si los portan. En este sentido, no es posible evaluar si las características reportadas en *E. capensis* podrían constituir una serie de caracteres sinapomórficos en taxones de Archosauromorpha tempranos. No obstante, las particularidades histológicas del osteoderma tienen algunas semejanzas con los osículos de los cocodrilos actuales. La forma y la estructura trilaminar con una región interna débilmente desarrollada son reconocidas en ambos taxones. También se registran abundantes fibras de Sharpey en la corteza externa (Sun y Chen, 2013). Asimismo, son diferentes respecto al origen de la ornamentación, ya que mientras en *E. capensis* la misma se desarrolla por tasas diferenciales de depositación, en los cocodrilos se genera por procesos locales de reabsorción y depositación (Buffrénil, 1982; Scheyer et al., 2004; Buffrénil et al., 2014). De esta manera, se interpreta que el osteoderma de *E. capensis* (GPIT-Pv 72025) posee tanto características presuntamente plesiomórficas (como la histogénesis de la ornamentación) como derivadas (forma y estructura trilaminar).

En el caso de los proterocámposidos, las características de sus osteodermos son conservativas en general, al menos en *Chanaresuchus bonapartei* (CRILAR-Pv 80, PVL 4575). Sin embargo, cierta variación intraespecífica fue reportada para esta especie en estudios previos (Cerda et al., 2015; Ponce et al., 2017). Si bien la mayoría de los osteodermos de *C. bonapartei* analizados en esta tesis y en otros estudios (*C. bonapartei* PULR-V 07) son estructuras más bien compactas y de forma sub-globosa o “arriñonada” formadas predominantemente por hueso pseudolamelar (Ponce et al., 2017), el osteoderma de *C. bonapartei* PVL 6244 posee una fuerte vascularización, incluso con canales que se abren a la superficie exterior (Cerda et al., 2015). También es común la presencia de fibras de Sharpey (Cerda et al., 2015; Ponce et al., 2017). Por otra parte, el osteoderma de *Pseudochampsia ischigualastensis* (PVSJ 567) examinado por Cerda et al. (2015) es un elemento completamente avascular y formado por fibras intrínsecas fuertemente organizadas. De esta manera, a pesar de la variación intraespecífica encontrada en *C. bonapartei*, los osteodermos de los proterocámposidos exhiben un patrón general en el que no hay diferenciación clara entre las regiones basal, interna y externa. Este patrón es relativamente

diferente del reportado en otros Eucrocopoda y podría considerarse una condición derivada de Proterochampsidae.

Por otra parte, los osteodermos analizados de *Riojasuchus tenuisiceps* (PVL 3814) poseen características dispares en un marco comparativo. Por ejemplo, una amplia región interna, de igual o mayor espesor relativo que las cortezas basal y externa, fue igualmente registrada en doswélliidos (*Doswellia kaltenbachi*) (Ponce et al., 2017), algunos fitosaurios, aetosaurios (e.g., *Paratypothorax*, *Typothorax*) y “rauisúquios” (Scheyer y Desojo, 2011; Cerda et al., 2013; Scheyer et al., 2014). Adicionalmente, el origen de la ornamentación por osteogénesis preferencial es compartido por el doswélliido *D. kaltenbachi* y algunos “rauisúquios” dentro de Archosauriformes no-Avemetatarsalia (Cerda et al., 2013; Ponce et al., 2017). De esta manera se reconoce que los osteodermos de *R. tenuisiceps* (PVL 3814) poseen propiedades compartidas con taxones relativamente cercanos en un contexto filogenético, como fitosaurios, aetosaurios y “rauisúquios”; pero también con grupos ancestrales, como los doswélliidos. Dadas estas características superpuestas en Archosauriformes no-Avemetatarsalia respecto a los osteodermos de *R. tenuisiceps*, no es posible definir rasgos osteohistológicos diagnósticos en los osteodermos de Ornithosuchidae.

En otro orden, el osteoderma de *Aetobarbakinoides brasiliensis* (CEPZ 168) presenta características particulares que agregan variabilidad, a los ya de por sí, diversos osteodermos de aetosaurios. En este sentido su carácter mayormente compacto es compartido con osteodermos de algunos ejemplares de *Aetosauroides scagliai*, Aetosaurinae indet. y el aetosauromorfo *Revueltasaurus callenderi* (Parker et al., 2008; Cerda y Desojo, 2011; Scheyer et al., 2014; Cerda et al., 2018). Por otra parte, la ausencia de fibras estructurales y un origen intramembranoso ha sido registrado en la mayoría de los osteodermos de aetosaurios, al igual que en *A. brasiliensis*. Sin embargo, excepcionalmente se ha reportado la incorporación de fibras estructurales en los osteodermos de *Calypotosuchus wellsi* (Scheyer et al., 2014) y *A. scagliai* (solo en osteodermos apendiculares) (Cerda et al., 2018), evidenciando un modo mixto de osificación, intramembranoso y metaplástico. Asimismo, el desarrollo de la ornamentación por procesos locales de reabsorción y depositación es una característica registrada en *A. brasiliensis* y compartida por todos los aetosaurios estudiados hasta la fecha (Desojo y Cerda, 2011; Scheyer et al., 2014; Cerda et al., 2018). Así, los rasgos osteohistológicos dispares reportados en *A. barbakinoides* no permiten la identificación de caracteres microestructurales en sus osteodermos para una caracterización de Aetosauria. En estudios previos se postularon varias causas para esta variabilidad. Cerda et al. (2018) propusieron de manera preliminar que la estructura compacta de los osteodermos de algunas especies de aetosaurios podría responder a cuestiones filogenéticas, descartando hipótesis relativas al dimorfismo sexual y cambios durante la ontogenia.

Por su parte, el osteodermo de *Gracilisuchus stipanicorum* (CRILAR-Pv 490) también parece poseer características únicas. La ausencia de ornamentación en la corteza externa, es registrada en taxones más bien ancestrales, por fuera de Archosauria, tales como *Vancleavea campi* (Ponce et al., 2017), y en grupos más recientes, tales como *Sebecosuchia* (Pochat-Cottilloux et al., 2022). Adicionalmente la estructura tipo “malla” observada en las placas dérmicas de *G. stipanicorum* también fue identificada en osteodermos de cocodrilos (Buffrénil et al., 2014). La ocurrencia de una región interna de un espesor levemente menor que las cortezas es igualmente reconocida en varios grupos de pseudosuquios (Scheyer y Desojo, 2011; Scheyer et al., 2014; Ponce et al., 2017). En este sentido, debido a la generalidad de las características encontradas en el osteodermo de *G. stipanicorum*, no resulta viable su consideración como elemento de valor sistemático, aunque se asemejan superficialmente a las de los cocodrilos.

Finalmente, los osteodermos de “rauisúquios” examinados (*Saurosuchus galilei* PVSJ 32 y *Fasolasuchus tenax* PVL 3850) demuestran cierta variación entre los Loricata no-Crocodylomorpha, respecto a su estructura. Por un lado, si bien el osteodermo de *S. galilei* es una estructura relativamente compacta, presenta una región interna con unos pocos espacios intertrabeculares, mientras que en el osículo de *F. tenax* es imposible diferenciar una clara región de hueso esponjoso. Por otra parte, la presencia de una configuración ósea densa parece ser común en la mayoría de los osteodermos de “rauisúquios” (e.g., *Batrachotomus kupferzellensis*, *Prestosuchus chiniquensis*), aunque también se registran especies con una región interna ampliamente desarrollada (e.g., *Tikisuchus romeri*) (Scheyer y Desojo, 2011; Cerda et al., 2013). Asimismo, la histogénesis por osificación intramembranosa está ampliamente distribuida en el grupo, incluyendo a *S. galilei* y *F. tenax*. Sin embargo, excepcionalmente, en los osteodermos de *B. kupferzellensis* se identificaron fibras estructurales y, por ende, se propuso una osificación metaplástica para las placas dérmica de esta especie (Scheyer y Desojo, 2011). Debido a la diversidad de características registradas en “Rauisuchia” (Paracrocodylomorpha no-Crocodylomorpha *sensu stricto*) no es posible extraer rasgos de valor taxonómico para definir el grupo o especies del grupo.

Como se observa, la distribución de caracteres osteohistológicos en los osteodermos de los especímenes examinados no parece seguir un patrón filogenético reconocible o un orden taxonómico en particular, excepto en Proterochampsidae (Fig. 56). Estos resultados coinciden parcialmente con la propuesta de Clarac et al. (2020) que postula que el grado de compactación de los osteodermos y las placas en Pseudosuchia y Testudinata responden principalmente a cuestiones ecofisiológicas dentro de cada grupo o especie y no a una señal filogenética.

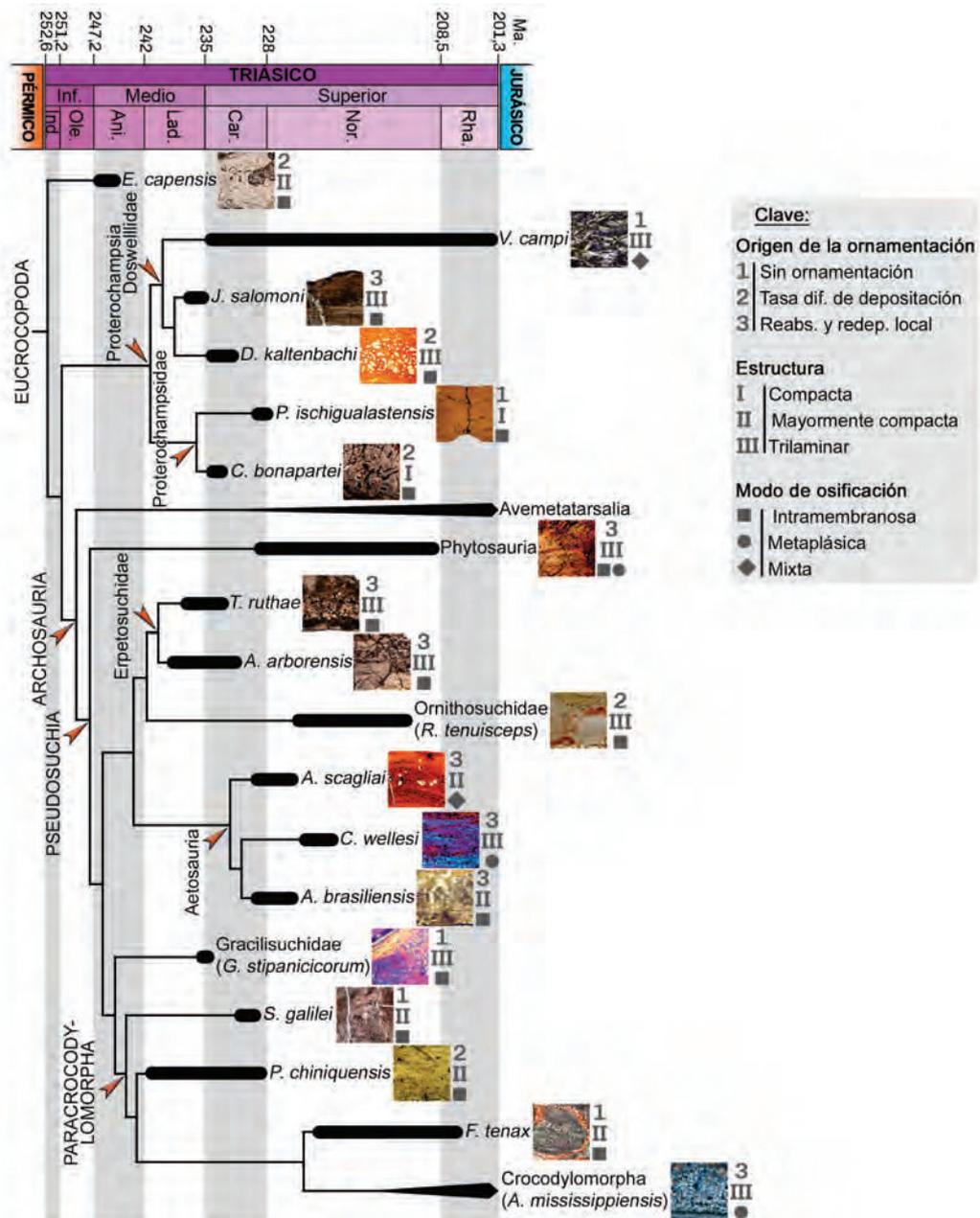


Figura 56. Cladograma simplificado cronológicamente calibrado mostrando diferentes características desarrolladas por los osteodermos de los grupos examinados en esta tesis y de otros taxones filogenéticamente relacionados (obtenidos de la literatura). Nótese la diversidad de los caracteres considerados presentes en los diferentes taxones.

8. CONCLUSIONES

El clado Archosauriformes y, dentro de él, Pseudosuchia; constituyeron las faunas continentales dominantes durante el Triásico. A pesar de su importancia paleoecológica, los estudios que examinan la paleobiología de los mismos son más bien escasos. En esta tesis se examinó la microestructura ósea del postcráneo de diversos ejemplares de Archosauriformes no-Avemetatarsalia (e.g., Proterochampsidae, Erpetosuchidae, Ornithosuchidae, Gracilisuchidae, Poposauroidea, Loricata) principalmente de Sudamérica. Se cumplió con la mayoría de los objetivos planteados, excepto la obtención de curvas de crecimiento debido al escaso número de muestras y al estado de preservación de las mismas. De esta manera, se arribaron a las siguientes inferencias paleobiológicas:

1. Las edades inferidas a partir del conteo de marcas de crecimiento en huesos del esqueleto axial, apendicular y osteodermos corresponden a edades mínimas debido a los signos de remodelación ósea y al pobre estado de preservación. En este sentido, en general, los osteodermos resultan mejores como herramientas esqueletocronológicas ya que registran escasas evidencias de actividad osteoclástica y exhiben un mayor número de marcas de crecimiento en comparación con otros huesos apendiculares y axiales.
2. La variación inter-elemental es relativamente alta en los taxones examinados. Tal disparidad responde a tasas diferenciales en la osteogénesis de distintos elementos en un mismo espécimen. Asimismo, no se registra un patrón en cuanto a que hueso apendicular (ya sea del estilopodio o del zeugopodio) o axial preserva el mayor número de marcas de crecimiento y la distribución de las mismas es más bien azarosa.
3. Respecto a los eventos de maduración en la historia de vida de los taxones examinados, se obtuvieron resultados variables. La hipótesis de que la madurez sexual precede a la madurez esquelética/somática en Tetrapoda no-Avialae es observable en algunos proterochámpsidos (e.g., *P. ischigualastensis*), erpetosúquidos (*Tarjadia ruthae*), ornitosúquidos (*Riojasuchus tenuisiceps*) y aetosaurios (*Aetosauroides scagliai*). No obstante, también es registrada la situación inversa, es decir, la madurez esquelética se produce antes que la madurez sexual (similar a las aves) en otros proterochámpsidos (*Tro. romeri*), gracilisúquidos (*Gracilisuchus stipanicorum*) y cocodrilomorfos (*Tri. romeri*). De esta manera, este último patrón de maduración parece haber surgido independientemente varias veces en Archosauriformes no-Avemetatarsalia.

4. Las dinámicas de crecimiento inferidas son variables, incluso dentro de grupos más inclusivos, reconociéndose una posible plasticidad fenotípica dentro de Proterochampsidae (i.e., *Tro. romeri* y *Chanaresuchus bonapartei*). De esta manera, no se identifican patrones de crecimiento particulares, registrándose una amplia variedad de modos de crecimiento en los taxones examinados. Esta variabilidad reconocida se opone a la hipótesis de la presencia de una señal filogenética en Archosauromorpha no-Avemmetatarsalia. En Sudamérica, durante el Triásico, estas especies desarrollaron una extensa diversidad de estrategias de crecimiento, relativamente diferenciadas de las del resto del mundo.
5. Empleando modelos estadísticos, datos microanatómicos obtenidos a partir del paquete Bone Profiler para R e información anatómica se infirieron los estilos de vida para Proterochampsidae y Aetosauria, taxones con hábitos históricamente debatidos en la literatura. En este sentido, se interpretó a los proterocámpsidos como formas terrestres, excepto *Proterochampsia barrionuevoi*, el cual resultó en acuático. Adicionalmente, el aetosaurio *A. scagliai* también se infirió como una forma terrestre. Los hábitos obtenidos poseen correspondencia con los estilos de vida sugeridos a partir de información morfológica.
6. La ausencia de fibras estructurales en los osteodermos de diferentes clados de Archosauriformes revela que el mecanismo de osificación más común en este grupo es el intramembranoso. Este carácter contrasta con lo reportado para arcosauriformes avemetatarsales, cuyos osteodermos (e.g., Tyreophora, Titanosauria) se originan a partir de procesos de metaplasia.
7. El modo principal para el mantenimiento de la ornamentación de los osteodermos de *Euparkeria capensis*, *C. bonapartei* y *R. tenuisiceps* se infirió como un mecanismo de osteogénesis preferencial, mientras que en *A. brasiliensis* el mismo consistía en procesos locales absorción y redepositación de la corteza externa. Asimismo, los osteodermos de *G. stipanicorum*, *Saurosuchus galilei* y *Fasolasuchus tenax* carecen de ornamentación.
8. La alta variabilidad de características microestructurales encontradas en los osteodermos de los especímenes parece responder más a cuestiones ecofisiológicas que a filogenéticas. Por este motivo, no se encontraron caracteres con potencial sistemático en los huesos dérmicos muestreados, excepto en los de los proterocámpsidos. Su relativamente alto grado de compactación y forma globular o arriñonada son características únicas registradas para este taxón.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade, R.C.L.P.; Sena, M.V.A.; Araújo, E.V.; Bantim, R.A.M.; Riff, D. y Sayão, J.M. 2018. Osteohistological study on both fossil and living Caimaninae (Crocodyliformes, Crocodylia) from South America and preliminary comments on growth physiology and ecology. *Historical Biology*, 32: 346–355.
- Andreis, R.R.; Bossi, G.E. y Montardo, D.K. 1980. O Grupo Rosario do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. *Congresso Brasileiro de Geologia 31, Balneário de Camboriú, Anais da Sociedade Brasileira de Geologia*, 2: 659–673.
- Arcucci, A.B. 2011. Sistemática y filogenia de los Proterochampsidae (Amniota, Diápsida, Archosauriformes) del Triásico de América del Sur, y sus implicancias en el origen de Archosauria. Tesis de Doctorado. Prensa de la Universidad Nacional de San Luis, San Luis.
- Arcucci, A.B.; Previtiera, E. y Mancuso, A.C. 2019. Ecomorphology and bone microstructure of Proterochampsia from the Chañares Formation. *Acta Palaeontologica Polonica*, 64: 157–170.
- Aureliano, T.; Ghilardi, A.M.; Navarro, B.A.; Fernandes, M.A.; Ricardi-Branco, F. y Wedel, M.J. 2021. Exquisite air sac histological traces in a hyperpneumatized nanoid sauropod dinosaur from South America. *Scientific Reports*, 11: 24207.
- Baczko, M.B. von. 2018. Rediscovered cranial material of *Venaticosuchus rusconii* enables the first jaw biomechanics in Ornithosuchidae (Archosauria: Pseudosuchia). *Ameghiniana*, 55: 365–380.
- Baczko, M.B. von; Desojo, J.B.; Gower, D.J.; Ridgely, R.; Bona, P. y Witmer, L.M. 2021. New digital braincase endocasts of two species of *Desmotosuchus* and neurocranial diversity within Aetosauria (Archosauria: Pseudosuchia). *The Anatomical Record*, 305: 2415–2434.
- Baczko, M.B. von; Desojo, J.B. y Pol, D. 2014. Anatomy and phylogenetic position of *Venaticosuchus rusconii* Bonaparte, 1970 (Archosauria, Pseudosuchia), from the Ischigualasto Formation (Late Triassic), La Rioja, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34: 1342–1356.
- Baczko, M.B. von; Desojo, J.B. y Ponce, D.A. 2020. Postcranial anatomy and osteoderm histology of *Riojasuchus tenuisiceps* and a phylogenetic update on Ornithosuchidae (Archosauria, Pseudosuchia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39: e1693396.

- Baczko, M.B. von; Desojo, J.B.; Trotteyn, M.J. y Stocker, M.R. 2023. Paleoneurology of the Early Diversification of Triassic Archosauriforms and Pseudosuchians. En: Dozo, M.T.; Paulina-Carabajal, A.; Macrini, T.E. y Walsh, S. (Eds.); p. 179–211. *Paleoneurology of Amniotes*. Springer, Cham.
- Bailleul, A.M.; O'Connor, J. y Schewitzer, M.H. 2019. Dinosaur paleohistology: review, trends and new avenues of investigation. *Peerj*, 7: e7764.
- Bailleul, A.M.; Scannella, J.B.; Horner, J.R. y Evans, D.C. 2016. Fusion patterns in the skulls of modern archosaurs reveal that sutures are ambiguous maturity indicators for the Dinosauria. *PLoS One*, 11: e0147687.
- Banks, W.J. 1996. *Histología veterinaria aplicada*. Manole, México D.F.
- Barrett, P.M.; Clarke, J.B.; Brinkman, D.B.; Champman, S.D. y Ensom, P.C. 2002. Morphology, histology and identification of the —'granicones' from the Purbeck Limestone Formation (Lower Cretaceous: Berriasian) of Dorset, southern England. *Cretaceous Research*, 23: 279–295.
- Benedetto, J.L. 2018. *El Continente Gondwana a través del Tiempo, una Introducción a la Geología Histórica*. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba.
- Benton, M.J. 2015. *Vertebrate Paleontology*. Willey Blackwell, Chichester.
- Bhat, M.S.; Chinsamy, A. y Parkington, J. 2023. Bone histology of Neogene angulate tortoises (Testudines: Testudinidae) from South Africa: palaeobiological and skeletochronological implications. *Royal Society Open Science*, 10: 230064.
- Bonaparte, J.F. 1981. Descripción de "*Fasolasuchus tenax*" y su significado en la sistemática y evolución de los Thecodontia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 3: 55–101.
- Botha, J. y Chinsamy, A. 2001. Growth patterns deduced from the bone histology of the cynodonts *Diademodon* and *Cynognathus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20: 705–711.
- Botha-Brink, J. y Smith, R.M.H. 2011. Osteohistology of the Triassic archosauromorphs *Prolacerta*, *Proterosuchus*, *Euparkeria*, and *Erythrosuchus* from the Karoo Basin of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31: 1238–1254.
- Botha, J.; Weiss, B.M.; Dollman, K.; Barrett, P.M.; Benson, R.B.J. y Choiniere, J.N. 2023. Origins of slow growth on the crocodylian stem lineage. *Current Biology*, 33: 4261–4268.
- Bowler, N.; Sumida, S.S. y Huttenlocker, A.K. 2022. Histological evidence for dermal-endochondral co-ossification of the dorsal blades in the late Paleozoic amphibian *Platyhystrix rugosus* (Temnospondyli: Dissorophidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 42: e2144338.

- Brochu, C.A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16: 49–62.
- Bromage, T.G.; Goldman, H.M.; McFarlin, S.C.; Warshaw, J.; Boyde, A. y Riggs, C.M. 2003. Circularly polarized light standards for investigations of collagen fiber orientation in bone. *The Anatomical Record*, 274B: 157–168.
- Brum, A.; Eleutério, L.; Simões, T.; Whitney, M.; Souza, G.; Sayão, J. y Kellner, A. 2023. Ankylosaurian body armor function and evolution with insights from osteohistology and morphometrics of new specimens from the Late Cretaceous of Antarctica. *Paleobiology*, 49: 579–600.
- Brusatte, S.L. y Sereno, P.C. 2008. Phylogeny of Allosauridae (Dinosauria: Theropoda): comparative analysis and resolution. *Journal of Systematic Palaeontology*, 6: 155–182.
- Buchwitz, M.; Witzmann, F.; Voigt, S. y Golubev, V. 2012. Osteoderm microstructure indicates the presence of a crocodylian-like trunk branching system in a group of armoured basal tetrapods. *Acta Zoologica*, 93: 260–280.
- Buffrénil, V. de 1982. Morphogenesis of bone ornamentation in extant and extinct crocodylians. *Zoomorphology*, 99: 155–166.
- Buffrénil, V. de; Clarac, F.; Canoville, A. y Laurin, M. 2016. Comparative data on the differentiation and growth of bone ornamentation in gnathostomes (Chordata: Vertebrata). *Journal of Morphology*, 277: 634–670.
- Buffrénil, V. de; Clarac, F.; Fau, M.; Martin, S.; Martin, B.; Pellé, E. y Laurin, M. 2014. Differentiation and growth of bone ornamentation in vertebrates: a comparative histological study among the Crocodylomorpha. *Journal of Morphology*, 276: 425–445.
- Buffrénil, V. de; Dauphin, Y.; Rage, J.C. y Sire, J-Y. 2011. An enamel like tissue, osteodermine, on the osteoderms of a fossil anguid (Glyptosaurinae) lizard. *Comptes Rendus Palevol*, 10: 427–437.
- Buffrénil, V. de; Laurin, M. y Jouve, S. 2021b. Archosauromorpha: the Crocodylomorpha. En: Buffrénil, V. de; Ricqlès, A.J.; Zylberberg, L. y Padian, K. (Eds.). *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology*; p. 486–510. CRC Press, Boca Ratón y Londres.
- Buffrénil, V. de y Quilhac, A. 2021. Bone tissue types: a brief account of currently used categories. En: Buffrénil, V. de; Ricqlès, A.J. de; Zylberberg, L. y Padian, K. (Eds.). *Vertebrate skeletal histology and paleohistology*, pp. 147–182. CRC Press, Boca Raton y Londres.
- Buffrénil, V. de; Quilhac, A. y Castanet, J. 2021a. Cyclical growth and Skeletochronology. En: Buffrénil, V. de; Ricqlès, A.J.; Zylberberg, L. y Padian, K. (Eds.). *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology*; p. 626–644. CRC Press, Boca Ratón y Londres.

- Burns, M.E.; Vickaryous, M.K. y Currie, P.J. 2013. Histological variability in fossil and recent Alligatoroid osteoderms: systematic and functional implications. *Journal of Morphology*, 274: 676–686.
- Burr, D.B. y Allen, M.R. 2019. *Basic and Applied Bone Biology*. Elsevier Academic Press, Londres, San Diego, Cambridge y Kidlington.
- Butler, R.J.; Fernandez, V.; Nesbitt, S.J.; Leite, J.V. y Gower, D.J. 2022. A new pseudosuchian archosaur, *Mambawakale ruhuhu* gen. et sp. nov., from the middle Triassic Manda beds of Tanzania. *Royal Society Open Science*, 9: 211622.
- Canoville, A. y Laurin, M. 2009. Microanatomical diversity of the humerus and lifestyle in lissamphibians. *Acta Zoologica*, 90: 110–122.
- Canoville, A. y Laurin, M. 2010. Evolution of humeral microanatomy and lifestyle in amniotes, and some comments on palaeobiological inferences. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100: 384–406.
- Canoville, A.; Schweitzer, M.H. y Zanno, L. 2020. Identifying medullary bone in extinct avemetatarsalians: challenges, implications and perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 375: 20190133.
- Carr, T.D. 2020. A high-resolution growth series of *Tyrannosaurus rex* obtained from multiple lines of evidence. *PeerJ*, 8: e9192.
- Castanet, J. y Báez, M. 1991. Adaptation and evolution in *Gallotia* lizards from the Canary Islands: age, growth, maturity and longevity. *Amphibia-Reptilia*, 12: 81–102.
- Castanet, J.; Francillon-Vieillot, H.; Meunier, F.J. y Ricqlès, A.J. de. 1993. Bone and individual aging. En: Hall, B.K (Ed.), *Bone*, Vol. 7: Bone growth; p. 245–283. CRC Press, Boca Ratón.
- Cerda, I.A.; Chinsamy, A.; Pol, D.; Apaldetti, C.; Otero, A.; Powell, J.E.; Martínez, R.N. y Claessens, L. 2017. Novel insight into the origin of the growth dynamics of sauropod dinosaurs. *PLoS ONE*, 12: e0179707.
- Cerda, I.A. y Desojo, J.B. 2011. Dermal armour histology of aetosaurs (Archosauria: Pseudosuchia), from the Upper Triassic of Argentina and Brazil. *Lethaia*, 44: 417–428.
- Cerda, I.A.; Desojo, J.B. y Scheyer, T.M. 2015. Osteoderm histology of Proterochampsia and Doswelliidae (Reptilia: Archosauriformes) and their evolutionary and paleobiological implications. *Journal of Morphology*, 276: 385–402.
- Cerda, I.A.; Desojo, J.B.; Scheyer, T.M. y Angielczyk, K. 2018. Novel data on aetosaur (Archosauria, Pseudosuchia) osteoderm microanatomy and histology: palaeobiological implications. *Palaeontology*, 61: 721–745.
- Cerda, I.A.; Desojo, J.B.; Scheyer, T.M. y Schultz, C.L. 2013. Osteoderm microstructure of “rauisuchian” archosaurs from South America. *Geobios*, 46: 273–283.

- Cerda, I.A.; Gasparini, Z.; Coria, R.A.; Salgado, L.; Reguero, M.; Ponce, D.A.; Gonzalez, R.; Janello, M.J. y Moly, J. 2019. Paleobiological inferences for the Antarctic dinosaur *Antarctopelta oliveroi* (Ornithischia: Ankylosauria) based on bone histology of the holotype. *Cretaceous Research*, 103: 104171.
- Cerda I.A.; Pereyra M.E.; Garrone, M.C.; Ponce D.A.; Navarro, T.G.; González R.; Militello M.; Luna, C. y Janello, M.J. 2020. A basic guide for sampling and preparation of extant and fossil bones for histological studies. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 20: 15–28.
- Cerda, I.A. y Powell, J.E. 2010. Dermal armor histology of *Saltasaurus loricatus*, an Upper Cretaceous sauropod dinosaur from Northwest Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55: 389–398.
- Chinsamy, A. 2023. Palaeoecological deductions from osteohistology. *Biology Letters*, 19: 20230245.
- Chinsamy, A. y Raath, M.A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontologia Africana*, 29: 39–44.
- Chinsamy-Turan A. 2005. *The Microstructure of Dinosaur Bone*. Prensa de la Universidad John Hopkins, Baltimore y Londres.
- Clarac, F.; Scheyer, T.M.; Desojo, J.B.; Cerda, I.A. y Sanchez, S. 2020. The evolution of dermal shield vascularization in Testudinata and Pseudosuchia: phylogenetic constraints versus ecophysiological adaptations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375: 20190132.
- Colombi, C.; Martínez, R.N.; Césari, S.L.; Alcober, O.A.; Limarino, C.O. y Montañez, I. 2021. A high-precision U–Pb zircon age constraints the timing of the faunistic and palynofloristic events of the Carnian Ischigualasto Formation, San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 111: 103433.
- Cooper, R.R.; Milgram, J.W. y Robinson, R.A. 1966. Morphology of the osteon: an electron microscopic study. *Journal of Bone and Joint Surgery*, 48: 1239–1271.
- Cubo, J. y Huttenlocker, A.K. 2020. Vertebrate palaeophysiology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375: 20190130.
- Cubo, J., y Jalil, N. 2019. Bone histology of *Azendohsaurus laaroussii*: implications for the evolution of thermometabolism in Archosauromorpha. *Paleobiology*, 45: 317–330.
- Cubo, J.; Köhler, M. y Buffrénil, V. de. 2017. Bone histology of *Iberosuchus macrodon* (Sebecosuchia, Crocodylomorpha). *Lethaia*, 50: 495–503.
- Cubo, J.; Legendre, P.; Ricqlès, A. de; Montes, L.; Margerie, E. de; Castanet, J. y Desdevises, Y. 2008. Phylogenetic, functional, and structural components of variation in bone growth rate of amniotes. *Evolution & Development*, 10: 217–227.

- Cubo, J.; Le Roy, N.; Martinez-Maza, C. y Montes, L. 2012. Paleohistological estimation of bone growth rate in extinct archosaurs. *Paleobiology*, 38: 335–349.
- Cullen, T.M.; Brown, C.M.; Chiba, K.; Brink, K.S.; Makovicky, P.J. y Evans, D.C. 2021. Growth variability, dimensional scaling, and the interpretation of osteohistological growth data. *Biology Letters*, 17: 20210383.
- Currey, J.D. 2002. *Bone, Structure and Mechanics*. Prensa de la Universidad de Princeton, Princeton y Oxford.
- Dacke, C.G.; Elsey, R.M.; Trosclair III, P.L.; Sugiyama, T.; Nevarez, J.G. y Schweitzer, M.H. 2015. Alligator osteoderms as source of calcium. *Journal of Zoology*, 297: 255–264.
- Datta, D. y Ray, S. 2023. A giant phytosaur (Diapsida, Archosauria) from the Upper Triassic of India with new insights on phytosaur migration, endemism and extinction. *Papers in Palaeontology*, 9: e1476.
- Desojo, J.B.; Arcucci, A.B. y Marsicano, C.A. 2002. Reassessment of *Cuyosuchus huenei*, a Middle-Late Triassic archosauriform from the Cuyo Basin, west-central Argentina. En Heckert, A.B. y Spencer, L.G. (Eds.), *Upper Triassic Stratigraphy and Paleontology*; p 143–148. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 21, Albuquerque.
- Desojo, J.B.; Fiorelli, L.E.; Ezcurra, M.D.; Martinelli, A.G.; Ramezani, J.; Da-Rosa, Á.A.S.; Baczko, M.B. von; Trotteyn, M.J.; Montefeltro, F.C.; Ezpeleta, E. y Langer, M.C. 2020. The Late Triassic Ischigualasto Formation at Cerro Las Lajas (La Rioja, Argentina): fossil tetrapods, high-resolution chronostratigraphy, and faunal correlations. *Scientific Reports*, 10: 12782.
- Desojo, J.B.; Macedo Farias, B.D.; Scheyer, T.M.; Cerda, I.A.; Ribeiro, A.M. y Soares, M.B. 2019. Limb bones microstructure in *Rauisuchia* (Archosauria: Pseudosuchia): new insights in the growth strategies. *Journal of Morphology*, 280 (supl. ICVM): S107–S108.
- Desojo, J.B. y Rauhut, O.W.M. 2024. Reassessment of the enigmatic “*Prestosuchus*” *loricatus* (Archosauria: Pseudosuchia) from the Middle-Late Triassic of southern Brazil. *The Anatomical Record*, 307: 974–1000.
- Desojo, J.B.; Sterli, J. y Fiorelli, L. 2021. Tortugas y arcosaurios en los inicios del Mesozoico. *Ciencia Hoy*, 30: 10–15.
- Desojo, J.B. y Vizcaíno, S.F. 2009. Jaw biomechanics in the South American aetosaur *Neoaetosauroides engaeus*. *PalZ*, 83: 499–510.
- Dias-da-Silva, S.; Pinheiro, F.L.; Da-Rosa, Á.A.S.; Martinelli, A.G.; Schultz, C.L.; Silva Neves, E. y Modesto, S.P. 2017. Biostratigraphic reappraisal of the Lower Triassic Sanga do Cabral Supersequence from South America, with a description of new material

- attributable to the parareptile genus *Procolophon*. *Journal of South American Earth Sciences*, 79: 281–296.
- Downs, J.P. y Donoghue, P.C.J. 2009. Skeletal histology of *Bothriolepis canadensis* (Placodermi, Antiarchi) and evolution of the skeleton at the origin of jawed vertebrates. *Journal of Morphology*, 270: 1364–1380.
- Dubansky, B.H. y Dubansky, B.D. 2018. Natural development of dermal ectopic bone in the American alligator (*Alligator mississippiensis*) resembles heterotopic ossification disorders in humans. *The Anatomical Record*, 301: 56–76.
- English, L.T. 2018. Variation in crocodylian dorsal scute organization and geometry with a discussion of possible functional implications. *Journal of Morphology*, 279: 154–162.
- Erickson, G.M. y Brochu, C.A. 1999. How the ‘terror crocodile’ grew so big. *Nature*, 398: 205–206.
- Evans, S.E. 1991. The postcranial skeleton of choristodere *Cteniogenys* (Reptilia: Diapsida) from the Middle Jurassic of England. *Geobios*, 24: 187–199.
- Evers, S.W.; Rauhut, O.W.M.; Milner, A.C.; McFeeters, B. y Allain, R. 2015. A reappraisal of the morphology and systematic position of the theropod dinosaur *Sigilmassasaurus* from the “middle” Cretaceous of Morocco. *PeerJ*, 3: e1323.
- Ezcurra, M.D. 2016. The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. *PeerJ*, 4: e1778.
- Ezcurra, M.D.; Baczko, M.B. von; Trotteyn, M.J. y Desojo, J.B. 2019. New proterochampsid specimens expand the morphological diversity of the rhadinosuchines of the Chañares Formation (Lower Carnian, northwestern Argentina). *Ameghiniana*, 56: 79–115.
- Ezcurra, M.D.; Bandyopadhyay, S.; Sengupta, D.P.; Sen, K.; Sennikov, A.G.; Sookias, R.B.; Nesbitt, S.J. y Butler, R.J. 2023. A new archosauriform species from the Panchet Formation of India and the diversification of Proterosuchidae after the end-Permian mass extinction. *Royal Society Open Science*, 10: 230387.
- Ezcurra, M.D.; Butler, R.J. y Gower, D.J. 2013. ‘Proterosuchia’: the origin and early history of Archosauriformes. En: Nesbitt, S.J.; Desojo J.B. e Irmis, R.B. (Eds.), *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*; p. 8–32. Geological Society of London Special Publication, 379. Londres.
- Ezcurra, M.D.; Fiorelli, L.E.; Martinelli, A.G.; Rocher, S.; Baczko, M.B. von; Ezpeleta, M.; Taborda, J.R.A.; Hechenleitner, E.M.; Trotteyn, M.J. y Desojo, J.B. 2017. Deep faunistic turnovers preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. *Nature Ecology & Evolution*, 1: 1477–1483.

- Ezcurra, M.; Montefeltro, F.; Pinheiro, F.; Trotteyn, M.J.; Gentil, A.; Lehmann, O. y Pradelli, L. 2020. The stem-archosaur evolutionary radiation in South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 105: 102935.
- Fabbri, M.; Navalón, G.; Benson, R.B.J.; Pol, D.; O'Connor, J.; Bhullar, B.S.; Erickson, G.M.; Norell, M.A.; Orkney, A.; Lamanna, M.C.; Zouhri, S.; Becker, J.; Emke, A.; Dal Sasso, C.; Bindellini, G.; Maganuco, S.; Auditore, M. e Ibrahim, N. 2022. Subaqueous foraging among carnivorous dinosaurs. *Nature*, 7903: 852–857.
- Farke, A.A.; Chok, D.J.; Herrero, A.; Scolieri, B. y Werning, S. 2013. Ontogeny in the tube-crested dinosaur *Parasaurolophus* (Hadrosauridae) and heterochrony in hadrosaurids. *PeerJ*, 1: e182.
- Fauqué, L.; Limarino, C.; Vujovich, G.; Cegarra, M.; Yamín, M.; Tedesco, A. y Escosteguy, L. 2020. Hoja Geológica 2969-IV, Villa Unión, provincias de La Rioja y San Juan. *Boletín del Instituto de Geología y Recursos Minerales*, 345, 189 p.
- Faure-Brac, M.; Amiot, R.; Muizon, C. de; Cubo, J. y Lécuyer, C. 2022. Combined paleohistological and isotopic inferences of thermometabolism in extinct Neosuchia, using *Goniopholis* and *Dyrosaurus* (Pseudosuchia: Crocodylomorpha) as case studies. *Paleobiology*, 48: 302–323.
- Faure-Brac, M. y Cubo, J. 2023. Is there any evidence for the presence of extensive fibrolamellar complex in Notosuchia? New data on *Araripesuchus wegneri*, *Lethaia*, 56. DOI: 10.18261/let.56.3.2
- Farlow, J.O.; Hayashi, S. y Tattersall, G.J. 2010. Internal vascularity of the dermal plates of *Stegosaurus* (Ornithischia, Thyreophora). *Swiss Journal of Geosciences*, 103: 173–185.
- Fawcett, D.W. y Jensch, R.P. 2002. Bloom and Fawcett: Concise Histology. Hodder Headline Group, Londres, Nueva York y Nueva Delhi.
- Fawcett, M.J.; Lautenschlager, S.; Bestwick, J. y Butler, R.J. 2023. Functional morphology of the Triassic apex predator *Saurosuchus galilei* (Pseudosuchia: Loricata) and convergence with a post-Triassic theropod dinosaur. *The Anatomical Record*, 307: 549–565.
- Fernández Dumont, M.L.; Pereyra, M.E.; Bona, P. y Apesteguía, S. 2021. New data on the palaeohistology and growth dynamic of the notosuchian *Araripesuchus* Price, 1959. *Lethaia*, 54: 578–590.
- Filippi, L.S.; Cerda, I.A. y Garrido, A.C. 2013. Morfología e histología de osteodermos de un Peirosauridae de la Cuenca Neuquina. *Ameghiniana*, 50: 3–13.
- Fiorelli, L.E.; Ezcurra, M.D.; Hechenleitner, E.M.; Argañaraz, E.; Taborda, J.R.A.; Trotteyn, M.J.; Baczko, M.B. von y Desojo, J.B. 2013. The oldest known communal latrines provide evidence of gregarism in Triassic megaherbivores. *Scientific Reports*, 3: 3348.

- Fiorelli, L.E.; Rocher, S.; Martinelli, A.G.; Ezcurra, M.D.; Hechenleitner, E.M. y Ezpeleta, M. 2018. Tetrapod burrows from the Middle–Upper Triassic Chañares Formation (La Rioja, Argentina) and its palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 496: 85–102.
- Foffa, D.; Butler, R.; Nesbitt, S.J.; Walsh, S.; Barrett, P.; Brusatte, S. y Fraser, N. 2020. Revision of *Erpetosuchus* (Archosauria: Pseudosuchia) and new erpetosuchid material from the Late Triassic ‘Elgin Reptile’ fauna based on μ CT scanning techniques. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh*, 111: 209–233.
- Fostowicz-Frelik, Ł. y Sulej, T. 2010. Bone histology of *Silesaurus opolensis* Dzik, 2003 from the Late Triassic of Poland. *Lethaia*, 43: 137–148.
- Francillon-Vieillot, H.; Buffrénil, V. de; Castanet, J.; Géraudie, J.; Meunier, F.J.; Sire, J-Y.; Zylberberg, L. y Ricqlès, A. de. 1990. Microstructures and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En: Carter, J. (Ed.), *Skeletal Biomineralizations: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*, Vol. 1; p. 471–530. Van Nostrand Reinhold, Nueva York.
- Gallina, P.A. 2011. Notes on the axial skeleton of the titanosaur *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria-Sauropoda). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83: 235–245.
- García Marsà, J.A.; Agnolín, F.L. y Novas, F.E. 2017. Bone microstructure of *Lewisuchus admixtus* Romer, 1972 (Archosauria, Dinosauriformes). *Historical Biology*, 31: 157–162.
- García Marsà, J.A.; Cerroni, M.A.; Rozadilla, S.; Cerda, I.A.; Reguero, M.; Coria, R.A. y Novas, F.E. 2020a. Biological implications of the bone microstructure of the Antarctic ornithomorphs *Trinisaura* and *Morrosaurus* (Dinosauria, Ornithischia). *Cretaceous Research*, 116: 104605.
- García Marsà, J.A.; Agnolín, F.L. y Novas, F.E. 2020b. Comparative bone microstructure of three archosauromorphs from the Carnian, Late Triassic Chañares Formation of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 65: 387–398.
- García Marsà, J.A.; Martinelli, A.G.; Lio, G.; Nava, W. y Novas, F.E. 2022. Bone microstructure in terrestrial Mesozoic Crocodylomorpha: *Neuquensechus* and notosuchians. *Lethaia*, 55: 1–11.
- García Marsà J.A.; Ponce, D.A.; Agnolín, F.L. y Novas, F.E. 2023. Histovariability and lifestyle in Proterochampsidae Romer, 1966 (Archosauriformes) from the Chañares Formation (Late Triassic), northwestern Argentina. *Comptes Rendus Palevol*, 22: 606–622.
- Geneser, F. 2015. Histología sobre bases moleculares. Panamericana, México D.F.
- Germain, D. y Laurin, M. 2005. Microanatomy of the radius and lifestyle in amniotes (Vertebrata, Tetrapoda). *Zoologica Scripta*, 34: 335–350.

- Giles, S.; Rücklin, M. y Donoghue, P.C.J. 2013. Histology of the “placoderm” dermal skeletons: Implications for the nature of the ancestral gnathostome. *Journal of Morphology*, 274: 627–644.
- Girondot, M., y M. Laurin. 2003. Bone profiler: a tool to quantify, model, and statistically compare bone-section compactness profiles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 458–461.
- Gower, D.J.; Hancox, P.J.; Botha-Brink, J.; Sennikov, A.G. y Butler, R.J. 2014. A new species of *Garjainia* Ochev, 1958 (Diapsida: Archosauriformes: Erythrosuchidae) from the Early Triassic of South Africa. *PLoS ONE*, 9: e111154.
- Gônet, J.; Michel, L. y Girondot, M. 2022. BoneProfileR: The next step to quantify, model, and statistically compare bone section compactness profiles. *Palaeontologia Electronica*, 25: a12. DOI: 10.26879/1194
- Griffin, C.T. 2018. Developmental patterns and variation among early theropods. *Journal of Anatomy*, 232: 604–640.
- Griffin, C.T.; Stocker, M.R.; Colleary, C.; Stefanic, C.M.; Lessner, E.J.; Riegler, M.; Formoso K.; Koeller, K. y Nesbitt, S.J. 2020. Assessing ontogenetic maturity in extinct saurian reptiles. *Biology Reviews*, 96: 470–525.
- Grigg, G. y Kirshner, D. 2015. *Biology and Evolution of Crocodylians*. Prensa de la Universidad de Cornell, Ithaca y Londres.
- Haines, R.H. y Mohuddin, A. 1968. Metaplastic bone. *Journal of Anatomy*, 103: 527–538.
- Hall, B.K. 2015. *Bones and Cartilage, Developmental and Evolutionary Skeletal Biology*. Elsevier Academic Press, Londres, San Diego, Waltham y Kidlington.
- Haridy, Y.; Witzmann, F.; Asbach, P.; Schoch, R.R.; Fröbisch, N. y Rothschild, B.M. 2019. Triassic cancer—Osteosarcoma in a 240-million-year-old stem-turtle. *JAMA Oncology*, 5: 425.
- Heckert, A.B. y Lucas, S.G. 2002. South American occurrences of the Adamanian (Late Triassic: latest Carnian) index taxon *Stagonolepis* (Archosauria: aetosauria) and their biochronological significance. *Journal of Paleontology*, 76: 854–863.
- Heckert, A.B.; Spencer, L.; Dickinson, W.R. y Mortensen, J.K. 2009. New ID-TIMS U-Pb ages for Chinle Group strata (Upper Triassic) in New Mexico and Arizona, correlation to the Newark Supergroup, and implications for the ‘long Norian’. *Geological Society of American Abstracts with Programs*, 41: 123.
- Heckert, A.B.; Viner, T.C. y Carrano, M.T. 2021. A large, pathological skeleton of *Smilosuchus gregorii* (Archosauriformes: Phytosauria) from the Upper Triassic of Arizona, U.S.A., with discussion of the paleobiological implications of paleopathology in fossil archosauromorphs. *Palaeontologia Electronica*, 24: a21. DOI: 10.26879/1123

- Heinrich, C.; Paes-Neto, V.D.; Lacerda, M.B.; Martinelli, A.G.; Fiedler, M.S.; Schultz, C.L. y Angielczyk, K. 2021. The ontogenetic pattern of neurocentral suture closure in the axial skeleton of Hyperodapedontinae (Archosauromorpha, Rhynchosauria) and its evolutionary implications. *Palaeontology*, 64: 409–427.
- Hill, R.V. 2010. Osteoderms of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30 (supl. 6): 154–176.
- Hill, R.V. y Lucas, S.G. 2006. New data on the anatomy and relationships of the Paleocene crocodylian *Akanthosuchus langstoni*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51: 455–464.
- Hoffman, D.K.; Heckert, A.B. y Zanno, L.E. 2018. Disparate growth strategies within Aetosauria: novel histologic data from the Aetosaur *Coahomasuchus chathamensis*. *The Anatomical Record*, 302: 1504–1515.
- Horn, B.L.D.; Melo, T.M.; Schultz, C.L.; Philipp, R.P.; Kloss, H.P. y Goldberg, K. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South America Earth Sciences*, 55: 123–132.
- Horner, J.; Ricqlès, A. de y Padian, K. 1999. Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology. *Paleobiology*, 25: 295–304.
- Houssaye, A. 2009. “Pachyostosis” in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology*, 4: 325–340.
- Houssaye, A. 2013. Palaeoecological and morphofunctional interpretation of bone mass increase: an example in Late Cretaceous shallow marine squamates. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophy Society*, 88: 117–139.
- Houssaye, A.; Sander, M.P. y Klein, N. 2016. Adaptive patterns in aquatic amniote bone microanatomy – more complex than previously thought. *Integrative & Comparative Biology*, 56: 1349–1369.
- Hua, S. y Buffrénil, V. de. 1996. Bone histology as clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16: 703–717.
- Hugi, J. y Sánchez-Villagra, M.R. 2012. Life history and skeletal adaptations in the Galapagos marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*) as reconstructed with bone histological data—A comparative study of iguanines. *Journal of Herpetology*, 46: 312–324.
- Huttenlocker, A.K. y Botha-Brink, J. 2014. Bone microstructure and the evolution of growth patterns in Permo-Triassic therocephalians (Amniota, Therapsida) of South Africa. *PeerJ*, 2: e325.

- Huttenlocker, A.K.; Woodward, H.L. y Hall, B. 2013. The Biology of Bone. En: Padian, K. y Lamm, E.T. (Eds.), *Bone Histology of Fossil Tetrapods*; p. 13–34. Prensa de la Universidad de California, Berkeley.
- Hutton, J.M. 1986. Age determination of living Nile crocodiles from the cortical stratification of bone. *Copeia*, 2: 332–341.
- Ikejiri, T. 2012. Histology-based morphology of the neurocentral synchondrosis in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia). *The Anatomical Record*, 295: 18–31.
- Irmis, R.B. 2007. Axial skeleton ontogeny in the Parasuchia (Archosauria: pseudosuchia) and its implications for ontogenetic determination in archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 350–361.
- Jannello, J.M.; Cerda, I.A. y Fuente, M.S. de la. 2016. Shell bone histology of the long-necked chelid *Yaminuechelys* (Testudines: Pleurodira) from the late Cretaceous—early Palaeocene of Patagonia with comments on the histogenesis of bone ornamentation. *The Science of Nature*, 103: 26.
- Kent, D.V.; Santi Malnis, P.; Colombi, C.E.; Alcober, O.A. y Martínez, R.N. 2014. Age constraints on the dispersal of dinosaurs in the Late Triassic from magnetostratigraphy of the Los Colorados Formation (Argentina). *Proceedings of the National Academy of Sciences of U.S.A.*, 111: 7958–7963.
- Khonsue, W.; Chaiananporn, T. y Pomchote, P. 2010. Skeletochronological assessment of age in the Himalayan crocodile newt, *Tylototriton verrucosus* (Anderson, 1871) from Thailand. *Tropical Natural History*, 10: 181–188.
- Kischlat E-D. y Lucas, S.G. 2003. A phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 464–467.
- Klein, N.; Foth, C. y Schoch, R.R. 2017. Preliminary observations on the bone histology of the middle Triassic pseudosuchian archosaur *Batrachotomus kupferzellensis* reveal fast growth with laminar fibrolamellar bone tissue. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37: e1333121.
- Klein, N. y Sander, M.P. 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, 34: 247–263.
- Klein, N.; Scheyer, T.M. y Tütken, T. 2009. Skeletochronology and isotopic analysis of a captive individual of *Alligator mississippiensis* Daudin, 1802. *Fossil Record*, 12: 121–131.
- Kokogian, D.A.; Spalletti, L.; Morel, E.; Artabe, A.; Martínez, R.N.; Alcober, O.A.; Milana, J.P.; Zavattieri, A.M. y Papú, O.H. 1999. Los depósitos continentales triásicos. *Anales de Geología Argentina*, 29: 377–398.
- Köhler, M.; Marín-Moratalla, N.; Jordana, X. y Aanes, R. 2012. Seasonal bone growth and physiology in endotherms shed light on dinosaur physiology. *Nature*, 487: 358–361.

- Kriloff, A.; Germain, D.; Canoville, A.; Vincent, P.; Sache, M. y Laurin, M. 2008. Evolution of bone microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference. *Journal of Evolutionary Biology*, 21: 807–826.
- Langer, M.C.; Ramezani, J. y Da-Rosa, Á.A.S. 2018. U–Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. *Gondwana Research*, 57: 133–140.
- Laurin, M. y Buffrénil, V. de. 2016. Microstructural features of the femur in early ophiacodontids: a reappraisal of ancestral habitat use and lifestyle of amniotes. *Comptes Rendus Palevol*, 15: 115–127.
- Laurin, M.; Girondot, M. y Loth, M.M. 2004. The evolution of long bone microanatomy and lifestyle in lissamphibians. *Paleobiology*, 30: 589–613.
- Laurin, M.; Quilhac, A. y Buffrénil, V. de. 2021. The Vertebrate Skeleton: A Brief Introduction. En: Buffrénil, V. de; Ricqlès, A.J.; Zylberberg, L. y Padian, K. (Eds.). *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology*; p. 39–54. CRC Press, Boca Ratón y Londres.
- Lecuona, A.; y Desojo, J.B. 2011. Hind limb osteology of *Gracilisuchus stipanicorum* (Archosauria: Pseudosuchia). *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 102: 105–128.
- Lecuona, A.; Desojo, J.B. y Cerda, I.A. 2020. New information on the anatomy and histology of *Gracilisuchus stipanicorum* (Archosauria: Pseudosuchia) from the Chañares Formation (early Carnian), Argentina. *Comptes Rendus Palevol*, 19: 40–62.
- Lecuona, A.; Desojo, J.B. y Pol, D. 2017. New information on the postcranial skeleton of *Gracilisuchus stipanicorum* (Archosauria: Suchia) and reappraisal of its phylogenetic position, *Zoological Journal of the Linnean Society*, 181: 638–677.
- Lecuona, A.; Ezcurra, M.D. e Irmis, R.B. 2016. Revision of the early crocodylomorph *Trialestes romeri* (Archosauria, Suchia) from the lower Upper Triassic Ischigualasto Formation of Argentina: one of the oldest-known crocodylomorphs. *Papers in Palaeontology*, 2: 585–622.
- Lee, A. y Werning, S. 2008. Sexual maturity in growing dinosaurs does not fit reptilian growth models. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences*, 105: 582–587.
- Legendre, L.J.; Guénard, G.; Botha-Brink, J. y Cubo, J. 2016. Palaeohistological evidence for ancestral high metabolic rate in archosaurs. *Systematic Biology*, 65: 989–996.
- Legendre, L.J.; Segalen, L. y Cubo, J. 2013. Evidence for high bone growth rate in *Euparkeria* obtained using a new paleohistological inference model for the humerus. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33: 1343–1350.
- Leuzinger, L. 2020. Estudio biogeoquímico de Arcosauromorpha del Mesozoico de La Rioja (Noroeste de Argentina): estado de preservación, paleoambientes y paleoecología. Tesis de Doctorado. Prensa de la Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.

- Levin, H. 2013. *The Earth through Time*. Wiley, Nueva York.
- Levrat-Calviac, V. y Zylberberg, L. 1986. The structure of the osteoderms in the Gekko: *Tarentola Mauritanica*. *The American Journal of Anatomy*, 176: 437–446.
- López-Rojas, V.; Clemmensen, L.B.; Milàn, J.; Wings, O.; Klein, N. y Mateus, O. 2023. A new phytosaur species (Archosauriformes) from the Upper Triassic of Jameson Land, Central East Greenland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 42: e2181086.
- Lucas, S.G. 2018. The late Triassic Timescale. En: Tanner, L.H. (Ed.), *The Late Triassic World, Earth in a Time of Transition, Topics in Geobiology*, 46; p. 1–26. Springer, Nueva York.
- Lucas, S.G. y Tanner, L.H. 2018. The Missing Mass Extinction at the Triassic-Jurassic Boundary. En: Tanner, L.H. (Ed.), *The Late Triassic World, Earth in a Time of Transition, Topics in Geobiology*, 46; p. 721–785. Springer, Nueva York.
- Lyson, T.R.; Rubidge, B.S.; Scheyer, T.M.; Queiroz, K. de; Schachner, E.R.; Smith, R.M.H.; Botha-Brink, J. y Bever, G.S. 2018. Fossorial origin of the turtle shell. *Current Biology*, 26: 1887–1894.
- Main, R.P.; Ricqlès, A. de; Horner, J.R. y Padian, K. 2005. The evolution and function of thyreophoran dinosaur scutes: implications for plate function in stegosaurs. *Paleobiology*, 31: 291–314.
- Malafaia, E.; Mocho, P.; Escaso, F. y Ortega, F. 2016. A juvenile allosauroid theropod (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Jurassic of Portugal. *Historical Biology*, 29: 654–676.
- Mancuso, A.C.; Benavente, C.A.; Irmis, R.B. y Mundil, R. 2020. Evidence for the carnian pluvial episode in Gondwana: new multiproxy climate records and their bearing on early dinosaur diversification. *Gondwana Research*, 86: 104–125.
- Mancuso, A.C.; Horn, B.L.D.; Benavente, C.A.; Schultz, C.L. e Irmis, R.B. 2021. The paleoclimatic context for South American Triassic vertebrate evolution. *Journal of South American Earth Sciences*, 110: 103321.
- Marsh, A.D.; Smith, M.E.; Parker, W.G.; Irmis, R.B. y Kligman, B.T. 2020. Skeletal anatomy of *Acaenasuchus geoffreyi* Long and Murry, 1995 (Archosauria: pseudosuchia) and its implications for the origin of the Aetosaurian Carapace. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40: e1794885.
- Martinelli, A.G.; Ezcurra, M.D.; Fiorelli, L.E.; Escobar, J.; Hechenleitner, E.M.; Baczko, M.B. von; Taborda, J.R.A. y Desojo, J.B. 2024. A new early-diverging probainognathian cynodont and a revision of the occurrence of cf. *Aleodon* from the Chañares Formation, northwestern Argentina: New clues on the faunistic composition of the latest Middle–?earliest Late Triassic *Tarjadia* Assemblage Zone. *The Anatomical Record*, 307: 818–850.

- Martínez, R.N.; Sereno, P.C.; Alcober, O.A.; Colombi, C.E.; Renne, P.R.; Montañez, I.P. y Currie, B.S. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science*, 331: 206–210.
- Mascarenhas-Junior, P.B.; Bochetti Bassetti, L.A. y Sayão, J.M. 2021. Bone histology of Broad-snouted caiman *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae) as tool for morphophysiological inferences in Crocodylia. *Acta Herpetologica*, 16: 109–121.
- Martini, F.H. y Bhortolomew, E.F. 2021. *Essentials of Anatomy and Physiology*. Pearson, Harlow.
- Mielke, M.; Wölfer, J.; Arnold, P.; Heteren, A.H. van; Amson, E.; Nyakatura, J.A.; Hugi, J. y Sánchez-Villagra, M.R. 2018. Trabecular architecture in the sciuriform femoral head: allometry and functional adaptation. *Zoological Letters*, 4: 10.
- Müller, R.T.; Baczko, M.B. von; Desojo, J.B. y Nesbitt, S.J. 2020. The first ornithosuchid from Brazil and its macroevolutionary and phylogenetic implications for Late Triassic faunas in Gondwana. *Acta Palaeontologica Polonica*, 65: 1–10.
- Müller, R.T.; Ezcurra, M.D.; Garcia, M.S.; Agnolín, F.L.; Stocker, M.R.; Novas, F.E.; Stocker, M.R.; Novas, F.E.; Soares, M.B.; Kellner, A.W.A. y Nesbitt, S.J. 2023. New reptile shows dinosaurs and pterosaurs evolved among diverse precursors. *Nature*, 620: 589–594.
- Navarro, T.G.; Cerda, I.A.; Fernández Dumont, M.L.; Apesteguía, S. y Pol, D. 2024. New data on the bone histology of *Araripesuchus buitreaensis* (Crocodylomorpha: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Argentinean Patagonia. *Historical Biology*. DOI: 10.1080/08912963.2023.2301140
- Navarro, T.G.; Cerda, I.A. y Pol, D. 2023. Microstructural characterization and growth dynamics in *Notosuchus terrestris*, a Mesoeucrocodylia crocodyliform from the Upper Cretaceous of Northern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 150: 105607.
- Navarro, T.G.; Janello, M.C.; Cerda, I.A.; Beguélín, M. y Vázquez, R. 2018. Protocolo para la preparación de secciones delgadas sin descalcificar de tejido óseo humano. *Revista del Museo de Antropología*, 11: 121–126.
- Navarro-Lorbés, P.; Ruiz, J.; Díaz Martínez, I.; Isasmendi, E.; Sáez-Benito, P.; Viera, L.; Pereda Suberbiola, X. y Torices, A. 2021. Fast-running theropods tracks from the Early Cretaceous of La Rioja, Spain. *Scientific Reports*, 11: 23095.
- Nesbitt, S.J. 2007. The anatomy of *Effigia okeeffeae* (Archosauria, Suchia), theropod-like convergence, and the distribution of related taxa. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 302: 55 p.
- Nesbitt, S.J. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 352, 292 p.

- Nesbitt, S.J.; Brusatte, S.L.; Desojo, J.B.; Liparini, A.; França, M.A. de; Weinbaum, J.C. y Gower, D.J. 2013a. Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early archosaurs and their kin. En: Nesbitt, S.J.; Desojo J.B. e Irmis, R.B. (Eds.), *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*; p. 1–7. Geological Society of London Special Publication, 379. Londres.
- Nesbitt, S.J. y Desojo, B.D. 2017. The osteology and phylogenetic position of *Luperosuchus fractus* (Archosauria: Loricata) from the latest Middle Triassic or earliest Late Triassic of Argentina. *Ameghiniana*, 54: 261–282.
- Nesbitt, S.J.; Turner, A.H. y Weinbaum, J.C. 2013b. A survey of skeletal elements in the orbit of Pseudosuchia and the origin of the crocodylian palpebral. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 103: 365–381.
- Nesbitt, S.J.; Stocker, M.R.; Small, B.J. y Downs, A. 2009. The osteology and relationships of *Vancleavea campi* (Reptilia: Archosauriformes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 157: 814–864.
- Nesbitt, S.J.; Sidor, C.A.; Irmis, R.B.; Angielczyk, K.D.; Smith, R.M.H. y Tsuji, L.A. 2010. Ecologically distinct dinosaurian sister-group shows early diversification of Ornithodira. *Nature*, 464: 95–98.
- Osborn, H.F. 1904. Reclassification of the Reptilia. *American Naturalist*, 38: 93–115.
- Paes-Neto, V.D.; Desojo, J.B.; Brust, A.C.B.; Schultz, C.L.; Da-Rosa, Á.A.S. y Soares, M.B. 2021. Intraspecific variation in the axial skeleton of *Aetosauroides scagliai* (Archosauria: Aetosauria) and its implications for the aetosaur diversity of the Late Triassic of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 93 (supl. 2): e20201239.
- Padian, K. 1997. Growth lines. En: Currie, P.J. y Padian, K. (Eds.), *Encyclopedia of dinosaurs*; p. 288–291. Elsevier Academic Press, San Diego.
- Padian, K. y Stein, K. 2013. Evolution of growth rates and their implications. En: Padian, K. y Lamm, E.T. (Eds.), *Bone Histology of Fossil Tetrapods*; p. 253–264. Prensa de la Universidad de California, Berkeley.
- Paes-Neto, V.D.; Desojo, J.B.; Brust, A.C.B.; Schultz, C.L.; Da-Rosa, Á.A.S. y Soares, M.B. 2021. Intraspecific variation in the axial skeleton of *Aetosauroides scagliai* (Archosauria: Aetosauria) and its implications for the aetosaur diversity of the Late Triassic of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 93 (supl. 2): e20201239.
- Paes-Neto, V.D.; Lacerda, M.B.; Ezcurra, M.D.; Raugust, T.; Trotteyn, M.J.; Soares, M.B.; Schultz, C.L.; Preto, F.A.; Francischini, H. y Martinelli, A.G. 2023. New rhadinosaurs from the late Middle-early Late Triassic of southern Brazil enhance the diversity of archosauriformes. *The Anatomical Record*. DOI: 10.1002/ar.25294

- Parker, W.G. 2018. Anatomical notes and discussion of the first described aetosaur *Stagonolepis robertsoni* (Archosauria: Suchia) from the Upper Triassic of Europe, and the use of plesiomorphies in aetosaur biochronology. *PeerJ*, 6: e5455.
- Parker, W.G.; Nesbitt, S.J.; Irmis, R.B.; Martz, J.W.; Marsh, A.D.; Brown, M.A.; Stocker, M.R. y Werning, S. 2022. Osteology and relationships of *Revueltosaurus callenderi* (Archosauria: Suchia) from the Upper Triassic (Norian) Chinle Formation of Petrified Forest National Park, Arizona, United States. *The Anatomical Record*, 305: 2353–2414.
- Parker, W.G.; Stocker, M.R. e Irmis, R.B. 2008. A new Desmatosuchine aetosaur (Archosauria: Suchia) from the Upper Triassic Tecovas Formation (Dockum Group) of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 692–701.
- Paulina-Carabajal, A.; Filippi, L. y Knoll, F. 2020. Neuroanatomy of the titanosaurian sauropod *Narambuenatitan palomoi* from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 20: 1–9.
- Payne, A.R.D.; Mannion, P.D.; Lloyd, G.T. y Davis, K.E. 2024. Decoupling speciation and extinction reveals both abiotic and biotic drivers shaped 250 million years of diversity in crocodile-line archosaurs. *Nature Ecology and Evolution*, 8: 121–132.
- Pereyra, M.E.; Bona, P.; Siroski, P. y Chinsamy, A. 2024. Ontogenetic and interelemental study of appendicular bones of *Caiman latirostris* Daudin, 1802 sheds light on osteohistological variability in crocodylians. *Journal of Morphology*, 285: e21687.
- Pochat-Cottilloux, Y.; Martin, J.E.; Amiot, R.; Cubo, J. y Buffrénil, V. de. 2022. A survey of osteoderm histology and ornamentation among Crocodylomorpha: A new proxy to infer lifestyle? *Journal of Morphology*, 284: e21542.
- Ponce, D.A. y Cerda, I.A. 2017. Microestructura ósea de osteodermos de Ankylosauria (Dinosauria: Ornithischia) de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) de la localidad Salitral Moreno, Río Negro, Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 18 (supl. JAPV): R84.
- Ponce, D.A.; Cerda I.A.; Desojo, J.B. y Nesbitt, S.J. 2017. The osteoderm microstructure of *Doswellia kaltenbachi*, *Vancleavea campi*, and *Chanaresuchus bonapartei* and its implications for palaeobiology of stem archosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62: 819–831.
- Ponce, D.A.; Desojo, J.B. y Cerda, I.A. 2022. Palaeobiological inferences of the aetosaur *Aetosauroides scagliai* (Archosauria: Pseudosuchia) based on microstructural analyses of its appendicular bones. *Historical Biology*, 35: 303–314.
- Ponce, D.A.; Scheyer, T.M.; Cerda, I.A. y Desojo, J.B. 2023. Palaeobiological inferences of “rauisuchians” *Fasolasuchus tenax* (Los Colorados Fm., Argentina) and *Prestosuchus*

- chinquensis* (Santa Maria Super sequence, Brazil) from the Middle–Upper Triassic of South America based on microstructural analyses. *Journal of Anatomy*, 243: 893–909.
- Ponce, D.A.; Trotteyn M.J.; Cerda I.A.; Fiorelli, L.E. y Desojo, J.B. 2021. Osteohistology and paleobiological inferences of proterochampsids (Eucrocopoda: Proterochampsia) from the Chañares Formation (late Ladinian–early Carnian), La Rioja, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41: e1926273.
- Poust, A.W.; Gao, C.; Varricchio, D.J.; Wu, J. y Zhang, F. 2020. A new microraptorine theropod from the Jehol Biota and growth in early dromaeosaurids. *The Anatomical Record*, 303: 963–987.
- Prondvai, E. 2017. Medullary bone in fossils: function, evolution and significance in growth curve reconstructions of extinct vertebrates. *Journal of Evolutionary Biology*, 30: 440–460.
- Quémeneur, S.; Buffrénil, V. de y Laurin, M. 2013. Microanatomy of the amniote femur and inference of lifestyle in limbed vertebrates. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109: 644–655.
- Rainwater, T.M.; Woodward, H.N.; Woodward, A.R. y Wilkinson, P.M. 2021. Evidence of determinate growth in an American alligator (*Alligator mississippiensis*) based on long-term recapture and osteohistological confirmation. *The Anatomical Record*, 305: 3101–3108.
- Rayfield, E.J. 2007. Finite element analysis and understanding the biomechanics and evolution of living and fossil organisms. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 35: 541–576.
- Reid, R.E.H. 1990. Zonal growth rings in dinosaurs. *Modern Geology*, 15: 19–48.
- Reid, R.E.H. 1996. Bone histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general, Part I: Introduction to bone tissues. *Brigham Young University Geological Studies*, 41: 25–72.
- Reig, O.A. 1961. Acerca de la posición sistemática de la familia “Rauisuchidae” y del género “*Saurosuchus*” (Reptilia, Thecodontia). *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata*, 1: 73–114.
- Ricqlès, A.J. de. 1980. Tissue structures of dinosaur bone: Functional significance and possible relation to dinosaur physiology. *AAAS Selected Symposium*, 28: 103–139.
- Ricqlès, A.J. de y Buffrénil, V. de. 2001. Bone histology, heterochronies and the return of the tetrapods to life in water: Where are we? En: Mazin, J. y Buffrénil, V. de (Eds.), *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*; p. 289–310. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich.
- Ricqlès, A.J. de; Padian, K. y Horner, J.R. 2003. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. *Annales de Paléontologie*, 89: 67–101.

- Ricqlès, A.J. de; Padian, K.; Knoll, F. y Horner, J.R. 2008. On the origin of high growth rates in archosaurs and their ancient relatives: complementary histological studies on Triassic archosauriforms and the problem of a “phylogenetic signal” in bone histology. *Annales de Paléontologie*, 94: 57–76.
- Rieppel, O. 1989. *Helveticosaurus zollingeri* Peyer (Reptilia, Diapsida) skeletal pedomorphosis, functional anatomy and systematic affinities. *Palaeontographica Abteilung A*, 208: 123–152.
- Romer, A.S. 1971. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. X. Two new but incompletely known long-limbed pseudosuchians. *Breviora*, 378: 1–10.
- Romer, A.S. 1972. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIII. An early ornithosuchid pseudosuchian, *Gracilisuchus stipanicorum*, gen. et sp. nov. *Breviora*, 389: 1–24.
- Ruibal, R. y Shoemaker, V. 1984. Osteoderms in anurans. *Journal of Herpetology*, 18: 313–328.
- Salvó Bernardéz, S.C.; Limarino, C.O.; Marensi, S.A. y Ciccioli, P.L. 2023. Short note. A new U-PB age for the Talampaya Formation: Stratigraphic and paleoclimatic implications. *Journal of South American Earth Sciences* 128: 104492.
- Sander, M.P. 2000. Long bone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. *Paleobiology*, 26: 103–112.
- Sander, M.P.; Klein, N.; Stein, K. y Wing, O. 2010. Sauropod bone histology and its implications for sauropod biology. En: Klein, N.; Remes, K.; Gee, T. y Sander, M.P. (Eds.), *Biology of the Sauropod Dinosaurs: understanding the Life of giants*; p. 274–300. Prensa de la Universidad de Indiana, Bloomington e Indianapolis.
- Sawin, H.J. 1947. The pseudosuchian reptile *Typosuchus meadei*. *Journal of Paleontology*, 21: 201–238.
- Sayão, J.M.; Bantim, R.A.; Andrade, R.C.; Lima, F.J.; Saraiva, A.A.; Figueiredo, R.G. y Kellner, A.W. 2016. Paleohistology of *Susisuchus anatoceps* (Crocodylomorpha, Neosuchia): comments on growth strategies and lifestyle. *PLoS One*, 11: e0155297.
- Scheyer T.M. 2007. Skeletal histology of the dermal armor of Placodontia: the occurrence of “postcranial fibro-cartilaginous bone” and its developmental implications. *Journal of Anatomy*, 211: 737–753.
- Scheyer, T.M.; Brüllmann, B. y Sánchez-Villagra, M.R. 2008. The ontogeny of the shell in side-necked turtles, with emphasis on the homologies of costal and neural bones. *Journal of Morphology*, 269: 1008–1021.
- Scheyer, T.M. y Desojo, J.B. 2011. Palaeohistology and external microanatomy of rauisuchian osteoderms (Archosauria: Pseudosuchia). *Palaeontology*, 54: 1289–1302.

- Scheyer, T.M.; Desojo, J.B. y Cerda, I.A. 2014. Bone histology of phytosaur, aetosaur, and other archosauriform osteoderms (Eureptilia, Archosauromorpha). *The Anatomical Record*, 297: 240–260.
- Scheyer, T.M.; Klein, N. y Sander, M.P. 2010. Developmental palaeontology of Reptilia as revealed by histological studies. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 21: 462–470.
- Scheyer, T.M.; Pérez-García, A. y Murelaga, X. 2015. Shell bone histology of solemydid turtles (stem Testudines): palaeoecological implications. *Organisms Diversity and Evolution*, 15: 199–212.
- Scheyer, T.M. y Sánchez-Villagra, M.R. 2007. Carapace bone histology in the giant pleurodiran turtle *Stupendemys geographicus*: phylogeny and function. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52: 137–154.
- Scheyer, T.M. y Sander, M.P. 2004. Histology of ankylosaur osteoderms: implications for systematics and function. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 874–893.
- Scheyer, T.M. y Sander, M.P. 2007. Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 1885–1893.
- Scheyer, T.M. y Sander, P.M. 2009. Bone microstructures and mode of skeletogenesis in osteoderms of three pareiasaurs taxa from the Permian of South Africa. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 1153–1162.
- Schoch, R.R.; Klein, N.; Scheyer, T.M. y Sues, D-H. 2019. Microanatomy of the stem-turtle *Pappochelys rosinae* indicates a predominantly fossorial mode of life and clarifies early steps in the evolution of the shell. *Scientific Reports*, 9: 10430.
- Schucht, P.J.; Klein, N. y Lambertz, M. 2021. What's my age again? On the ambiguity of histology-based skeletochronology. *Proceedings of the Royal Society B*, 288: 20211166.
- Seiffert, J. 1973. Contribuição para o conhecimento da fauna do Kimeridgiano da Mina de Lignito Guimarota (Leiria, Portugal), Upper Jurassic lizards from Central Portugal. *Serviços Geológicos de Portugal*, 22: 7–85.
- Sena, M.V.A.; Andrade, R.C.L.P. de; Carvalho, L.B. de; Azevedo, S.A.K. de; Sayão, J.M. y Oliveira, G.R. 2022. Paleohistology of the crocodyliform *Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999 (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) based on a new specimen from the Upper Cretaceous of Brazil. *Comptes Rendus Palevol*, 21: 349–361.
- Sena, M.V.A.; Andrade, R.C.L.P.; Sayão, J. y Oliveira, G. 2018. Bone microanatomy of *Pepesuchus deiseae* (Mesoeucrocodylia, Peirosauridae) reveals a mature individual from the Upper Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, 90: 335–348.

- Sena, M.V.A. y Cubo, J. 2023. Inferring the lifestyles of extinct Crocodyliformes using osteoderm ornamentation. *The Science of Nature*, 110: 41.
- Sereno, P.C. 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11 (supl. 4): 1–53.
- Sereno, P.C. y Arcucci, A.B. 1990. The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 180: 21–52.
- Słowiak, J.; Szczygielski, T.; Ginter, M. y Fostowicz-Frelik, Ł. 2020. Uninterrupted growth in a non-polar hadrosaur explains the gigantism among duck-billed dinosaurs. *Palaeontology*, 63: 579–599.
- Soares Damke, L.V.; Pretto, F.A.; Martins Mastrantonio, B.; Silva Garcia, M. y Da-Rosa, Á.A.S. 2022. New material of Loricata (Archosauria: Pseudosuchia) from the Late Triassic (Carnian, Hyperodapedon Assemblage Zone) of southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 115: 103754.
- Spalletti, L.A. 1999. Cuencas triásicas del Oeste argentino: origen y evolución. *Acta Geológica Hispánica*, 32: 29–50.
- Spiekman, S.N.F. 2023. A revision and histological investigation of *Saltoposuchus connectens* (Archosauria: Crocodylomorpha) from the Norian (Late Triassic) of southwestern Germany. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 199: 354–391.
- Starck, J.M. y Chinsamy-Turan, A. 2002. Bone microstructure and developmental plasticity in birds and other dinosaurs. *Journal of Morphology*, 254: 232–246.
- Sterli, J.; Fuente, M.S. de la y Cerda, I.A. 2013. A new species of meiolaniform turtle and a revision on the Upper Cretaceous meiolaniforms of southern South America. *Ameghiniana*, 50: 240–256.
- Straehl, F.R.; Scheyer, T.M.; Forasiepi, A.M.; MacPhee, R.D.; Sánchez-Villagra, M.R. y Farke, A.A. 2013. Evolutionary patterns of bone histology and bone compactness in xenarthran mammal long nones. *PLoS ONE*, 8: e69275.
- Sues, D.-H.; Desojo, J.B. y Ezcurra, M.D. 2013. Doswelliidae: A clade of unusual armoured archosauriforms from the Middle and Late Triassic. En: Nesbitt, S.J.; Desojo J.B. e Irmis, R.B. (Eds.), *Anatomy, Phylogeny and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*; p. 49–58. Geological Society of London Special Publication, 379. Londres.
- Svirastava, S.C. y Jha, N. 1997. Status of Kamthi Formation: lithological and palaeobotanical evidences. *Palaeobotanist*, 46: 88–96.
- Taborda, J.R.A.; Baczko, M.B. von y Desojo, J.B. 2023. Biomechanical analysis and new trophic hypothesis for *Riojasuchus tenuisiceps*, a bizarre-snouted Late Triassic pseudosuchian from Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 68: 415–425.

- Taborda, J.R.A.; Cerda, I.A. y Desojo, J.B. 2013. Growth curve of *Aetosauroides scagliai* Casamiquela 1960 (Pseudosuchia: Aetosauria) inferred from osteoderm histology. En: Nesbitt, S.J.; Desojo J.B. e Irmis, R.B. (Eds.), *Anatomy, Phylogeny, and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*; p. 413–424. Geological Society of London Special Publication, 379. Londres.
- Taborda, J.R.A.; Desojo, J.B. y Dvorkin, E.N. 2021. Biomechanical skull study of the aetosaur *Neoaetosauroides engaeus* using finite element analysis. *Ameghiniana*, 58: 401–415.
- Taborda, J.R.A.; Heckert, A.B. y Desojo, J.B. 2015. Intraspecific variation in *Aetosauroides scagliai* Casamiquela (Archosauria: aetosauria) from the upper Triassic of Argentina and Brazil: an example of sexual dimorphism? *Ameghiniana*, 52: 173–187.
- Tanner, L.H. 2018. Climates of the Late Triassic: perspectives, proxies and problems. En: Tanner, L.H. (Ed.), *The Late Triassic World, Earth in a Time of Transition, Topics in Geobiology*, 46; p. 59–90. Springer, Nueva York.
- Taylor, M. A. 2000. Functional significance of bone ballast in the evolution of buoyancy control strategies by aquatic tetrapods. *Historical Biology*, 14: 15–31.
- Teschner, E.M.; Chakravorti, S.; Sengupta, D.P. y Konietzko-Meier, D. 2020. Climatic influence on the growth pattern of *Panthalosaurus maleriensis* from the Late Triassic of India deduced from paleohistology. *PeerJ*, 8: e9868.
- Teschner, E.M.; Konietzko-Meier, D. y Klein, N. 2022a. Growth and limb bone histology of aetosaurs and phytosaurs from the Late Triassic Krasiejów locality (SW Poland) reveals strong environmental influence on growth pattern. *Contributions to Zoology*, 91: 199–232
- Teschner, E.M.; Konietzko-Meier, D.; Desojo, J.B.; Schoch, R.R. y Klein, N. 2022b. Triassic nursery? Evidence of gregarious behavior in juvenile pseudosuchian archosaurs as inferred by humeral histology of *Aetosaurus ferratus* (Norian; southern Germany), *Journal of Vertebrate Paleontology*, 42: e2168196.
- Trotteyn, M.J., Arcucci, A.B. y Raugust, T. 2013. Proterochampsia: an endemic archosauriform clade from South America. En: Nesbitt, S.J.; Desojo J.B. e Irmis, R.B. (Eds.), *Anatomy, Phylogeny, and Palaeobiology of Early Archosaurs and their Kin*; p. 59–90. Geological Society of London Special Publication, 379. Londres.
- Trotteyn, M.J.; Desojo, J.B. y Alcober, O.A. 2011. Nuevo material postcraniano de *Saurosuchus galilei* Reig (Archosauria: Crurotarsi) del Triásico Superior del Centro-Oeste de Argentina. *Ameghiniana*, 48: 13–27.
- Veenstra, L.L.I. y Broeckhoven, C. 2022. Revisiting the thermoregulation hypothesis of osteoderms: a study of the crocodylian *Paleosuchus palpebrosus* (Crocodylia: Alligatoridae). *Biological Journal of the Linnean Society*: 135, 679–691.

- Vickaryous, M.K. y Hall, B.K. 2008. Development of the dermal skeleton in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia) with comments on the homology of osteoderms. *Journal of Morphology*, 269: 398–422.
- Vickaryous, M.K. y Sire, J.Y. 2009. The integument story: origins, evolution and current knowledge. *Journal of Anatomy*, 214: 407–408.
- Walker, A.D. 1961. Triassic reptiles from the Elgin area: *Stagonolepis*, *Dasygnathus* and their allies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 244: 103–209.
- Waskow, K. y Sander, M.P. 2014. Growth record and histological variation in the dorsal ribs of *Camarasaurus* sp. (Sauropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34: 852–869.
- Werning, S. 2013. Evolution of bone histological characters in amniotes, and the implications for the evolution of growth and metabolism. Tesis de Doctorado. Prensa de la Universidad de California, Berkeley.
- Witzmann, F. 2009. Comparative histology of sculptured dermal bones in basal tetrapods, and the implications for the soft tissue dermis. *Palaeodiversity*, 2: 233–270.
- Witzmann, F. y Soler-Gijón, R. 2008. The bone histology of osteoderms in temnospondyl amphibians and in the chroniosuchian *Bystrowiella*. *Acta Zoologica*, 89: 1–19.
- Wolf, D.; Kalthoff, D.C. y Sander, P.M. 2012. Osteoderm histology of the Pampatheriidae (Cingulata, Xenarthra, Mammalia): implications for systematics, osteoderm growth, and biomechanical adaptation. *Journal of Morphology*, 273: 388–404.
- Woodruff, D.C.; Fowler, D.W. y Horner, J.R. 2017. A new multi-faceted framework for deciphering diplodocid ontogeny. *Paleontologia Electronica*, 20.3.43A. DOI: 10.26879/674
- Woodward, H.N.; Freedman Fowler, E.; Farlow, J. y Horner, J.K. 2015. *Maiasaura*, a model organism for extinct vertebrate population biology: A large sample statistical assessment of growth dynamics and survivorship. *Paleobiology*, 41: 503–527.
- Woodward, H.N.; Horner, J.R. y Farlow, J.O. 2011. Osteohistological evidence for determinate growth in the American Alligator. *Journal of Herpetology*, 45: 339–342.
- Woodward, H.L.; Horner, J.R. y Farlow, J.O. 2014. Quantification of intraskeletal histovariability in *Alligator mississippiensis* and implications for vertebrate osteohistology. *PeerJ*, 2: e422.
- Zalán, V.C.; Wolff, S.; Astolfi, M.A.M.; Santos Vieira, I.; Concelção, J.C.J.; Appi, V.T.; Neto, E.V.S.; Cerqueira, J.R. y Marques, A. 1990. The Paraná Basin, Brazil. En: Liegton, M.W.; Kolata, D.R.; Oltz, D.F. y Eidel, J.J. (Eds.), *Interior Cratonic Basins*; p. 681–708. AAPG Memoir, Tulsa.

- Zerfass, H.; Lavina, E.L.; Schultz, C.L.; Garcia, A.J.V.; Faccini, U.F. y Chemale Jr., F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and paleoclimate. *Sedimentary Geology*, 161: 85–105.
- Zhu, G.; Zhang, T.; Chen, M.; Yao, K.; Huang, X.; Zhang, B.; Li, Y.; Liu, J.; Wang, Y. y Zhao, Z. 2021. Bone physiological microenvironment and healing mechanism: basis for future bone-tissue engineering scaffolds. *Bioactive Materials*, 6: 4110–4140.
- Zylberberg, L. y Castanet, J. 1985. New data on the structure and the growth of the osteoderms in the reptile *Anguis fragilis* L. (Anguidae, Squamata). *Journal of Morphology*, 186: 327–342.

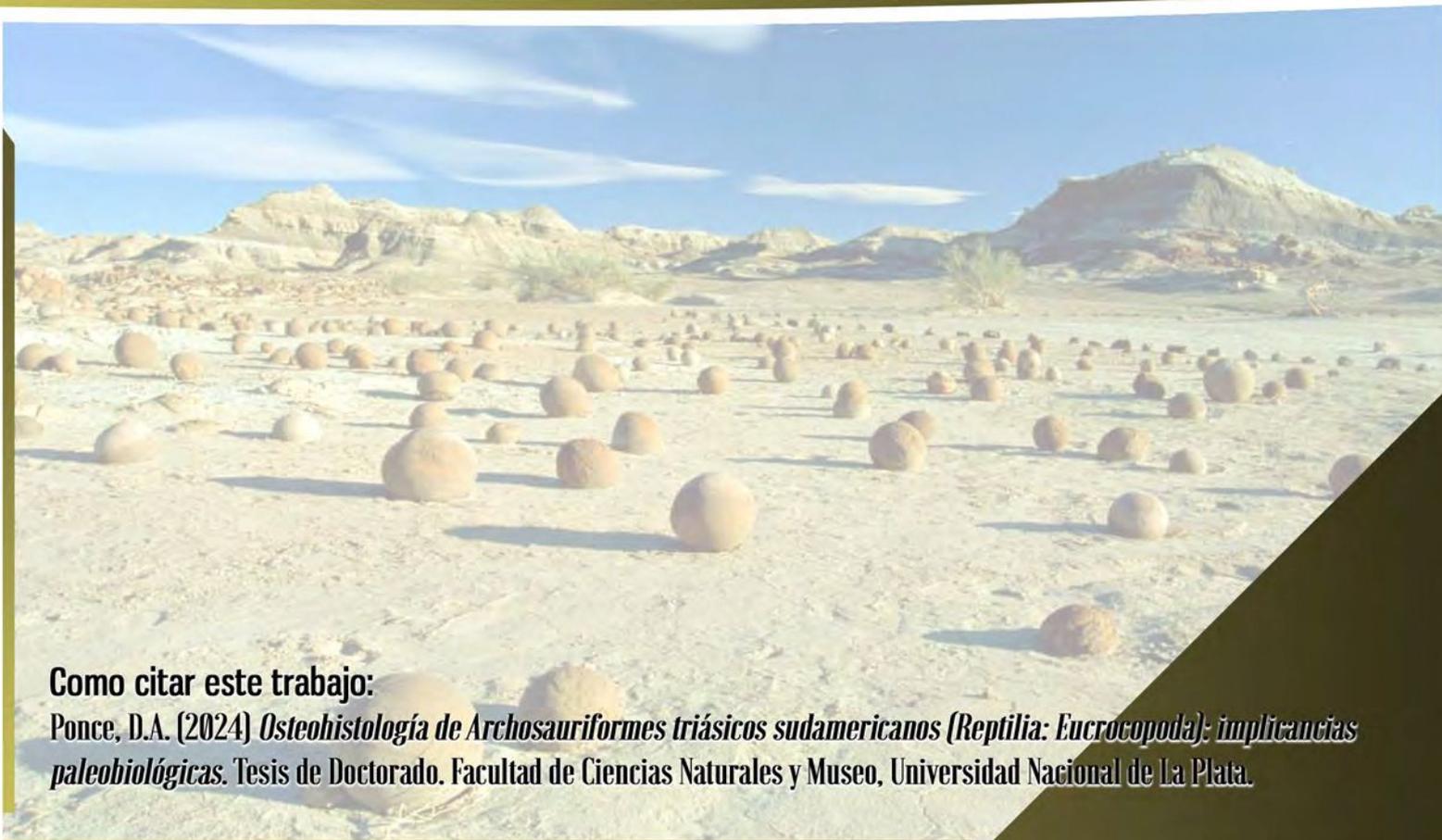
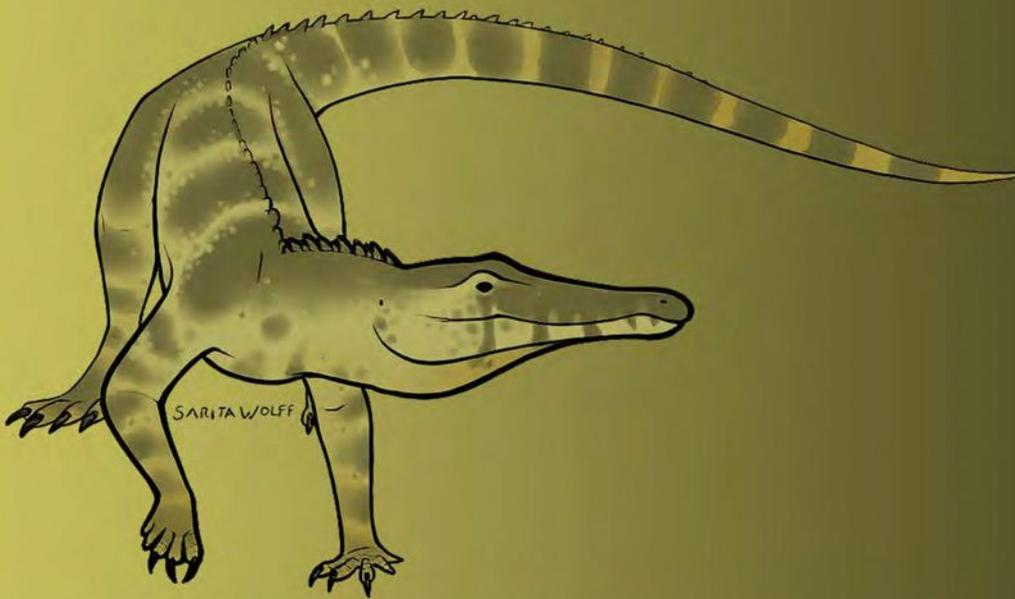


Facultad de Ciencias
Naturales y Museo

IIPG
Instituto de Investigaciones
en Paleobiología
y Geología

UNRN
Universidad Nacional
de Río Negro

CONICET



Como citar este trabajo:

Ponce, D.A. (2024) *Osteohistología de Archosauriformes triásicos sudamericanos (Reptilia: Eucrocopoda): implicancias paleobiológicas*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.