

TRABAJO DE TESIS DOCTORAL

**MICROESTRUCTURA ÓSEA DEL ESQUELETO
POSTCRANEAL EN SAURÓPSIDOS VIVIENTES
(ARCHOSAURIA Y TESTUDINES):
IMPLICANCIAS EN ESTUDIOS
PALEOHISTOLÓGICOS Y PALEOBIOLÓGICOS**

MARIA EUGENIA PEREYRA

2020

DIRECTORES: PAULA BONA E IGNACIO CERDA

TOMO I

AGRADECIMIENTOS

Todo lo que pueda escribir aquí es insignificante al lado del sentimiento de gratitud que tengo con cada una de las personas que me ayudaron y me acompañaron para que hoy esté terminando mi tesis. Estoy segura de que me voy a olvidar de muchas personas, pero siempre voy a estar agradecida de todos los que estuvieron cerca mío a lo largo de este recorrido. Particularmente este año, que no solo tuvo su complejidad por lo que significa finalizar la tesis doctoral, sino que fue en el medio de una pandemia, haciendo que todo sea cuesta arriba, pero gracias a la ayuda y empuje de todas las personas que me rodean, poco a poco se fue concretando esta tesis.

En primer lugar, quiero agradecerles a mis directores, Paula Bona e Ignacio Cerda quienes me enseñaron infinidad de cosas, me acompañaron y apoyaron en todas las etapas de la tesis doctoral. A Pau por confiar en mí y proponerme un proyecto y una temática de investigación de la cual hoy no podría estar más enamorada. Por guiarme y darme aliento para que supere cada uno de los obstáculos que se presentaron. Por entenderme y por ser una gran consejera. Por las incontables videollamadas, en este año de pandemia, bancandose mi montaña rusa de emociones, alentandome a seguir y a que no baje los brazos en ningún momento. A Nacho por haberme enseñado todo lo que hoy sé sobre histología, desde hacer un corte histológico, hasta mirar por un microscopio (aunque muchas veces fue a la distancia, por medio de miles de fotos y videos). Por confiar en mi criterio, por ayudarme y aconsejarme para llevar a cabo todas las etapas de la tesis. También quiero agradecerle a Bárbara Desántolo, quien, como directora de beca, también me acompañó desde un principio. Por buscar incansablemente la forma para que podamos hacer los cortes histológicos. Por enseñarme que existen otras aristas fascinantes de la histología. Por las largas charlas y consejos.

A mis compañeros de laboratorio, Flor, Lu, Vicky, Marian y Lis, que, junto a ellos, todos los días aprendo algo nuevo, con quienes el trabajo y la diversión siempre van de la mano. Siempre me acompañaron y me ayudaron a sobrellevar los altibajos que vienen con esta profesión. A Flor especialmente, con quien empezamos este recorrido codo a codo, gracias por tu apoyo, enseñanzas, mates e infinitas charlas.

A Mauricio Cerroni, por ser un gran compañero y especialmente por el sostén mutuo en el último tiempo de la tesis.

A los colegas de la División de Paleovertebrados por ayudarme y permitirme formar parte de este grupo. A Alejandro Otero, Julia Desojo, Mariana Picasso, Clelia Mosto, Carolina Orioabala, Martin Ezcurra, Mauricio Cerroni, Mariana Garrone y Denis Ponce por su apoyo, predisposición y valiosos comentarios relacionados a distintos aspectos de esta tesis.

A Julia Cassano, Ezequiel Palumbo y Leandro Alcalde, por coleccionar caimanes y tortugas que fueron utilizados en esta tesis.

A Marcos Jannello por compartir charlas sobre la histología de las tortugas y por realizar algunos de los cortes histológicos que fueron aquí estudiados.

A Mariana Picasso por brindarme gran parte de los materiales de Ñandú, así como bibliografía y valiosos comentarios que me ayudaron a estudiar y comprender a las aves.

A Evangelos Vlachos por ofrecerme material de tortugas fósiles para que sean analizados en esta tesis, además por estar siempre presente y atento a todos mis avances.

A Mercedes Mancino, Julia Cassano, Nancy Ares, Pablo Ramello por brindarme información sobre sus tortugas.

A los curadores, que me dieron el acceso a las colecciones y me permitieron cortar materiales que hicieron posible la realización de esta tesis, Leandro Alcalde (MLP), Julian Faivovich (MACN), Mariana Picasso (MLP), Marcelo Reguero (MLP), Martin Ezcurra (MACN), Juliana Sterli (MEF) y Leonardo Filippi (MAU).

A Carlos Muñoz, así como a todo el personal del MPCA, que me permitieron tener acceso libremente a los laboratorios del museo para que realice los cortes histológicos.

A María Sol Raigemborn, por facilitarme la obtención de cortes realizados en el CIG y por brindarme información importante para la realización de la tesis.

Al equipo de la Cátedra de Citología, Histología y Embriología A. Facultad de Ciencias Médicas, Selene Petrone, Rocío García Mancuso, Marcos Plischuk, Gonzalo Garizoain, no solo por ayudarme con los cortes histológicos, sino también por compartir mates, charlas y consejos.

A Horacio Echeveste quien me permitió el libre acceso a los microscopios petrográficos del instituto INREMI, y en particular a Mercedes Carlini que siempre estuvo predispuesta a ayudarme.

A todos los que participaron y me ayudaron a realizar disecciones miológicas, Alejandro Otero, Lucila Fernández Dumont, Mauricio Cerroni, Mariano Militello, Clelia Mosto, Victoria Fernandez Blanco, Belen von Baczko, Julia Desojo, Agustina Lecuona, Martin Ezcurra, Jeremias Taborda.

A Ezequiel Palumbo, por ser un gran compañero de campañas, por las largas charlas y consejos.

A Julia Cassano, Leandro Alcalde, Rocio Sanchez, Belen Semeñiuk por dejarme participar de sus trabajos de campo y enseñarme todo sobre las tortugas.

A Victoria Fernandez Blanco y Martin Hechenleitner por compartir campañas de campo y por toda su ayuda para coleccionar caimanes. A Jose O'Gorman y Karen Panzeri por invitarme a participar de mi primera campaña paleontológica y por enseñarme todo sobre este fascinante mundo.

A Daiana Ferraro, Jualian Faivovich y a todo el equipo del laboratorio de herpetología del MACN, quienes me acercaron por primera vez al mundo de la histología.

Quiero agradecer y dedicar este trabajo a mi mamá y papá que me acompañaron en cada una de mis decisiones, desde brindarme su apoyo hasta ayudarme a llevar a cabo todos mis deseos. Sin sus enseñanzas y su contención hoy no estaría donde estoy.

A Joni, una de las primeras personas que no me deja bajar los brazos, que no para de empujarme y motivarme para que haga lo que más me gusta. Siempre incondicional y con una mirada positiva y alentadora. Por ser el mejor compañero de vida.

A mi inmensa familia, amigos y amigas, por ser incondicionales, por apoyarme y alentarme. Siempre con curiosidad para entender lo que fui haciendo todos estos años, poniéndose felices por todos mis logros. A Camila Caffieri y Margarita García por hacerme el diseño de la tapa.

A mis hermanas del alma, Lu, Eli y Barby por ser mis compañeras de vida.

A mis amigas, Juli, Sofi, Lula, Mer, Mar, Eli, Marianita, Marian y Noe por ser mis compañeras desde los inicios de esta carrera, por enseñarme a afrontar cada nuevo desafío que se nos presente y por esas largas charlas de ñoñadas y amor.

A Jona por ser un gran impulsor y por enseñarme todo sobre edición de imágenes.

A los jurados Dra. Marianella Talevi, Dr. Marcos Jannello y Dra. Mariana Picasso por sus sugerencias y observaciones que ayudaron a mejorar la versión final de esta tesis.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, por brindarme el lugar de trabajo para poder realizar esta tesis.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por haberme otorgado la Beca Doctoral.

TOMO I

RESUMEN.....	I
ABSTRACT.....	II
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN.....	1
I.1- INTRODUCCIÓN.....	2
I.2- ANTECEDENTES Y MARCO TEÓRICO.....	4
I.2.1- <u>Características principales del tejido óseo</u>	4
I.2.2- <u>Esqueletocronología</u>	7
I.2.3- <u>Dinámica de crecimiento</u>	9
I.2.4- <u>Maduración sexual y somática</u>	10
I.2.5- <u>Correlato entre osteohistología y miología</u>	11
I.2.6- <u>Aplicación de la osteohistología en estudios paleobiológicos</u>	12
I.3- OBJETIVOS.....	13
I.4- HIPÓTESIS.....	14
I.5- ORGANIZACIÓN DE LA TESIS.....	15
I.6- MATERIALES Y MÉTODOS.....	15
I.6.1- <u>Materiales estudiados</u>	15
I.6.2- <u>Selección de materiales y de zonas de corte</u>	17
I.6.3- <u>Cortes petrográficos</u>	19
I.6.3.1- <u>Inclusión</u>	19
I.6.3.2- <u>Corte</u>	19
I.6.3.3- <u>Pulido</u>	20
I.6.3.4- <u>Impregnación</u>	20
I.6.3.5- <u>Montaje</u>	21
I.6.3.6- <u>Corte delgado</u>	22
I.6.3.7- <u>Desgaste</u>	22
I.6.4- <u>Análisis al Microscopio</u>	22
I.6.5- <u>Conteo de marcas de crecimiento</u>	23
I.6.6- <u>Tasas de Crecimiento</u>	24
I.6.7- <u>Retrocalculación</u>	25
I.6.8- <u>Miología</u>	26
I.6.9- <u>Orientación de las fibras de Sharpey</u>	26
I.6.10- <u>Análisis de cada sección transversal</u>	27

CAPÍTULO II: TORTUGAS.....	28
II.1- INTRODUCCIÓN.....	29
II.1.1- <u>Sistemática y distribución de los grupos de estudio, actuales y fósiles</u>	29
II.1.2- <u>Microestructura ósea de tortugas actuales y fósiles</u>	31
II.2- DESCRIPCIONES OSTEOHISTOLÓGICAS.....	33
II.2.1- <u>Osteohistología de <i>Phrynops hilarii</i></u>	33
II.2.1.1- Séptima vértebra cervical.....	34
II.2.1.2- Escápula.....	34
II.2.1.3- Coracoides.....	35
II.2.1.4- Húmero.....	36
II.2.1.5- Ulna.....	37
II.2.1.6- Radio.....	38
II.2.1.7- Ilion.....	38
II.2.1.8- Isquion.....	39
II.2.1.9- Pubis.....	39
II.2.1.10- Fémur.....	39
II.2.1.11- Tibia.....	41
II.2.1.12- Fíbula.....	41
II.2.2- <u>Osteohistología de <i>Hydromedusa tectifera</i></u>	42
II.2.2.1- Séptima vértebra cervical.....	42
II.2.2.2- Escápula.....	42
II.2.2.3- Coracoides.....	43
II.2.2.4- Húmero.....	44
II.2.2.5- Ulna.....	45
II.2.2.6- Radio.....	45
II.2.2.7- Ilion.....	46
II.2.2.8- Isquion.....	46
II.2.2.9- Pubis.....	46
II.2.2.10- Fémur.....	47
II.2.2.11- Tibia.....	48
II.2.2.12- Fíbula.....	49
II.2.3- <u>Osteohistología de <i>Chelonoidis chilensis</i></u>	49
II.2.3.1- Séptima vértebra cervical.....	49
II.2.3.2- Escápula.....	50
II.2.3.3- Coracoides.....	50
II.2.3.4- Húmero.....	51

II.2.3.5- Ulna.....	52
II.2.3.6- Radio	53
II.2.3.7- Ilion	53
II.2.3.8- Isquion	54
II.2.3.9- Pubis	54
II.2.3.10- Fémur.....	55
II.2.3.11- Tibia	56
II.2.3.12- Fíbula	57
II.2.4- <u>Osteohistología de <i>Yaminuechelys maior</i></u>	57
II.2.4.1- Húmero.....	57
II.2.4.2- Fémur.....	58
II.2.5- <u>Osteohistología de <i>Yaminuechelys aff. maior</i></u>	58
II.2.5.1- Fémur.....	58
II.2.6- <u>Osteohistología de <i>Chelonoidis gringorum</i></u>	59
II.2.6.1- Húmero.....	59
II.3- UNIONES MUSCULARES Y FIBRAS DE SHARPEY.....	59
II.3.1- <u>Músculos anclados a la metáfisis proximal</u> <u>y distal del húmero</u>	60
II.3.2- <u>Músculos anclados a la metáfisis proximal</u> <u>y distal del fémur</u>	63
II.4- DISCUSIÓN.....	65
II.4.1- <u>Variación microanatómica y osteohistológica</u>	65
II.4.2- <u>Dinámica de crecimiento</u>	71
II.4.3- <u>Edad y maduración</u>	75
II.4.4- <u>Correlato entre la musculatura apendicular y las fibras de</u> <u>Sharpey</u>	79
II.4.4.1- Variación de los patrones de fibras de Sharpey en los distintos estadios ontogenéticos.....	83
II.4.5- <u>Inferencias basadas en la osteohistología de forma fósiles</u>	85
CAPÍTULO III: COCODRILOS	90
III.1- INTRODUCCIÓN.....	91
III.1.1- <u>Sistemática y distribución de los grupos de estudio, actuales y</u> <u>fósiles</u>	91
III.1.2- <u>Microestructura ósea de caimanes actuales y fósiles</u>	92

III.2- DESCRIPCIONES OSTEOHISTOLÓGICAS	96
III.2.1- <u>Osteohistología de <i>Caiman latirostris</i></u>	96
III.2.1.1- Vértebras cervicales I y II	97
III.2.1.2- Vértebras troncales I y II.....	98
III.2.1.3- Vértebras caudales I y II.....	99
III.2.1.4- Costillas cervicales I y II	100
III.2.1.5- Costillas troncales I y II.....	100
III.2.1.6- Chevrones I y II.....	101
III.2.1.7- Interclavícula.....	101
III.2.1.8- Escápula.....	101
III.2.1.9- Coracoides.....	102
III.2.1.10- Húmero.....	102
III.2.1.11- Ulna.....	104
III.2.1.12- Radio.....	105
III.2.1.13- Ilion.....	106
III.2.1.14- Pubis.....	106
III.2.1.15- Isquion.....	107
III.2.1.16- Fémur.....	107
III.2.1.17- Fíbula.....	109
III.2.1.18- Tibia.....	110
III.2.1.19- Osteodermos nucales.....	111
III.2.1.20- Osteodermos dorsales.....	111
III.2.2- <u>Osteohistología de <i>Caiman yacare</i></u>	111
III.2.2.1- Vértebras cervicales I y II	112
III.2.2.2- Vértebras troncales I y II.....	113
III.2.2.3- Vértebras caudales I y II.....	114
III.2.2.4- Costillas cervicales I y II	114
III.2.2.5- Costillas troncales I y II.....	115
III.2.2.6- Chevrones I y II.....	116
III.2.2.7- Escápula.....	116
III.2.2.8- Coracoides.....	117
III.2.2.9- Húmero.....	117
III.2.2.10- Ulna.....	119
III.2.2.11- Radio.....	119
III.2.2.12- Ilion.....	120
III.2.2.13- Pubis.....	121
III.2.2.14- Isquion.....	121

III.2.2.15- Fémur.....	122
III.2.2.16- Fibula.....	123
III.2.2.17- Tibia.....	124
III.2.2.18- Osteodermos nuczal y troncal.....	124
III.2.3- <u>Osteohistología de <i>Caiman</i> sp.</u>	125
III.2.3.1- Vértebra cervical	125
III.2.3.2- Vértebra caudal.....	125
III.2.3.3- Costilla troncal	126
III.2.3.4- Húmero.....	126
III.3- UNIONES MUSCULARES Y FIBRAS DE SHARPEY.....	127
III.3.1- <u>Músculos anclados a la metáfisis proximal y distal del húmero</u>	127
III.3.2- <u>Músculos anclados a la metáfisis proximal y distal del fémur</u>	128
III.4- DISCUSIÓN.....	130
III.4.1- <u>Variación microanatómica y osteohistológica</u>	130
III.4.2- <u>Dinámica de crecimiento</u>	135
III.4.3- <u>Edad y maduración</u>	140
III.4.4- <u>Correlato entre la musculatura apendicular y las fibras de Sharpey</u>	141
III.4.4.1- Variación de los patrones de fibras de Sharpey en los distintos estadios ontogenéticos.....	145
III.4.5- <u>Inferencias basadas en la osteohistología de forma fósiles</u>	147
CAPÍTULO IV: AVES.....	152
IV.1- INTRODUCCIÓN.....	153
IV.1.1- <u>Sistemática y distribución del grupo de estudio, actuales y fósiles</u>	153
IV.1.2- <u>Microestructura ósea de aves actuales y fósiles</u>	154
IV.2- DESCRIPCIONES OSTEOHISTOLÓGICAS.....	157
IV.2.1- <u>Osteohistología de <i>Rhea americana</i></u>	157
IV.2.1.1- Escápula.....	157
IV.2.1.2- Coracoides.....	158
IV.2.1.3- Húmero.....	158
IV.2.1.4- Ulna.....	160
IV.2.1.5- Radio.....	161
IV.2.1.6- Pubis.....	161
IV.2.1.7- Isquion.....	161

IV.2.1.8- Fémur.....	162
IV.2.1.9- Fíbula.....	163
IV.2.1.10- Tibiotarso.....	164
IV.2.2- <u>Osteohistología de ejemplares fósiles de <i>Rhea</i></u>	165
IV.2.2.1- Húmero (MACN-Pv-14375).....	165
IV.2.2.2- Ulna (MLP-20-210).....	165
IV.2.2.3- Fémur (MACN-Pv-10141 y MACN-Pv-10644).....	166
IV.2.2.4- Tibiotarsos (MLP-20-229, MLP-20-215).....	166
IV.3- UNIONES MUSCULARES Y FIBRAS DE SHARPEY.....	167
IV.3.1- <u>Músculos anclados a la metáfisis proximal</u> <u>y distal del húmero</u>	167
IV.3.2- <u>Músculos anclados a la metáfisis proximal</u> <u>y distal del fémur</u>	168
IV.4- DISCUSIÓN.....	169
IV.4.1- <u>Variación microanatómica y osteohistológica</u>	170
IV.4.2- <u>Dinámica de crecimiento</u>	175
IV.4.3- <u>Edad y maduración</u>	176
IV.4.4- <u>Correlato entre la musculatura apendicular y las fibras de</u> <u>Sharpey</u>	179
IV.4.4.1- Variación de los patrones de fibras de Sharpey en los distintos estadios ontogenéticos.....	182
IV.4.5- <u>Inferencias basadas en la osteohistología de forma fósiles</u>	182
CAPÍTULO V: CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS.....	186
V.1- CONCLUSIONES.....	187
V.1.1- <u>Contrastación de las hipótesis</u>	187
V.1.2- <u>Conclusiones finales</u>	189
V.1.3- <u>Perspectivas futuras</u>	197
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	200

RESUMEN

La histología ósea permite dilucidar diferentes aspectos sobre la biología de los vertebrados, incluyendo tasas y dinámica de crecimiento, longevidad y la relación con los tejidos blandos, entre otros. El análisis de la osteohistología de vertebrados actuales proporciona un marco teórico el cual permite ajustar las interpretaciones realizadas en las formas extintas. En esta tesis doctoral se realiza un análisis detallado de la microestructura ósea de diferentes grupos de saurópsidos actuales y fósiles (tortugas, cocodrilos y aves). El objetivo principal de este estudio es identificar las principales características histológicas de los huesos poscraneales, determinando el grado de variación intraesquelética, ontogenética e interespecífica y vinculando la misma con diferentes aspectos de la biología de los individuos. La información y las interpretaciones obtenidas en las especies actuales se emplearon para inferir varios rasgos paleobiológicos en las formas extintas estrechamente relacionadas. Se analizaron huesos del esqueleto axial y apendicular de especímenes actuales y extintos de testudines (*Phrynops hilarii*, *Hydromedusa tectifera*, *Chelonoidis chilensis*, *Yaminuechelys maior*, *Chelonoidis gringorum*) y arcosaurios, tanto Pseudosuchia (*Caiman latirostris*, *Caiman yacare*, *Caiman* sp.) como Ornithodira (*Rhea americana*, *Rhea* sp.). Se estudiaron aproximadamente 300 cortes delgados de huesos poscraneales de ejemplares juveniles y adultos. Asimismo se realizaron disecciones miológicas de los miembros anterior y posterior de tortugas, caimanes y aves con distintos hábitos locomotores, para analizar la osteohistología en las áreas de unión de los principales músculos relacionados con los movimientos del estilopodio.

En relación al análisis de los especímenes actuales de tortugas, *Phrynops hilarii*, *Hydromedusa tectifera* y *Chelonoidis chilensis*, el tejido primario que predomina es de tipo pseudolamelar/lamelar pobremente vascularizado. Como resultado del estudio esqueletocronológico se observó que los huesos del estilopodio y zeugopodio fueron los mejores elementos para la estimación de la edad, aunque algunos huesos de las cinturas también exhibieron buenos registros de marcas de crecimiento. Las tasas de crecimiento promedio de los huesos poscraneales de los especímenes estudiados mostraron diferencias a nivel interelemental y ontogenético. A partir de la información obtenida de las tasas de crecimiento absolutas se ha podido aproximar la edad a la que cada individuo habría alcanzado la madurez sexual, las cuales en algunos casos coincide con la información publicada. Respecto de la presencia de fibras de Sharpey como indicadores de las uniones musculares, si bien se observó una correlación importante, se encontraron regiones con fibras de Sharpey donde no se encontraría una unión muscular y viceversa. Además, la distribución de las fibras no siempre coincidió con la extensión real de la unión muscular. Aquí se propone una nueva clasificación referente a la distribución, densidad y orientación

de las fibras de Sharpey, la cual fue empleada en todos los taxones analizados. Los datos histológicos indican que los grandes tamaños corporales característicos de algunas tortugas quélidas extintas (i.e., *Yaminuechelys maior* del Paleoceno Inferior de la Patagonia), se alcanzaron por un crecimiento prolongado en el tiempo y no por cambios en las tasas de crecimiento.

En cuanto al análisis realizado en los caimanes actuales, *Caiman latirostris* y *C. yacare*, se registró una alta diversidad de tejidos primarios (desde lamelar hasta hueso entretejido, y múltiples patrones intermedios). Los huesos apendiculares (cinturas, estilopodio y zeugopodio) fueron los mejores elementos para estimar la edad en ambas especies. Con relación al análisis de las tasas de crecimiento absolutas, estimación de la edad absoluta y estimación de la edad para el momento a la que alcanzan la madurez sexual, los datos obtenidos fueron consistentes con los reportados en la bibliografía para *Caiman yacare*, pero no así para *Caiman latirostris*. Respecto del estudio de las fibras de Sharpey, se observó que la presencia o ausencia de fibras no siempre es un indicador directo de la ocurrencia de uniones musculares. Si bien ambas especies de caimanes estudiadas poseen los mismos hábitos locomotores a lo largo de la ontogenia, fueron escasos los músculos que presentaron idénticas características en cuanto a los patrones de las fibras. Sobre la base de los resultados obtenidos en caimanes actuales y la paleohistología de los ejemplares gigantes extintos de *Caiman* sp. (del Mioceno tardío de Argentina), se puede concluir que tanto los caimanes actuales como los fósiles tienen una dinámica de crecimiento similar, pero con tasas de crecimiento más altas para el espécimen del Mioceno. Estas tasas más altas parecen ser el factor más importante para explicar los grandes tamaños corporales de estas formas extintas.

Respecto de los resultados osteohistológicos obtenidos en aves, se observó que el tejido primario que predomina en *Rhea americana* es de tipo fibrolamelar, el cual experimenta una importante remodelación en etapas avanzadas del crecimiento. Cabe señalar que solo algunos huesos de un mismo individuo exhibieron el sistema fundamental externo (indicador del cese del crecimiento), por lo que en este caso no sería correcto inferir la madurez somática para ese ejemplar. Al contrario de los resultados en tortugas y caimanes, las aves tienen una correlación más baja entre las uniones musculares y la presencia de fibras de Sharpey. Además, en estas aves se observó poca variación en los patrones de fibra a lo largo de la ontogenia. Finalmente, la información osteohistológica y paleohistológica reveló que las especies de *Rhea* actuales y fósiles tienen la misma microestructura ósea y permitió determinar el estadio ontogenético de los ejemplares extintos.

ABSTRACT

The bone histology allows to elucidate different traits about the vertebrate biology, including growth rates, growth dynamics, longevity, and relationship with soft tissues, among others. The analysis of the osteohistology of extant vertebrates provides a theoretical framework which allows adjusting the interpretations made in the extinct forms. A detailed analysis of bone microstructure of different groups of extant and fossil sauropsids (turtles, crocodyles and birds) is performed in this doctoral thesis. The main objective of this study was to characterize the main histological features of several postcranial bones, determining the degree of intraskeletal, ontogenetic and interspecific variation on this regard and establishing its relationship with different aspects of their individuals' biology. The data and interpretations from the extant taxa were employed to interpreting several paleobiological traits of closely related extinct forms. The analysis included axial and appendicular bones of extant and extinct specimens of testudines (*Phrynops hilarii*, *Hydromedusa tectifera*, *Chelonoidis chilensis*, *Yaminuechelys maior*, *Chelonoidis gringorum*) and archosaurs, both Pseudosuchia (*Caiman latirostris*, *Caiman yacare*, *Caiman* sp.), and Ornithodira (*Rhea americana*, *Rhea* sp.). Approximately 300 thin sections from the postcranial bones of juvenile and adult specimens were studied. Also, myological dissections of forelimb and hindlimb of turtles, caimans and birds with different locomotor habits were performed to analyze the osteohistology in the attachment areas of the main muscles related to the movements of the stylopodium.

In relation to the analysis of the extant specimens of turtles, *Phrynops hilarii*, *Hydromedusa tectifera* and *Chelonoidis chilensis*, the predominant primary tissue corresponds to poorly vascularized parallel-fibered/lamellar bone. As a result of the skeletonchronological study it was observed that the bones of the stylopodium and zeugopodium were the best elements for age estimation, although some bones of the girdles also exhibited good records of growth marks. The average growth rates of the postcranial bones of the studied specimens showed differences at an interelemental and ontogenetic level. Based on the information obtained from the absolute growth rates it has been possible to approximate the age at which each individual would have reached sexual maturity, which in some cases agree with the published information. In relation to the presence of Sharpey's fibers as indicators of muscle attachment, although important correlation was reported, Sharpey's fibers were observed in regions where a muscle attachment would not be found and vice versa. Also, the distribution of the fibers did not always coincide with the real extension of the muscle attachment. A new classification regarding distribution, density and orientation of Sharpey's fibers is here proposed and employed for all the analyzed taxa. Histological data indicates that characteristic large body sizes achieved by some extinct

quelid turtles (i.e., *Yaminuechelys maior* from the Lower Paleocene of Patagonia), was reached by a prolonged growth of the individuals over time, and not to changes in growth rate.

Regarding the analysis carried out on the extant caimans *Caiman latirostris* and *C. yacare*, a high diversity of primary tissues (from lamellar bone to woven bone, and multiple intermediate patterns) was recorded. Appendicular bones (girdles, stylopodium and zeugopodium) were the best elements to estimate age in both extant species. The results from the analysis of absolute growth rates, absolute age estimation and age estimation for sexual maturity achievement were consistent with those reported in the bibliography for *Caiman yacare*, but not so for *Caiman latirostris*. In relation to the study of Sharpey's fibers, it was observed that the presence or absence of fibers is not always a direct indicator of the occurrence of muscle attachment. Although both species of caimans studied have the same locomotor habits throughout ontogeny, there were few muscles that presented the same fiber's patterns. Based on the results obtained in extant caimans and the paleohistology of the giant specimens of *Caiman* sp. (from the late Miocene of Argentina), it can be concluded that both extant and extinct caimans have similar growth dynamics, but with higher growth rates for the Miocene specimen. Such higher rates appear to be the most important factor to explain the distinct large body sizes of these extinct forms.

In relation to the osteohistological results obtained in birds, it was observed that the primary tissue that predominates in *Rhea americana* correspond with fibrolamellar bone, which undergoes important remodeling in advanced stages of growth. It should be noted that only some bones of an individual exhibited an external fundamental system (indicator of the cessation of growth), so in this case it would not be correct to infer somatic maturity. Contrary to the results in turtles and caimans, birds have a lower correlation between muscle attachments and the presence of Sharpey's fibers. Furthermore, in these birds little variation in Sharpey's fiber patterns was observed throughout ontogeny. Finally, the osteohistological and paleohistological information revealed that the extant and extinct species of *Rhea* have the same bone microstructure and allowed determining the ontogenetic stage of the fossil specimens.

**CAPÍTULO I:
INTRODUCCIÓN
GENERAL**

CAPÍTULO I INTRODUCCIÓN GENERAL

I.1- INTRODUCCIÓN

El conocimiento sobre la historia de vida de formas fósiles ha impulsado al desarrollo de numerosas disciplinas, las cuales han abordado diferentes aspectos inherentes a la biología de los organismos. La historia de vida de un animal se encuentra condicionada por numerosos aspectos endógenos y exógenos (p.ej., condiciones ambientales, oferta alimentaria, fisiología del crecimiento). Una de las disciplinas que permite indagar acerca de la forma en la cual ambos aspectos operaron a lo largo del crecimiento de un individuo es la paleohistología. Dicho estudio se basa en el análisis microestructural del esqueleto, principalmente huesos largos de los vertebrados. A partir de este estudio se pueden inferir diferentes aspectos de la biología de los vertebrados, tales como la longevidad, tasa de crecimiento, hábitos de vida y la relación con estructuras blandas, entre otros (p.ej., Chinsamy-Turan, 2005; Klein et al., 2009; Sanchez et al., 2013). Asimismo, es importante destacar que la única forma de ajustar y precisar las interpretaciones paleohistológicas estriba en el estudio de la histología ósea de especies actuales. A fin de limitar el posible sesgo derivado de una historia evolutiva diferente, las formas vivientes consideradas como marco comparativo deben estar, idealmente, lo más estrechamente emparentadas a las fósiles que se encuentran bajo estudio. Es así que la comparación entre taxones extintos y actuales puede proveer información relevante en relación a las estrategias de crecimiento de ambas formas.

Las tortugas, cocodrilos y aves son grupos bien conocidos y ampliamente representados en la actualidad, de los cuales existe información acerca de diversos aspectos inherentes a su biología (p.ej., hábitos locomotores, fisiología, dinámica de crecimiento, dimorfismo sexual, reproducción y ontogenia). Dichos conocimientos pueden extenderse, haciendo una analogía actualista, a taxones extintos estrechamente relacionados, y de esta manera inferir sobre aspectos paleobiológicos (p.ej., Castanet et al., 1993; Chinsamy, 1993a, b; Castanet et al., 2000; Chinsamy-Turan, 2005). La paleohistología es por lo tanto una herramienta poderosa a la hora de contrastar hipótesis relacionadas con la historia de vida de un organismo preservado en el registro fósil (p.ej., Padian, 2013).

A la hora de interpretar los patrones presentes en la microestructura ósea de organismos fósiles, el análisis multielemental (i.e., intraesquelético) de taxones actuales proporciona una base empírica para sustentar hipótesis paleohistológicas (p.ej., Chinsamy, 1993a; Padian y Lamm, 2013). Aunque el estudio de la histovariabilidad intraesquelética de

un mismo individuo ha sido poco abordado en especies de vertebrados actuales (p.ej., *Gopherus polyphemus*, *Alligator mississippiensis*, Ehret, 2007; Woodward et al., 2014) el mismo es una importante fuente de información con respecto a diversos aspectos. En este sentido, dicho tipo de análisis permite realizar inferencias vinculadas tanto a la historia de vida de los individuos así como detectar alometrías en los diferentes huesos del esqueleto (p.ej., Watanabe, 2018; Chinsamy et al., 2019). Por otro lado, el estudio histológico comparado de individuos de diferentes estadios ontogenéticos de una misma especie permite hacer inferencias sobre las tasas y dinámicas de crecimiento (Chinsamy Turan, 2005). Esto último da la posibilidad de establecer, por ejemplo, el momento en el cual los individuos alcanzan la madurez sexual o somática. Otro tipo de inferencias efectuadas a partir de la osteohistología comprende a las realizadas en relación con los tejidos blandos íntimamente asociados al esqueleto. En particular, la presencia de ciertas estructuras histológicas (i.e., fibras de Sharpey) permite realizar inferencias respecto de la presencia de uniones musculares. Esto último, efectuado en general a partir de análisis intraelementales, puede además ser considerado tanto para realizar inferencias en cuestiones biomecánicas y vinculadas a la locomoción. En síntesis, el estudio osteohistológico tanto a nivel intraelemental, intraesquelético e intraespecífico de vertebrados actuales representa una enorme fuente de información, la cual no solo es relevante para estudios en formas vivientes, sino que puede brindar los fundamentos de inferencias paleobiológicas, permitiendo poner a prueba hipótesis de distinta índole.

Esta tesis doctoral aborda un estudio osteohistológico comparado enfocado principalmente en formas vivientes de amniotas. Se analizaron a los saurópsidos como modelo de estudio, ya que presentan una importante gama de variación en cuanto a su morfología, talla corporal, fisiología, locomoción y ecología. En particular, se estudiaron especies de testudines actuales (*Phrynops hilarii*, *Hydromedusa tectifera* y *Chelonoidis chilensis*) y arcosaurios, tanto Pseudosuchia (*Caiman latirostris* y *Caiman yacare*) como Ornithodira (*Rhea americana*) (ver Nesbitt, 2011). En términos generales, el objetivo de esta contribución es dar a conocer la variación histológica del esqueleto postcraneal de dichas especies actuales, a fin de realizar comparaciones con formas extintas de tortugas, caimanes y aves. Se pretende incrementar el conocimiento actual que se tiene sobre la biología de estos taxones y aportar nuevos datos que permitan contrastar hipótesis paleobiológicas, contribuyendo así al conocimiento de su historia evolutiva.

I.2- ANTECEDENTES Y MARCO TEÓRICO

I.2.1- Características principales del tejido óseo

El hueso es un tejido conectivo mineralizado, altamente vascularizado y denso que combina las propiedades de ser rígido, pero a la vez dúctil, para resistir fuerzas de flexión o torsión. Es el principal tejido esquelético de la mayoría de los vertebrados en estadios adultos, y además de dar forma y sostén al cuerpo interviene en otras funciones importantes de la fisiología de los organismos, como, por ejemplo, el control de la homeostasis a través del almacenamiento y liberación de calcio y sales de fósforo. Este tejido complejo está compuesto por células (osteocitos), una matriz extracelular formada por fibras de colágeno y una sustancia fundamental (Fawcett, 1998; Geneser, 2003). El tejido conectivo mineralizado se forma por la depositación de microcristales de hidroxiapatita por parte de osteoblastos, los cuales previamente depositan una matriz orgánica, denominada osteoide, rica en fibras de colágeno (Chinsamy, 1994; Chinsamy y Dodson, 1995; Ray et al., 2009). El hueso, sin embargo, no es un sistema estático, sino que está compuesto por varios componentes que interactúan, cambian y se transforman a lo largo del desarrollo. La relación entre procesos fisiológicos y la organización de los tejidos óseos permite inferir distintos aspectos de la biología de los vertebrados a partir del estudio de su microestructura.

Topológicamente, los huesos poseen una corteza que rodea a una cavidad medular, la cual puede tener diferentes niveles de organización. La microanatomía describe la organización general de los huesos, teniendo en cuenta la estructura global del hueso, así como el grosor de la corteza o la presencia de tejido óseo en la cavidad medular (trabéculas óseas, espacios de reabsorción; Francillon-Vieillot et al., 1990a). La caracterización más básica a nivel microanatómico consiste en la diferenciación de los denominados huesos compacto y esponjoso. La diferencia entre éstos, que en general, puede apreciarse utilizando pocos aumentos o bien a ojo desnudo, radica en la porosidad relativa de los mismos. Un hueso compacto se caracteriza por una porosidad relativamente baja. Por el contrario, un tejido de tipo esponjoso posee un mayor volumen de espacios (i.e., celdillas o espacios intertrabeculares) que de tejido estrictamente óseo (Fawcett, 1998; Geneser, 2003). Las variaciones que puedan encontrarse en relación a la organización de la microanatomía de un hueso pueden ser vinculadas tanto a adaptaciones a distintos hábitos de vida como a variaciones ontogenéticas (p.ej., mamíferos acuáticos poseen mayor densidad ósea; p.ej., Chinsamy, 2005; Nakajima et al., 2014)

En un nivel microscópico, el estudio osteohistológico comprende la caracterización de la organización del tejido óseo, centrándose en la forma, distribución, orientación y densidad de las lagunas de osteocitos, fibras de colágeno y canales vasculares. La

organización del tejido óseo está sujeta a factores tales como la ontogenia, filogenia, biomecánica, hábitat, etc. (p.ej., Enlow y Brown, 1957b). De esta forma, el estudio de la organización y distribución de estos tejidos en los distintos huesos de un organismo nos brinda información importante en relación con su biología. Basado en la organización de las fibras de colágeno (i.e., fibras intrínsecas) se han clasificado diferentes matrices primarias. Al respecto, existen tres tipos fundamentales de tejidos óseos primarios: lamelar, pseudolamelar y entretejida (Francillon-Vieillot et al., 1990a; Geneser, 2003). La matriz lamelar posee el mayor grado de organización de las fibras intrínsecas, las cuales se disponen formando capas (lamelas). El conjunto de fibras que integra cada capa ostenta la misma orientación espacial. La matriz de tipo pseudolamelar posee un ordenamiento intermedio de sus fibras intrínsecas, las cuales tienen una orientación principal, aunque no forman lamelas. En algunas especies de reptiles como en los *Aetosauroides scagliai* se observó un tipo particular de tejido pseudolamelar, denominado pseudolamelar cruzado, en el cual se reconocen al menos dos direcciones principales de las fibras intrínsecas (Cerdeira et al., 2018). La matriz entretejida posee el menor grado de organización espacial de las fibras intrínsecas (p.ej., Enlow y Brown, 1957a; b; Francillon-Vieillot et al., 1990b; Chinsamy-Turan, 2005). La matriz entretejida puede conformar un tejido primario más complejo el cual se denomina fibrolamelar. Este último se compone por una matriz entretejida cuyos canales vasculares (i.e., espacios que alojan vasos y nervios) están internamente revestidos por tejido lamelar o pseudolamelar, formando las denominadas osteonas primarias (Francillon-Vieillot et al., 1990a).

La vascularización del tejido óseo es otra característica relevante vinculada a la biología de los organismos. Este parámetro considera principalmente a los canales vasculares, los cuales pueden variar en su densidad (p.ej., tejido óseo fuertemente vascularizado, tejido óseo avascular), orientación espacial (p.ej., radial, longitudinal, circunferencial) y su grado de organización (canales vasculares simples, osteonas primarias) (p.ej., Francillon-Vieillot, 1990b; de Ricqlès et al., 1991). La orientación de los distintos tipos de canales vasculares se define según el eje principal del elemento óseo que los contiene. De esta forma, los canales longitudinales son paralelos al eje mayor del hueso, los canales radiales son perpendiculares y los circunferenciales/circulares son concéntricos al mismo. Asimismo, dentro del tejido fibrolamelar, se definen los patrones laminar, plexiforme, reticular, radial y longitudinal (p.ej., Francillon-Vieillot et al., 1990b; de Ricqlès et al., 1991). El patrón laminar se caracteriza por la presencia de capas concéntricas (i.e., "láminas") de canales circunferenciales y ocasionalmente longitudinales. El patrón plexiforme es similar al laminar, con la diferencia que además incluye canales radiales, los cuales se anastomosan a los circunferenciales y longitudinales. El patrón reticular se caracteriza por contener una gran cantidad de canales de orientación variable, fuertemente

anastomosados. Basado en la densidad y orientación de canales vasculares que se evidencian en los distintos tejidos primarios, se pueden realizar inferencias en relación a las tasas de crecimiento así como del estrés biomecánico al cual están sujetos los diferentes huesos de los vertebrados (p.ej., Castanet et al., 2000; de Margerie et al., 2002; Skedros et al., 2003).

Otra clasificación útil respecto a los tejidos óseos implica los conceptos de primario y secundario. Un tejido primario es cualquier tejido que se forma *de novo*, sobre una superficie en la cual previamente no existía tejido óseo alguno. Por el contrario, un tejido secundario se forma sobre una superficie previamente ocupada por otro tejido óseo, el cual fue removido (i.e., reabsorbido) mediante el accionar de células especializadas denominadas osteoclastos. Cuando un tejido de origen secundario es a su vez removido para formar otro, se habla de diferentes generaciones de tejido secundario. Estos tejidos secundarios más típicos son el haversiano, la capa circunferencial interna, el hueso esponjoso secundario y el hueso esponjoso compactado. El hueso haversiano está formado por abundantes osteonas secundarias, las cuales son estructuras cilíndricas que poseen un conducto que transporta vasos y nervios (conducto o canal de Havers). Estas se forman por tejido lamelar y están delimitadas por una línea cementante (límite de la actividad osteoclástica previa a la formación de la osteona). La capa circunferencial interna suele estar formada por tejido de organización lamelar y reviste las cavidades medulares. El hueso esponjoso secundario y el esponjoso compactado están estrechamente relacionados, pues el segundo deriva del primero, el cual rellena sus espacios intertrabeculares con tejido lamelar. Ambos tipos de tejidos aparecen en general en la epífisis y metáfisis de los huesos largos (Francillon-Vieillot et al., 1990b; de Ricqlès et al., 1991; Chinsamy-Turan, 2005; Cerda, 2010).

Los huesos crecen tanto en longitud como en espesor o diámetro. Cada elemento óseo del esqueleto sufre cambios durante el desarrollo ontogenético debido al crecimiento longitudinal, a los cambios en la forma del hueso, a la actividad reproductiva y/o al estrés biomecánico (p.ej., Enlow, 1963; Francillon-Vieillot et al., 1990b; Starck y Chinsamy, 2002). Algunos huesos crecen asimétricamente, por ejemplo, los huesos largos adquieren forma y curvatura durante la ontogenia, por lo que la corteza de los huesos cambia paulatinamente por una combinación de depositación y reabsorción ósea (Enlow, 1963; Hoyte y Enlow, 1966; Hutton, 1986; Horner et al., 2001; Starck y Chinsamy, 2002). Además, como resultado de la alometría en el crecimiento del esqueleto de los vertebrados, las tasas de depositación ósea pueden variar en un mismo hueso (en distintas regiones) o en distintos huesos de un mismo individuo (de Ricqlès, 1983; de Ricqlès et al., 1991; Chinsamy, 1993a; 1993b; Starck y Chinsamy, 2002; de Margerie et al., 2004; Smith y Clarke, 2015; O'Connor et al., 2014; Woodward et al., 2014; Watanabe, 2018; Chinsamy et al., 2019).

I.2.2- Esqueletocronología

Conocer la edad de los individuos que se encuentran bajo estudio es un dato sumamente importante para poder realizar inferencias respecto de su biología. Existen numerosas técnicas para determinar la edad de los animales (p.ej., captura y recaptura, utilización de medidas morfométricas, determinación el estado maduración de las gónadas, esqueletocronología, etc.; p.ej., Castanet et al., 1993), que pueden ser utilizadas en diferentes grupos de vertebrados y poseen ventajas y limitaciones propias. La esqueletocronología es un método ampliamente utilizado en saurópsidos y anfibios para efectuar estimaciones de edad, que se basa en el conteo de marcas de crecimiento en la corteza de los huesos postcraneanos, principalmente en huesos largos (p.ej., Castanet y Baez, 1991; Castanet et al., 1993; Snover y Rhodin, 2007). Las marcas de crecimiento pueden registrar una periodicidad anual u otros eventos no cíclicos en la vida de un individuo. Todas las marcas se desarrollan por variaciones en la depositación ósea (Woodward et al., 2013). El reconocimiento de las marcas de crecimiento en los huesos de un individuo no sólo se utiliza para estimar la edad de este, sino que su distribución espacial permite estimar las tasas de crecimiento relativas y absolutas de los mismos (p.ej., Castanet et al., 1993). Asimismo, a partir de las tasas de crecimiento se pueden definir dinámicas de crecimiento y detectar momentos importantes de la vida de un organismo como lo son la madurez sexual (i.e., momento en el cual un individuo tiene la capacidad de reproducirse) y somática (i.e., momento en el cual un individuo detiene por completo su crecimiento). Estos tipos de estudios se han utilizado para analizar patrones de crecimiento y poner a prueba diferentes hipótesis ecológicas y evolutivas, entre otras (p.ej., Ims, 1990, Bjorndal et al., 2003).

Los vertebrados pueden tener crecimiento de tipo cíclico, con períodos de mayor y menor crecimiento, o continuo, sin interrupciones importantes a lo largo de los años. Las variaciones en los patrones de crecimiento pueden evidenciarse gracias a la depositación de marcas de crecimiento periódicas (p.ej., Castanet et al., 1993). Cuando el crecimiento es de tipo cíclico, la microestructura de los huesos varía a lo largo del año o de un periodo de tiempo determinado, con periodos de crecimiento más acelerado representados por zonas y periodos de crecimiento más lento, representados por annuli. Una zona junto con un annulus conforman un anillo de crecimiento y representan un ciclo completo de crecimiento (p.ej., Halliday y Verrell, 1988). Algunos organismos experimentan un periodo donde el crecimiento cesa por completo durante un momento particular de tiempo, el cual se expresa en el tejido óseo mediante la formación de líneas de crecimiento detenido (LCD). Estas líneas se encuentran en algunas ocasiones relacionadas topográficamente con los annuli.

Las zonas normalmente poseen tejidos con un mayor grado de desorganización de las fibras colágenas de la matriz, resultante de una tasa de osteogénesis superior a la de los annuli (p.ej., zonas con matriz entretejida y annuli con matriz pseudolamelar; o zonas con matriz pseudolamelar y annuli con matriz lamelar; Francillon-Vieillot et al., 1990b; de Ricqlès et al., 1991; Ray et al., 2009).

Estudios previos han reportado que las estimaciones de edades pueden variar según se analicen diferentes regiones de un mismo hueso o en diferentes huesos de un mismo individuo (Ehret, 2007; Woodward et al., 2014; Bhat et al., 2019). Esto suele deberse a la posible presencia de falsas líneas de crecimiento, las cuales representan en realidad episodios de reabsorción ósea o de crecimiento diferencial de los huesos de un mismo esqueleto (Castanet et al., 1993; Woodward et al., 2014; Andrade et al., 2018). Como consecuencia de los procesos a los que están sometidos los huesos durante el crecimiento (p.ej., modelación), el registro de las marcas de crecimiento se encuentra alterado. Los huesos largos crecen en longitud y en diámetro, por lo que durante el crecimiento de los mismos, en la sección transversal, se observan regiones donde el crecimiento es más rápido que en otras. A su vez se evidencia un desplazamiento (“drift”, derivado de la depositación de tejido óseo en una región del hueso y la reabsorción de tejido en la región opuesta) de la cavidad medular en respuesta a un cambio en el tamaño, forma y curvatura del hueso (Enlow, 1963; Hutton, 1986). El término “drift” será utilizado a lo largo del texto para hacer referencia a este proceso. La expansión de la cavidad medular provoca en general la reabsorción de las marcas de crecimiento más internas (i.e., las primeras que se depositaron), aunque no de la misma forma en todos los elementos (Halliday y Verrell, 1988; Castanet y Baez, 1991; Chinsamy, 1995; Woodward et al., 2014). Como resultado, el registro de crecimiento preservado no sólo es en general incompleto, sino que también varía en función del elemento analizado (p.ej., Castanet et al., 1993). De esta forma, una estimación confiable de la edad de un individuo debe necesariamente incluir un estudio previo donde se explore que elementos preservan un mejor registro de marcas de crecimiento.

Las marcas de crecimiento fueron registradas en vertebrados ectotermos y endotermos actuales y extintos, incluyendo peces, anfibios, amniotas (p.ej., Castanet et al., 2004; Klevezal, 1996; Köhler et al., 2012; Hemelaar y Van gelder, 1980; Peabody, 1961). Dichas marcas están vinculadas a los ritmos biológicos (procesos intrínsecos), los cuales están sincronizados y reforzados por los ciclos ambientales (procesos extrínsecos; p.ej., Mattox, 1935; Patnaik y Behera, 1981; Roberts et al., 1988; Zug, 1991; Guarino et al., 1998). Si bien se considera que las marcas de crecimiento poseen una ciclicidad anual (p.ej., Zug et al., 1986; Klinger y Musick, 1992; Curtin, 2006), dicha periodicidad no está sustentada en todos los grupos (Halliday y Verrell, 1988; Smirina, 1994). La puesta a prueba de la

esqueletocronología como herramienta para estimar la edad de un individuo se ha llevado a cabo por medio de recapturas, con la inyección de marcadores como la oxitetraciclina y con animales de edad conocida (p.ej., Bjørndal et al., 2003; Snover y Hohn, 2004; Cubo et al., 2008). En este sentido, es importante destacar que el registro de marcas de crecimiento “falsas”, (p.ej., LCDs dobles o triples, marcas de eclosión) son el resultado de respuestas frente eventos de fuerte estrés (p.ej., eclosión, metamorfosis, variaciones climáticas extremas; Halliday y Verrell, 1988; Smirina, 1994; Bjørndal et al., 1998; de Buffrénil y Castanet, 2000; Padian et al., 2004; Klein et al., 2009). Por otra parte, al ser una herramienta fundamental para la estimación de edad (Curtin, 2006; Klinger y Musick, 1992), la esqueletocronología se utiliza para estimaciones de ciclos de actividad y de reproducción (Castanet et al., 1993), tasa de crecimiento, madurez sexual (Hugi y Sánchez-Villagra, 2012; Goshe et al., 2010) y dimorfismo sexual (Chinsamy et al., 2013). El carácter generalmente anual de la formación de las marcas de crecimiento ha permitido emplear a las mismas (más específicamente, la distancia entre marcas sucesivas) para inferir tasas de osteogénesis (p.ej., Castanet y Baez, 1991, Castanet et al., 1993).

I.2.3- Dinámica de crecimiento

La dinámica de crecimiento es uno de los tópicos más explorado dentro de las distintas temáticas relacionadas a la osteohistología de vertebrados. El análisis de la microestructura ósea (observación de los distintos tipos de matrices o en la distancia relativa de las marcas de crecimiento) permite realizar inferencias sobre la tasa de crecimiento relativas de los individuos. Asimismo, la distancia entre marcas de crecimiento contiguas permite estimar las tasas de crecimiento absolutas de cada hueso de un mismo individuo. A partir del análisis de las tasas de crecimiento se puede reconstruir y estimar la dinámica de crecimiento de los individuos, así como estimar el momento en el que alcanzan la madurez sexual y/o somática (Waskow et al., 2017). Del mismo modo, los cálculos de las tasas de crecimiento absolutas pueden servir para evaluar el nivel de correspondencia con las tasas de crecimiento relativas (i.e., basados en datos cualitativos relacionados a la organización espacial de las fibras colágenas de la matriz). A partir del estudio de las dinámicas de crecimiento de taxones actuales, cuyos aspectos biológicos como la madurez sexual u ontogenia son bien conocidos, es posible inferir e interpretar las estrategias de crecimiento de taxones extintos estrechamente relacionados (Sander y Klein, 2005).

La "Regla de Amprino" describe la relación que existe entre la organización de la microestructura ósea (i.e., organización de las fibras de colágeno) y la tasa de osteogénesis (Castanet et al., 2000). En este sentido, según los diferentes tipos de tejido primario se han establecido rangos de tasas de crecimiento. De esta forma, el hueso entretejido y

fibrolamelar se caracterizan por tener una osteogénesis alta (0,4-40 $\mu\text{m}/\text{día}$), mientras que el lamelar (inferior a 0,04 $\mu\text{m}/\text{día}$) y pseudolamelar (0,10-0,5 $\mu\text{m}/\text{día}$) se caracterizan por tener una osteogénesis baja e intermedia, respectivamente (Francillon-Vieillot et al., 1990b; de Ricqlès et al., 1991; Chinsamy, 1995; Curry, 1999). Si bien la regla de Amprino se cumple en términos generales considerando los distintos tipos de matrices, existen importantes variaciones dentro de un tipo particular de matriz. Al respecto, datos cuantitativos sobre la relación entre la densidad y orientación de los canales vasculares y las tasas de crecimiento han mostrado que los distintos tipos de tejido fibrolamelar poseen un amplio rango de tasas de osteogénesis, los cuales a su vez se encuentran fuertemente solapados (Castanet et al., 2000; Starck y Chinsamy, 2002). Por otro lado, la tasa de osteogénesis puede variar entre taxones en relación a su grado de vascularización, tasa metabólica y tamaño corporal (p.ej., Castanet et al., 2000; Köhler et al., 2012; Montes et al., 2010).

Si bien existen numerosos estudios donde se realizan inferencias respecto de la historia de vida de los individuos basado en la distancia relativa de las marcas de crecimiento o las tasas de crecimiento relativas, son escasos los estudios donde se calculan las tasas de crecimiento absolutas considerando el crecimiento cíclico anual. Asimismo es escaso el estudio de tasas de crecimiento absolutas a nivel interelemental y su variación a lo largo de la ontogenia.

I.2.4- Maduración sexual y somática

Además del nacimiento o la eclosión, los vertebrados experimentan dos momentos particularmente importantes en su historia de vida, la maduración sexual y la maduración somática. Establecer el momento en el cual ocurren ambos fenómenos es crucial para poder interpretar diversos aspectos de la biología de un grupo, incluyendo, estrategias reproductivas, dimorfismo sexual, los cambios filogenéticos del tamaño corporal (p.ej., gigantismo insular) y diferenciación de nichos ecológicos entre muchos otros.

La estimación de las tasas de crecimiento tanto absolutas como relativas es empleada usualmente para establecer el momento en el cual ocurre la maduración sexual. Aquellos grupos de tetrápodos cuya finalización del crecimiento somático es posterior a la maduración sexual, experimentan una notable disminución en la tasa de crecimiento al momento de alcanzar esta última (p.ej., Halliday y Verrell, 1988; Castanet y Baez, 1991; Smirina, 1994; Bourdon et al., 2009). Los saurópsidos continúan creciendo varios años después de que alcanzaron la madurez sexual (Pooley y Gans, 1976; Zug et al., 1986; Chinsamy, 1994; Chinsamy y Dodson, 1995; Klein y Sander, 2007). Por otro lado en las aves, salvo algunas excepciones, la madurez sexual es posterior a la somática (Chinsamy y

Dodson, 1995; Chinsamy-Turan, 2005; Erickson, 2005; Klein y Sander, 2007; de Ricqlès, 1983).

El momento en el que los vertebrados alcanzan la madurez sexual es variable según la especie, ya que en algunos casos dicho evento puede estar influenciado por diferentes factores tanto endógenos como exógenos (Bernardo, 1993). La madurez sexual está íntimamente relacionada a la edad o al tamaño de los individuos. En algunas especies de tortugas las hembras suelen alcanzar la madurez sexual más tardíamente que los machos. Esto, en general, se relaciona con el costo energético que conlleva la madurez sexual en hembras, el cual es sumamente diferente que en los machos de dichos taxones (Bernardo, 1993). Tal como se mencionó anteriormente, la maduración sexual puede ser inferida a partir una evidente disminución en la tasa de osteogénesis, expresada en una reducción entre marcas de crecimiento sucesivas y/o un aumento en la organización fibrilar de los tejidos óseos primarios (p.ej., Chinsamy et al., 2009).

El sistema fundamental externo (SFE *sensu* Horner et al., 2001; Erickson, 2005) o la capa circunferencial externa (CCE *sensu* Chinsamy-Turan, 2005) es una estructura ósea escasamente vascularizada, formada por tejido pseudolamelar o lamelar, presente en la corteza más externa de los huesos largos de distintos grupos de vertebrados (mamíferos, aves, dinosaurios no avianos, cocodrilos, otros saurópsidos; p.ej., Chinsamy, 1995; Erickson et al., 2004; Ponton et al., 2004; Chinsamy-Turan, 2005; Woodward et al., 2011; Andrade y Sayão, 2014; Chinsamy et al., 2019; Bourdon et al., 2009; de Ricqlès et al., 2003). Dicho patrón histológico se interpreta como indicador del cese del crecimiento y la consecuente madurez somática del esqueleto (Lee y O'Connor, 2013; Woodward et al., 2011; Andrade y Sayão, 2014). Cabe destacar que no todos los saurópsidos no avianos actuales alcanzan la madurez somática por lo que se propone que estos poseen un crecimiento indeterminado (p.ej., Moore et al., 2000; Chinsamy-Turan, 2005; Tumarkin-Deratzian, 2007). En muchos casos se ha reportado la presencia de marcas de crecimiento agrupadas en el SFE (p.ej., Chinsamy-Turan, 2005). Sin embargo, estas marcas de crecimiento no pueden ser consideradas para estimar la edad de los individuos, ya que su depositación no corresponde a ciclos anuales (p.ej., Lewis, 1979; Nelson y Bookhout, 1980).

I.2.5- Correlato entre osteohistología y miología

Un aspecto fundamental del estudio sobre la morfología funcional en vertebrados radica en el conocimiento de las estructuras implicadas en la locomoción (p.ej., musculatura, tipos de uniones musculares). Los músculos y tendones ejercen tensión sobre los huesos influenciando cambios en la morfología ósea, estimulando la osteogénesis y la formación de tubérculos y crestas óseas. Como resultado de dicho proceso, los músculos

poseen mayor superficie de anclaje sobre el hueso (p.ej., Washburn, 1947; Scott, 1957; Hoyte y Enlow, 1966; Hieronymus, 2002).

En los últimos años se han realizado numerosas contribuciones acerca de la microestructura ósea y su relación con inserciones musculares de distinta índole (p.ej., Benjamin et al., 1986, 2002; Suzuki et al., 2002, 2003; Hieronymus, 2006; Petermann y Sander, 2013). Según los estudios de Hieronymus (2006) y Benjamin et al. (2002), un músculo puede unirse a un hueso directamente (fijación carnosa) o mediante un ligamento o tendón (fijación tendinosa). Las fibras mineralizadas que están presentes en las uniones musculares se interpretan como fibras extrínsecas o fibras de Sharpey (Benjamin, 2002; Hieronymus, 2006). Microscópicamente, las fibras de Sharpey se distinguen como haces de fibras de colágeno fuertemente asociadas entre sí, insertadas de forma perpendicular u oblicua en la corteza de los huesos. Estas fibras están comúnmente involucradas en la unión musculoesquelética (Jones y Boyde, 1974; Francillon-Vieillot et al., 1990b; Hieronymus, 2002). Normalmente en las uniones tendinosas, la densidad de las fibras suele ser mayor que en las carnosas (Jones y Boyde, 1974; Hieronymus, 2002, 2006; Sanchez et al., 2013). Las interpretaciones sobre la variación de patrones y densidad de las fibras de Sharpey, y sus correlatos con las uniones musculares son la base para realizar inferencias sobre el sistema musculoesquelético de taxones extintos (Sanchez et al., 2013). Dado que el desarrollo y la función muscular varían según los diferentes hábitos locomotores, se espera que las características histológicas relacionadas con estos músculos también varíen.

Diversos autores han estudiado la interacción hueso-tendón o hueso-ligamento a nivel histológico (p.ej., Benjamin et al., 2002; Suzuki et al., 2002; 2003; Hieronymus, 2006; Petermann y Sander, 2013). En general, estos estudios se han centrado en las características histológicas relacionadas con la fijación muscular (Benjamin et al., 2002; Suzuki et al., 2003, 2004; Sanchez et al., 2013), en las modificaciones que se pueden encontrar durante el desarrollo de los huesos (Hurov, 1986) y en las modificaciones que pueden vincularse debido a la fuerza ejercida por los músculos sobre los huesos (Washburn, 1947; Scott, 1957; Avis, 1959; Fieltrós, 1959; Hoyte y Enlow, 1966; Moss, 1971; Jerónimo, 2002). Cabe destacar que estos estudios se han realizado principalmente en mamíferos.

I.2.6- Aplicación de la osteohistología en estudios paleobiológicos

Una de las formas de obtener información sobre la dinámica de crecimiento y los eventos de la historia de vida en formas fósiles es a partir del registro de sus tejidos duros (p.ej., Curry, 1999; Erickson, 2005). Cuando un organismo muere, los componentes orgánicos generalmente se descomponen, mientras que las estructuras inorgánicas (apatita

cristalina) son más resistentes y se fosilizan, manteniendo así la microestructura de los huesos y preservando su forma (p.ej., Chinsamy, 1994; Chinsamy, 1995; Andrade y Sayão, 2014). Por lo tanto, el análisis de la osteohistología de taxones extintos es una fuente confiable de información para realizar interpretaciones respecto de la dinámica y estrategias de crecimiento, edad, sexo, etc. (p.ej., Reid, 1996; Starck y Chinsamy, 2002; Sander et al., 2004; Chinsamy-Turan, 2005; Cerda et al., 2016).

La esqueletocronología, ha sido ampliamente utilizada para determinar, entre otras cosas, las edades en vertebrados extintos. Esta técnica ha demostrado ser más eficiente que otras, basadas en parámetros anatómicos (p.ej., tamaño corporal, grado de fusión de las suturas neurocentrales) (p.ej., Halliday y Verrell, 1988; Woodward et al., 2011; Petermann et al., 2017). Se han observado diversos tamaños corporales asignados a individuos de la misma edad en ejemplares de tortugas, lagartos, cocodrilos y dinosaurios no avianos, (p.ej., Horner y Padian, 2004; Sander y Klein, 2005; Chinsamy et al., 2019). A partir de los estudios osteohistológicos de especies actuales es posible abordar cuestiones paleobiológicas relacionadas con la dinámica de crecimiento y la evolución del tamaño corporal en distintos grupos extintos, estrechamente relacionados con las especies actuales.

I.3- OBJETIVOS

Objetivo general: El presente plan tiene como objetivo general conocer e interpretar la variación microanatómica e histológica del esqueleto en saurópsidos actuales y utilizar dicho conocimiento para efectuar inferencias principalmente paleobiológicas en formas fósiles afines. En este contexto se pretende abordar un estudio de ciencia básica que integre el conocimiento profundo y detallado de la histología del esqueleto de representantes actuales de dos linajes de Sauropsida; Testudines y Arcosauria, a fin de testear hipótesis relacionadas a la paleobiología de taxones extintos y así contribuir al conocimiento de su historia evolutiva. De esta manera, se trabajará según los siguientes objetivos específicos, los cuales fueron desarrollados en los capítulos II al IV:

1-Describir y caracterizar la microanatomía y microestructura de huesos del esqueleto axial (vértebras y costillas) y apendicular (cintura pectoral, húmero, radio, ulna, cintura pélvica, fémur, fíbula, tibia) de ejemplares juveniles y adultos de:

1.1-Tortugas: Chelidae (*Phrynops* e *Hydromedusa*) y Testudinidae (*Chelonoidis*).

1.2-Arcosaurios: cocodrilos Alligatoridae (*Caiman*) y “aves ratites” (Rheidae: *Rhea*).

2-Observar el grado de histovariabilidad en términos microanatómicos e histológicos de elementos postcraneanos de ejemplares juveniles y adultos en cada genero, tanto a nivel intraespecífico como interespecífico.

3-Determinar qué elementos óseos son los mejores para inferir edad mediante el conteo de marcas de crecimiento (esqueletocronología) dentro y entre individuos de cada especie.

3.1-En el caso que se cuente con la edad del ejemplar, cotejar la misma con los datos esqueletocronológicos obtenidos.

4-Determinar las tasas de crecimiento relativas y/o absolutas en los huesos del estilopodio y zeugopodio del miembro anterior y posterior de cada especie. Evaluar las variaciones interelementales y ontogenéticas en cada especie.

5-En el caso de que la maduración sexual sea previa a la maduración somática, reconocer variaciones histológicas ocurridas en el esqueleto debido a este episodio.

5.1-Identificar marcas histológicas vinculadas a la maduración somática de las distintas especies en diferentes tipos de huesos.

6-Reconocer marcas osteohistológicas que estén vinculadas a tejidos blandos (tendones y ligamentos) e identificar las diferencias existentes entre distintos grupos. Este objetivo implica analizar la variación entre ejemplares juveniles y adultos de cada especie.

7-Determinar si dentro de cada grupo existe correlación entre el tamaño corporal y la tasa de crecimiento, inferida a partir del análisis de la microestructura ósea de los huesos apendiculares.

8-Según estos resultados, poner a prueba distintas hipótesis paleobiológicas a partir del análisis osteohistológico en taxones extintos de Testudines y Arcosauria.

I.4- HIPÓTESIS

1- La microanatomía y microestructura de los huesos del esqueleto axial varía con relación a la del apendicular en cada especie (objetivo 1 y 2).

2- La microanatomía y microestructura de los huesos del esqueleto axial y apendicular en cada especie varía entre ejemplares juveniles y adultos (objetivos 2 y 3).

3- Cada especie presenta características microanatómicas y microestructurales propias (i.e., las especies pueden diferenciarse a nivel microanatómico y/o microestructural) (objetivo 2).

4- En relación a Aves (endotérmicas), los testudines y los arcosaurios no avianos (ectotérmicos) presentan una mayor histovariabilidad intraespecífica durante su ontogenia (objetivo 1 y 2).

5- Los huesos largos son los mejores estimadores para hacer esqueletocronología (objetivo 3).

6- Las tasas de crecimiento absolutas y relativas son diferentes a nivel interelemental (más elevadas en huesos de mayor tamaño) y ontogenético (más elevadas en los juveniles) (objetivo 3).

7- La maduración sexual en testudines y arcosaurios no avianos genera importantes cambios a nivel fisiológico, los cuales se ven reflejados en la microestructura ósea (objetivo 5).

8- El cese de la osteogénesis de los huesos del esqueleto de un mismo individuo no ocurre en simultáneo, debido a diferencias alométricas en el desarrollo (objetivo 5).

9- La microestructura ósea refleja una relación directa con los tejidos blandos asociados (objetivo 6).

10- Los grandes tamaños corporales alcanzados por tortugas y cocodrilos gigantes (p.ej., *Yaminuechelys*, *Caiman*) estarían vinculados a un incremento de las tasas de crecimiento (objetivo 7 y 8)

11- Durante el Mioceno, las altas temperaturas y la baja estacionalidad afectaron (elevatoron) el tamaño corporal de los caimanes (p.ej., *Caiman latirostris*) (objetivo 7 y 8).

12- La estimación del estadio ontogenético de ejemplares de rreidos fósiles inferidos a partir de datos anatómicos (p.ej., longitud de los huesos) es congruente con la información obtenida a partir del estudio osteohistológico (objetivo 8).

I.5- ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

La presente tesis se ha estructurado en dos Tomos. El Tomo I consta de cinco capítulos. Los Capítulos II, III y IV comprenden el estudio y descripción de la microestructura ósea, análisis esqueletocronológico y correlato miológico en tortugas, caimanes y aves respectivamente. Finalmente se presentan las conclusiones y las perspectivas futuras en el capítulo V. El Tomo II contiene el total de figuras, gráficos y tablas de la tesis.

I.6- MATERIALES Y MÉTODOS

I.6.1 Materiales estudiados

Los materiales de tortugas, caimanes y aves actuales se obtuvieron de colecciones de distintos museos del país (p.ej., Museo de La Plata y Museo Argentino Bernardino Rivadavia), así como también de colectas realizadas por la autora en el marco de viajes de campo (Tabla I 1). Las colectas fueron realizadas entre los años 2016-2017 (un viaje de campo por año aproximadamente). Estos trabajos de campo tuvieron lugar en distintas localidades de las provincias de Chaco, Corrientes y Salta. Se colectaron especímenes muertos, generalmente encontrados a la vera de las rutas. Los materiales, tanto de las campañas como de las colecciones, se encontraban en distintos estados de conservación: ejemplares con el esqueleto limpio, ejemplares con restos de tejido blando seco, ejemplares

enteros fijados en formol y conservados en alcohol, y ejemplares completos, los cuales fueron conservados en congelador. Todos los materiales que presentaban restos de tejido blando fueron diseccionados o enterrados por unos meses para remover dicho tejido. Los ejemplares completos y en buenas condiciones se utilizaron para realizar disecciones miológicas de los miembros anteriores y posteriores. Dichas disecciones se efectuaron con el fin de establecer el posible correlato entre la miología y la osteohistología. Algunos de los individuos que se usaron para analizar la musculatura fueron congelados hasta el momento de llevar a cabo la disección, instancia en la cual fueron descongelados a temperatura ambiente. Otros ejemplares fueron fijados en formaldehído y se conservaron en alcohol 70°. Una vez que los tejidos blandos fueron removidos, se procedió a la limpieza de cada hueso por separado. Para este paso, se hirvieron los materiales con agua y detergente por varias horas. Luego de ello, los huesos fueron secados al aire libre. Este procedimiento se repitió sucesivamente hasta dejar la superficie del hueso completamente limpia. Una vez que todos los restos de tejidos blandos fueron removidos de los huesos, estos fueron secados al aire libre por última vez durante un tiempo prolongado (entre cinco y diez días).

Para el muestreo de los materiales fósiles (Tabla I 1), se visitaron varias colecciones del país, incluyendo Museo de La Plata, Museo Argentino Bernardino Rivadavia, Museo Paleontológico Egidio Feruglio y Museo Olsacher Zapala. La extracción de las muestras se realizó siempre procurando alterar lo mínimo posible el material fósil. Para esto, se limpió la superficie del hueso con alcohol, se preparó masilla epoxi de dos componentes y con la misma se realizó un anillo de aproximadamente dos centímetros de ancho alrededor del hueso (Fig. I 1A). Luego, se realizaron dos cortes (uno en cada extremo del anillo de masilla) y se extrajo el fragmento de hueso del cual se obtendrían las secciones delgadas. Los cortes se realizaron con una máquina cortadora de alta velocidad (0.75 HP y 2800 RPM.) o con un mini-torno Dremel®, ambos con disco diamantado (Fig. I 1B). Luego, se realizaron moldes y calcos de los fragmentos removidos del material original. Para la confección del molde se construyó una pequeña base de plastilina, la cual se colocó en el medio del fragmento óseo y luego se moldeó una pared de plastilina alrededor del fragmento dejando un espacio de 1 cm entre la plastilina y el hueso (Fig. I 1C). Posteriormente se rellenó este espacio con goma de silicona mezclada con el catalizador correspondiente. Una vez fraguada la silicona (aproximadamente 24 horas a partir de su preparación) se retiró el fósil del molde. Para la confección del calco de las muestras, se llenó el molde de goma de silicona con resina acrílica. Una vez fraguado el calco de resina, se extrajo el mismo del molde de silicona (Fig. I 1D). Como resultado de este proceso se obtiene una copia fiel del fragmento fósil. Dicho calco fue empleado para reemplazar la muestra extraída de cada espécimen, adhiriéndolo al resto del hueso mediante el uso del adhesivo de dos partes Poxipol® (Fig. I 1E). De esta forma se evita la pérdida de

información macroscópica de los materiales fósiles y se obtiene información microscópica sumamente valiosa.

Una vez que los materiales actuales y fósiles estuvieran listos, se tomaron fotografías y mediciones de cada uno de los elementos óseos (Tablas I 2, I 3, I 4). Este proceso se realizó meticulosamente con todos los materiales. Las fotografías se realizaron con un smartphone Samsung Galaxy S6 y las mediciones se realizaron con un calibre. Todas las muestras fueron rotuladas antes de comenzar con el protocolo para la obtención de cortes delegados. Dichos rótulos corresponden al número de colección de cada material, a la identificación del elemento óseo, a la orientación espacial correspondiente y a la región de corte histológico. La orientación espacial se estableció siguiendo a Walker (1973) (para tortugas), Romer (1923), Meers (2003) y Hill (2006) (para caimanes), Jasinowski et al. (2010) y Picasso (2010) (para aves).

I.6.2- Selección de materiales y de zonas de corte

Se analizaron tres especies de tortugas (*Hydromedusa tectifera*, *Phrynops hilarii*, *Chelonoidis chilensis*), dos de caimanes (*Caiman latirostris*, *Caiman yacare*) y una de aves (*Rhea americana*) (Tabla I.1). El muestreo se centró en un ejemplar juvenil y un adulto de cada especie de tortugas y caimanes, y tres ejemplares juveniles y dos adultos de aves. Los materiales analizados corresponden a gran parte del esqueleto postcranial de cada individuo. Los puntos de corte histológico se realizaron en distintas regiones según el elemento óseo (Fig. I 2). En todos los huesos se realizaron cortes para el análisis esqueletocronológico. Además, en el húmero y fémur, se realizaron dos cortes a nivel de las metáfisis (proximal y distal) para observar el correlato con la musculatura apendicular en dichas regiones. La zona de corte escogida para el análisis esqueletocronológico se realizó basado en puntos establecidos en la bibliografía (p.ej., Nakajima et al., 2014) o bien por medio de la realización de varios cortes en algún elemento óseo y la posterior elección de la zona de corte que brinde más información sobre la dinámica de crecimiento.

Se detallan a continuación el tipo de hueso y sitio de corte para cada grupo (Fig. I 2)

- Vértebras:
 - tortugas: un corte a nivel del pedúnculo de la 7ma cervical.
 - caimanes: dos cortes (en la espina neural y en el cuerpo vertebral) en dos cervicales, dos troncales y dos caudales.
- Costillas:
 - caimanes: un corte en la mitad del vástago en las cervicales y dos cortes (región proximal y distal) en las troncales.
- Cintura pectoral:

- tortugas: dos cortes en escápula (hoja escapular y acromion) y un corte en coracoides, todos próximos a la fosa glenoidea.
- caimanes y aves: un corte en escápula y en coracoides, próximos a la fosa glenoidea.
- Cintura pélvica:
 - tortugas: un corte en la parte más angosta de cada elemento.
 - caimanes: un corte en la parte más angosta del isquion y pubis y un corte sobre la hoja del ilion.
 - aves: un corte en la mitad de la longitud del isquion y pubis.
- Húmero y fémur:
 - los tres grupos: un corte en la parte más angosta de la diáfisis, uno en la metáfisis proximal y uno en la metáfisis distal.
- Radio, ulna, tibia (tibiotalarso en aves) y fibula:
 - los tres grupos: un corte en la parte más angosta de la diáfisis de cada elemento. En el caso del tibiotalarso se realizó un corte en la mitad de la diáfisis y uno en la región mas angosta de la diáfisis.
- Osteodermos:
 - caimanes: un corte en dos cervicales y dos troncales

En las aves no se realizaron cortes en las vértebras, costillas e ilion ya que su elevado grado de pneumaticidad intraósea genera un adelgazamiento extremo de la corteza, por lo que no es posible obtener de estos elementos información para el análisis de la microestructura ósea.

Cabe aclarar que algunos ejemplares no contaban con un esqueleto completo, por lo que en dichos casos no se efectuaron descripciones histológicas de todos los elementos deseados. A continuación se detallan los elementos óseos faltantes en cada individuo: en el ejemplar MLPR-6770 (*Caiman latirostris*, adulto) no se han preservado las vértebras caudales, chevron, interclavícula; en el ejemplar MLPR-6443 (*Phrynops hilarii*, juvenil) no se ha preservado el isquion, ilion y pubis; en el ejemplar MLP-48841 (*Caiman yacare*, adulto) no se han preservado los osteodermos; en el ejemplar MLP-160 (*Rhea americana*, juvenil) no se ha preservado el miembro anterior; en el ejemplar MLP-897 (*Rhea americana*, juvenil) no se ha preservado la cintura pectoral; en el ejemplar MLP-975 (*Rhea americana*, juvenil) no se ha preservado el miembro posterior; salvo en MLP-897, en ninguno de los ejemplares de *Rhea americana* se ha preservado la cintura pélvica. De esta manera se realizaron 14 cortes en el juvenil y 17 en el adulto de *Phrynops hilarii*, 17 en el juvenil y adulto de *Hydromedusa tectifera* y *Chelonoidis chilensis*, 39 en el juvenil y 32 en el adulto de *Caiman latirostris*, 39 en el juvenil y adulto de *Caiman yacare*, 13 en el juvenil MLP-897, 7 en el juvenil MLP-975, 5 en el juvenil MLP-160, 11 en el adulto MLP-650, 12 en el adulto MLP-

962 de *Rhea americana*. En cuanto a los ejemplares fósiles, se realizaron 1 corte en *Yaminuechelys maior* MLP 14-9-23-1, 2 en *Yaminuechelys maior* MPEF-PV-566, 1 en *Yaminuechelys* aff. *maior* MAU-Pv-PR-455, 1 en *Chelonoidis gringorum* MPEF-PV-10920, 2 en *Caiman* sp. MLP 41-XII-13-1041, 1 en *Caiman* sp. MLP 41-XII-13-1035, 1 en *Caiman* sp. MLP 41-XII-13-1036, 1 en *Caiman* sp. MACN-Pv-5687, 1 en *Caiman* sp. MACN-Pv-5688, 1 en *Rhea* sp. MLP-20-229, 1 en *Rhea* sp. MLP-20-210, 1 en *Rhea* sp. MACN-Pv-14375, 1 en *Rhea* sp. MACN-Pv-10141, 1 en *Rhea* sp. MLP-20-215, 1 en *Rhea* sp. MACN-Pv-10644.

I.6.3- Cortes petrográficos

La metodología histológica se realizó basada en el protocolo establecido por Chinsamy y Raath (1992), al cual se le realizaron algunas modificaciones (Cerde et al., 2020). Este proceso se puede dividir en 8 etapas (inclusión, corte, pulido, pintado, segundo pulido, montaje, corte delgado, desgaste; Fig. I 3):

I.6.3.1- Inclusión

Para este proceso se utilizaron dos tipos de inclusiones:

Inclusión con masilla epoxi. En primer lugar, se limpió la superficie del hueso; luego, se preparó masilla epoxi de dos componentes y se confeccionó un anillo de ésta alrededor del hueso. El anillo se extiende un centímetro hacia ambos lados de la línea de corte histológico. Luego de confeccionar el anillo de masilla, se dejó endurecer la misma una hora aproximadamente (Fig. I 3A).

Inclusión con resina epoxi. Se realizaron receptáculos de papel aluminio cuya medida se estableció a priori según el tamaño de la muestra. En algunos casos, se utilizaron recipientes comerciales de caucho de silicona. Se realizaron bases de masilla epoxi para pegar los huesos a la base de los receptáculos, de forma que los huesos queden en la posición adecuada para ser cortados (Fig. I 3B). Luego, en una fuente de calor, se preparó resina epoxi (DICAST® LY 554) con su catalizador (DICURE® HY 554). Una vez que la resina se unificó con el catalizador, se volcó sobre cada uno de los huesos cubriéndolos por completo. Para el fraguado de la resina, se dejaron todos los moldes en la fuente de calor de 24 a 48 horas. Por último, se despegó el papel aluminio o la silicona del taco (resina + hueso; Fig. I 3C).

I.6.3.2- Corte

Para esto se utilizó una máquina cortadora de alta velocidad con disco diamantado. Se realizó el corte justo en la línea de corte dibujada previamente en cada uno de los huesos. Luego se limpió con agua y detergente cada una de las mitades que quedaron

como resultado del corte. Se las dejó secar al aire libre y se eligió una de las dos caras resultantes del corte para proseguir con los siguientes pasos del protocolo (Fig. I 3D).

I.6.3.3- Pulido

El pulido se realizó tanto en máquina pulidora como a mano, con polvos abrasivos (carburo de silicio o de aluminio), principalmente de granulometría n°220. Dado que el primer corte efectuado en la muestra deja una superficie estriada por la acción del disco diamantado, se realizó un pulido de la superficie de la misma con el objetivo de eliminar dichas marcas. Para ello se realizó un desbaste utilizando carburo de silicio de granulometrías altas (por ejemplo, de n°180) y luego se utilizó la de n°220. Se verificó que la superficie pulida no quedara con marcas (ni en el medio del taco ni en las esquinas). Para facilitar la obtención de una superficie completamente plana y sin imperfecciones, durante el proceso de pulido se ejerció la misma presión en toda la superficie del taco, desplazando la muestra en varios sentidos. Posteriormente se secó cada taco al aire libre y se verificó la ausencia de estrías o marcas. Este proceso se repitió hasta obtener una superficie completamente pulida. Dicho proceso fue mucho más expeditivo en aquellos casos en los cuales la muestra fue estabilizada sólo con masilla epoxi. Finalmente se colocó cada taco sobre una fuente de calor para obtener un secado completo (Fig. I 3E).

I.6.3.4- Impregnación

Se colocaron cada uno de los tacos con la superficie pulida hacia arriba y completamente horizontal. En aquellos casos en los cuales la superficie inferior (es decir, la opuesta a la superficie de corte) presentaba un aspecto irregular (es decir, no paralelo al plano horizontal), se agregó masilla epoxi en su base para que la superficie pulida quede horizontal. La impregnación se realizó por medio de dos procesos: para algunos casos se mezcló resina DICAST® LY 554 (con su respectivo catalizador; DICURE® HY 554) y alcohol en partes iguales hasta la obtención de un líquido homogéneo; en otros casos se utilizó DICAST® LY 867 (con su respectivo catalizador; DICURE® HY 867). Tanto la mezcla como la resina DICAST® LY 867 permiten que la resina penetre en los poros del tejido óseo. Esta mezcla se distribuyó de forma homogénea sobre cada superficie, utilizando para ello una espátula o cuchara plana. A continuación, se dejó reposar la muestra unos instantes para permitir una mejor penetración de la resina en el hueso. Luego, con la misma espátula, se retiró el excedente de resina que no penetró y se volvió a repetir el mismo proceso. Este procedimiento se repitió tanto hasta la total evaporación del alcohol o hasta el fraguado de la resina DICAST® LY 867. Al finalizar el procedimiento, los restos excedentes de resina fueron retirados de la superficie intentando dejar la misma lo más lisa posible. Se dejó fraguar la resina durante 24 horas en el caso de la DICAST® LY 867 y más de 48

horas en el caso de DICAST® LY 554. Dependiendo del grado de porosidad de las muestras, este procedimiento se repitió entre dos y cinco veces. Antes de cada repetición se pulió la superficie del taco con carburo de silicio de grano n°400; se verificó que la superficie quede sin marcas ni imperfecciones; se secó el taco. Este procedimiento de pulido e impregnado se repitió hasta que la muestra dejó de absorber más resina (Fig. I 3F).

I.6.3.5- Montaje

Para el montaje se emplearon portaobjetos cuya forma y tamaño varió dependiendo de las muestras. Por esta razón no se emplearon portaobjetos de laboratorio estándar, sino rectángulos o cuadrados de vidrio común, los cuales fueron cortados a pedido en vidrierías. Se eligieron preferentemente vidrios de forma cuadrada, ya que los mismos facilitan el manejo de la muestra durante el pulido final. Para aumentar la superficie de contacto entre el taco y el portaobjeto, se pulió una de las superficies del mismo con óxido de aluminio o carburo de silicio de granulometrías altas (p.ej., n° 120). Antes del montaje se limpiaron con alcohol las superficies de contacto tanto de la muestra como del portaobjeto. Se utilizaron dos tipos de montaje (Fig. I 3G y H):

Montaje con resina epoxi. Para este proceso se colocaron el taco y el vidrio en una fuente de calor para que ambos estén a la misma temperatura. Se puso una gota de resina DICAST® LY 867 con catalizador DICURE® HY 867) sobre el taco y otra gota sobre el vidrio, se esperaron unos segundos y luego se colocó el taco sobre el vidrio. Se ejerció presión con las manos tratando de evitar siempre la formación de burbujas de aire en la resina. La muestra montada se aseguró mediante broches de metal. Cuando no se pudo usar un broche (debido al tamaño del taco), simplemente se dejó reposar la muestra con la cara de contacto entre ésta y el vidrio orientada hacia arriba. Se dejó fraguar la resina en calor durante 24 horas.

Montaje con adhesivo UV. Para este pegamento, el proceso de limpieza de las superficies con alcohol se hizo con más precaución ya que una pequeña imperfección impide que los materiales se peguen correctamente. Este proceso se realizó bajo una lámpara de luz ultravioleta de 40W. Se colocó una gota de adhesivo UV Trabasil® sobre el vidrio e inmediatamente se pegaron ambos elementos. Se ejerció presión manual entre la muestra y el portaobjetos, cuidando de no dejar burbujas. Luego se dispuso la muestra montada de forma que la luz UV fuera emitida sobre la superficie de contacto entre el vidrio y la muestra. El fraguado completo del adhesivo demoró 30 segundos para un endurecimiento parcial y 3 horas para endurecimiento total.

Se utilizaron dos medios de montaje diferentes ya que una gran cantidad de materiales montados con resina se comenzaban a levantar y despegar del vidrio. Si bien

dicho problema también surgió con el uso de adhesivo UV, tal inconveniente sucedió de forma más esporádica.

I.6.3.6- Corte delgado

Para esto se utilizó una máquina con disco diamantado y se realizó un corte procurando dejar una porción de muestra lo más delgada posible (1mm o menos). Luego se lavó el taco que queda como excedente y el vidrio con agua y detergente.

I.6.3.7- Desgaste

En este desbaste o pulido final se realizó a mano sobre un vidrio y con polvos abrasivos de carburo de silicio de grano decreciente de n°400 a n°800. A medida que se fue puliendo se fue revisando la muestra al microscopio en reiteradas oportunidades para evaluar si se alcanzó el grosor deseado o no. Una vez alcanzado el espesor óptimo (es decir, espesor para cual se observan claramente estructuras tales como lagunas de osteocitos) se limpió por última vez el vidrio con el corte y se rótulo (Fig. I 31).

Algunos de los problemas más comunes durante la confección de los cortes incluyeron ruptura de portaobjetos en algunas etapas del protocolo, algunos materiales se despegaron del vidrio y algunos materiales que habían quedado óptimos se fueron oscureciendo a medida que pasaron los meses. Los dos últimos problemas posiblemente ocurrieron por el hecho de que los materiales son actuales y contienen materia orgánica, la cual se libera en el transcurso del tiempo.

I.6.4- Análisis al Microscopio

Las secciones delgadas fueron analizadas mediante un microscopio petrográfico Nikon (Optiphot-Pol 255884) perteneciente al instituto de recursos minerales (INREMI). Cada muestra fue estudiada bajo luz polarizada plana y también utilizando nicoles cruzados. En este último caso, las muestras fueron además observadas mediante el uso de un filtro lambda. Se trabajó principalmente con magnificaciones de 2X, 2.5X, 4X, 5X, 10X y 20X. Dado que los preparados histológicos no fueron cubiertos con un cubreobjetos, para la observación de estos se colocó una lámina de glicerina sobre el corte. La glicerina en este caso incrementa notablemente la claridad del preparado, facilitando así el análisis del mismo. Las microfotografías de los cortes se realizaron con un smartphone Samsung Galaxy S6 y luego fueron procesadas en programas de edición de imágenes (Photoshop® CC15 e Illustrator®15).

Las descripciones se realizaron por elemento óseo y comparando las variaciones histológicas entre juvenil y adulto de cada especie. Las características observadas y

descriptas en cada tipo de hueso corresponden a todas las muestras de la misma especie (p.ej., juvenil y adulto o varios juveniles o adultos en el caso de las aves) y sólo cuando se observaron algunas características particulares en uno de los ejemplares, se destacó en la descripción. La bibliografía que se utilizó de base para realizar las descripciones es la de Francillon-Vieillot et al. (1990b), Ponton et al. (2004) y Chinsamy-Turan (2005).

En todos los casos donde se realizaron interpretaciones cuantitativas y cualitativas y debido a que el número de muestra impide el uso de herramientas estadísticas, no se puede descartar cierto grado de variación intraespecífica con respecto a la variación observada. La intención del presente trabajo es dar una aproximación y dar un marco a próximos estudios en donde se profundice cada uno de los ítems aquí abordados con un acorde.

I.6.5- Conteo de marcas de crecimiento

A la hora de contabilizar las marcas de crecimiento, primero se eligió el sector del corte donde se observa una mayor distancia entre las marcas. Se siguió cada una de las marcas alrededor de toda la circunferencia del corte para corroborar si se trataba de marcas verdaderas u otro tipo de estructura histológica u artefacto de corte/preservación. Cabe aclarar que algunas ocasiones las marcas de crecimiento no se observan en toda la circunferencia. Las causas de este fenómeno incluyen: la destrucción parcial de las marcas por expansión de la cavidad medular, densidad excesiva de fibras extrínsecas, destrucción parcial de las marcas durante su preparación. Aquellos casos en los cuales la continuidad de la marca de crecimiento se vio interrumpida por alguna de estas causas, la misma fue de todas formas positivamente identificadas como marcas de crecimiento (Fig. I 4A y B). El conteo y ordenamiento de las marcas en las descripciones se hizo desde la cavidad medular hacia el margen subperiosteal. Las marcas de crecimiento se determinaron y definieron según los criterios de Peabody (1961) y Castanet et al. (1993). En el caso de reconocer doble línea de crecimiento detenido y siguiendo a Castanet et al. (1993), dicha estructura fue considerada como un único evento de interrupción del crecimiento (Francillon-Vieillot et al., 1990b; Castanet y Baez, 1991). Además, se calculó el porcentaje de marcas completas en cada sección transversal. Dicho porcentaje se estimó sobre el total de marcas, y considerando sólo las que se pudieron visualizar en toda la sección transversal. Por otro lado, para cada una de las marcas incompletas se calculó el porcentaje no visible. Esto se hizo teniendo en cuenta las cuatro áreas principales de cada hueso (p.ej., dorsal, ventral, lateral y medial). Se considera que cuando una marca no se observa en dos áreas, el 50% de dicha marca no es visible, cuando no se ve en 3 áreas, el 75% de dicha marca no es visible, etc.

I.6.6- Tasas de Crecimiento

Las tasas de crecimiento absolutas se calcularon sólo en los elementos óseos del estilopodio y zeugopodio de los miembros anterior y posterior de tortugas y caimanes. Se utilizaron estos huesos como estimadores del crecimiento global de cada uno de los individuos. Para el análisis de las tasas de crecimiento absolutas, se calculó el centro geométrico (centroide) de la sección ósea con la función perimetral y centroide de ImageJ (Rasband, 2003). En todas las muestras se calculó el centroide teniendo en cuenta en el perímetro de la primera marca de crecimiento, debido a que en algunas ocasiones el drift de la cavidad medular ocasiona un cálculo erróneo del centro geométrico cuando se hace a partir de la superficie del hueso. Se utilizó el mismo procedimiento en todos los elementos para ser consistentes. A partir del centroide, se trazó una línea recta hacia las cuatro áreas principales del hueso (p.ej., área anterior, área lateral, área dorsal; Fig. I 4C). El crecimiento anual y diario de las tasas entre cada marca de crecimiento se midió siguiendo a Woodward et al. (2014). En primera instancia se calculó el grosor de cada ciclo de crecimiento (o crecimiento aposicional). Para dicho cálculo se midió la distancia entre el centroide y cada una de las marcas de crecimiento. Esta medición se realizó en las cuatro áreas principales de cada hueso y se calculó el promedio para cada ciclo de crecimiento. A partir de dicho valor promedio, se calculó la tasa de crecimiento anual, restando el ciclo de crecimiento del año $n+1$ al ciclo de crecimiento del año n . Luego, basándose en las tasas de crecimiento anuales nominales, se calculó el porcentaje de crecimiento de cada año respecto del crecimiento total. Finalmente, para el cálculo de las tasas de crecimiento diarias, se dividieron las tasas anuales nominales por 365 días.

En los ejemplares juveniles de *Phrynops hilarii* y *Caiman latirostris* se pudo determinar que el primer ciclo de crecimiento observado correspondería al primer ciclo de vida de dichos individuos. Para el caso de *Phrynops hilarii*, según el trabajo de Bona y Alcalde (2008) el diámetro de la diáfisis del fémur de un ejemplar en uno de los últimos estadios de desarrollo embrionario de *Phrynops hilarii*, es similar al diámetro de la cavidad medular del juvenil de la misma especie aquí analizado. Por otro lado, en el caso *Caiman yacare*, se tomaron medidas del diámetro del fémur de un ejemplar recién eclosionado (MLPR-6335) y, al igual que en el caso anterior, el mismo coincide con el del primer ciclo de crecimiento del juvenil aquí estudiado.

I.6.7- Retrocalculación

Puesto que durante la ontogenia se produce una expansión de la cavidad medular, dicha expansión implica la reabsorción del tejido cortical primario depositado en estadios tempranos. Esto conlleva la pérdida de las marcas de crecimiento formadas en ese lapso de tiempo. Para calcular la cantidad de marcas que fueron reabsorbidas en la corteza interna se siguieron distintos protocolos. En los casos donde se cuenta con ejemplares recién eclosionados se considera la circunferencia de los mismos para calcular las líneas que pudieron ser reabsorbidas en los ejemplares adultos. En los casos donde la circunferencia de la superficie externa de los huesos de los juveniles coincide con la circunferencia de la región medular de los adultos, se superpusieron las secciones delgadas y se sumaron las marcas de crecimiento de los juveniles y adultos (p.ej., Castanet y Baez 1991; Woodward et al., 2014). Por último, en los casos donde no se cuenta con dicha información, primero se calculó la distancia entre la marca más interna y el centroide. Dicha medida fue posteriormente dividida por el valor de: 1- la mayor distancia registrada entre dos marcas sucesivas en la sección delgada y, 2- el valor promedio de todas las marcas (Padian y Lamm, 2013). De esta forma, se obtuvieron dos valores de marcas de crecimiento reabsorbidas, los cuales fueron sumados al número de marcas observadas, obteniendo así el número total de marcas de crecimiento por elemento.

Para estimar la edad a la que los individuos alcanzaron la madurez sexual, se consideró el momento correspondiente a una baja importante en la tasa de osteogénesis. Para ello, se obtuvieron curvas de crecimiento de los huesos del estilopodio y zeugopodio, en las cuales se graficaron las tasas de crecimiento anual del hueso periosteal. Dado que los valores de edades absolutas variaron según cada hueso, debió efectuarse una calibración de todos los elementos a una única edad. El método para efectuar dichas calibraciones varió según el grupo. Ya que en tortugas el proceso de retrocalculación implicó la superposición de secciones, se utilizó el hueso con mayor cantidad de marcas en el juvenil. Dicho número se sumó al máximo observado en los huesos del adulto, obteniendo así el valor de edad absoluta para la calibración. En caimanes, se utilizó como parámetro el hueso que presentó la mayor edad estimada por retrocalculación y de igual forma se consideró ese valor el máximo para todos los huesos. La calibración de los elementos a un único número de marcas de crecimiento (es decir, una única edad) se sustenta en los estudios de Woodward et al. (2014), quienes determinaron que la última marca de crecimiento observada en los distintos huesos de un mismo individuo corresponde a la misma marca. De esta forma se utiliza como referencia esta última marca y se reconstruyen las curvas de crecimiento considerando una misma edad para todos los

huesos. Una vez construidas las curvas de crecimiento, se estableció la maduración sexual en el momento en el cual la tasa de crecimiento mostró una caída abrupta.

I.2.8- Miología

La interpretación de los músculos apendiculares durante las disecciones se realizó siguiendo a distintos autores según el taxón: Walker (1973) y Abdala et al. (2008) para tortugas, Romer, (1923), Meers, (2003), Otero et al. (2010), Romão et al. (2013) y Klinkhamer et al. (2017) para caimanes y McGowan (1982), Jasinowski et al. (2010) y Picasso (2010) para aves. Los músculos fueron identificados y analizados en orden de aparición, desde los más superficiales hasta los más profundos. El análisis miológico se centró en los músculos involucrados con los movimientos del estilopodio. Se prestó atención especial a las uniones musculares (origen e inserción). La musculatura apendicular se diseccionó para determinar la ubicación y la extensión de las uniones musculares (Fig. I 5). El tipo de fijación muscular (tendinoso o carnoso) se determinó mediante observación directa. A partir de las disecciones realizadas se pintaron los huesos en las regiones de anclaje muscular. Si bien las disecciones se realizaron en su totalidad en los miembros anteriores y posteriores, el estudio detallado de las fibras de Sharpey se centró en las metáfisis proximal y distal del húmero y fémur de cada especie. Para analizar la relación entre la unión muscular y la microestructura ósea (objetivo 6 hipótesis 9) se seleccionó al estilopodio como punto de muestreo, ya que es una parte del esqueleto de los tetrápodos que concentra varios grupos musculares, con distintos tipos de unión (carnosa, tendinosa, etc.) en un área restringida. En primera instancia se seleccionaron regiones de corte donde se encontraron mayor cantidad de uniones musculares en tortugas y luego se repitió el mismo punto de corte en cocodrilos y aves. Asimismo, la selección de analizar la musculatura y la relación con las fibras de Sharpey en músculos anclados en el estilopodio se realizó para el análisis de los diferentes hábitos locomotores de cada grupo. Las disecciones se realizaron en un individuo por especie en el caso de las tortugas y aves, y por género en el caso de caimanes. En las tortugas y aves las disecciones se realizaron en individuos adultos (uno por especie) y en los caimanes se realizaron en un ejemplar juvenil y un adulto de *Caiman yacare* (Tabla I 1). Sin embargo, se trabajó sobre el supuesto de que cada musculo contacta en la misma área en los ejemplares de la misma especie o género.

I.6.9- Orientación de las fibras de Sharpey

Para calcular el ángulo de orientación de las fibras de Sharpey se utilizó el programa Fiji de ImageJ (Rasband, 2003) a partir de fotografías tomadas en cada una de las regiones

donde se observaron fibras de Sharpey. Los ángulos se tomaron respecto del margen subperiosteal del hueso. Se tomaron 10 medidas en cada una de las regiones y se calculó el máximo, el mínimo y el promedio para cada región (Fig. I 5C).

I.6.10- Análisis de cada sección transversal

Un análisis osteohistológico implica la determinación de diversas características del hueso (p.ej., tipo de matriz ósea, cantidad de marcas de crecimiento, presencia de fibras extrínsecas). Estas características se analizaron en el siguiente orden:

- microanatomía: variación en la relación entre la organización del tejido y el porcentaje de la cavidad medular y el hueso compacto.
- tipología ósea: variación de la organización de las fibras de colágeno (inferido a partir de las propiedades ópticas del tejido), canales vasculares y tejido secundario.
- marcas de crecimiento: cantidad, tipo y distribución de marcas de crecimiento.
- tasas de osteogénesis: estimación de tasas de crecimiento relativas y absolutas.
- fibras de Sharpey: la presencia, orientación, densidad y distribución de las fibras de Sharpey relacionadas a uniones musculares.



CAPÍTULO II: TORTUGAS

CAPÍTULO II TORTUGAS

II.1- INTRODUCCIÓN

II.1.1- Sistemática y distribución de los grupos de estudio, actuales y fósiles

Las tortugas (i.e., Testudinata) representan un importante grupo de saurópsidos caracterizados fundamentalmente por la enorme modificación morfológica de su esqueleto, el cual incluye un caparazón una estructura únicamente particular y especializada llamada caparazón (Burke 1989). Si bien sus afinidades filogenéticas con el resto de los amniotas han sido (y siguen siendo) muy discutidas, existe un consenso general sobre su inclusión dentro de diápsidos (p.ej., Bever et al., 2015). Las tortugas se encuentran en todos los continentes excepto en la Antártida y en todos los océanos del mundo. Sus primeros registros se remontan al Triásico de Europa (en los depósitos de Keuper, 230 ma.; Bour, 2007). Las tortugas actuales se agrupan, según la forma de retracción del cuello y la relación de la cintura pélvica con el plastrón, en Cryptodira y Pleurodira (p.ej., Bager, 1997). Las tortugas poseen una enorme diversidad de tamaños corporales, con longitudes de caparazón dorsal (longitud recta del caparazón, LRC) de entre 15 cm (p.ej., *Pseudemys umbrina*) y 175 cm (p.ej., *Dermochelys coriacea*) aproximadamente (Bager, 1997; Burbidge et al., 2004).

Las pleurodiras son aquellas tortugas que retraen el cuello lateralmente en el plano horizontal (perpendicular a su eje sagital) y que poseen una unión ósea por sutura entre la cintura pélvica y el caparazón (Bour, 2007). Si bien este grupo comprende formas tanto actuales como fósiles, las especies vivientes se agrupan en tres familias: Chelidae, Pelomedusidae y Podocnemididae (Gaffney, 1977; Pritchard, 1979). Estas se encuentran únicamente distribuidas en ambientes acuáticos continentales del hemisferio sur, con representantes en África, América del Sur y Australasia (Angielczyk et al., 2014). La familia Chelidae presenta una distribución actual disyunta, en América del Sur y Australasia, relicto de su paleodistribución en Gondwana occidental. Dicha familia alcanza la distribución más austral conocida para las pleurodiras, con un abundante registro fósil en Patagonia (p.ej., de Broin y de la Fuente, 1993; Gaffney, 1977). Dos de los géneros actuales de distribución más austral son *Phrynops* e *Hydromedusa*, que llegan hasta la provincia de Buenos Aires, Argentina (Sanchez et al., 2019; Semeñiuk et al., 2019). *Phrynops hilarii* es la especie más grande del género, con ejemplares adultos de una LRC máxima de 45 cm (Pritchard, 1979). Esta especie se distribuye desde el sureste de Brasil, en Paraguay, en Uruguay y en el este y noreste de Argentina (Cabrera, 1998; Fig. II 1). El género *Hydromedusa* está representado

actualmente por dos especies, *Hydromedusa maximiliani*, (distribuida en la mata atlántica, zona costera de Brasil; Souza y Abe, 1997) e *Hydromedusa tectifera*. Esta última presenta tamaños máximos de caparazón de entre 20 a 30 cm de LRC, y se distribuye en el sureste y sur de Brasil, Uruguay, este de Paraguay y en el noreste y centro de Argentina (Benefield, 1979; Pritchard, 1979; Cabrera et al., 1986; Cabrera, 1998; Chinen et al., 2004; Fig. II 2). Si bien hay controversia al respecto, existen varias propuestas filogenéticas (basadas en datos morfológicos) que apoyan la monofilia de los quélidos de “cuello largo” sudamericanos. Dicho grupo está representado por *Chelus fimbriata* y el grupo corona “*Hydromedusa + Yaminuechelys*” (Bona y de la Fuente, 2005; de la Fuente et al., 2015; 2017a; Maniel et al., 2018). Esta hipótesis filogenética es la considerada en la presente tesis (Fig. II 3). El género *Yaminuechelys* se registra desde el Cretácico Superior hasta el Paleoceno inferior en la Patagonia argentina (Bona, 2004; Bona y de la Fuente, 2005; Bona, 2006; Bona et al., 2009; de la Fuente et al., 2015) y comprende especies con tamaños corporales medianos y gigantes. *Yaminuechelys maior* se registra en los niveles superiores de la Formación Salamanca (Banco Negro Inferior), de edad Daniana (Paleoceno temprano), que aflora en distintas localidades de la costa de la provincia de Chubut, Patagonia, Argentina (Bona y de la Fuente, 2005; Sterli y de la Fuente, 2013). Esta especie tiene caparazones de entre 60 y 80 cm de LRC (p.ej., Bona y de la Fuente, 2005). Por otro lado, *Yaminuechelys* aff. *maior* se registra en la Formación Anacleto, Campaniano (Cretácico tardío) de la provincia de Neuquén y posee caparazones de entre 43 y 62 cm de LRC (de la Fuente et al., 2015)

Las criptodiras son aquellas tortugas que retraen el cuello en el plano vertical (paralelo a su eje sagital) y poseen una unión de tipo ligamentosa entre la cintura pélvica y el caparazón (Bour, 2007). Este grupo comprende 10 familias (Testudinidae, Carettochelyidae, Dermochelyidae, Trionychidae, Emydidae, Kinosternidae, por mencionar algunas de las familias en las que se agrupan las formas actuales; van Dijk et al., 2014), con diversos hábitos de vida tanto acuáticas marinas y dulceacuícolas como terrestres (Angielczyk et al., 2014). Acorde con esta diversidad taxonómica y de hábitos de vida, las criptodiras poseen una amplia diversidad de morfologías y tamaños corporales. La familia Testudinidae comprende especies de hábitos terrestres tanto actuales como fósiles, e incluye al género *Chelonoidis*, representado exclusivamente en América del Sur. La especie actual *Chelonoidis chilensis* se distribuye desde el sur de Bolivia y Paraguay hasta el sur de Argentina (ver Stazzonelli et al., 2020; Fig. II 4). Los tamaños corporales de esta especie pueden variar dependiendo de la población a la que se haga referencia, ya que la población de la Patagonia posee mayores tamaños que la del centro-norte de Argentina (ver Richard, 1999). Por su parte, la especie extinta *Chelonoidis gringorum*, de tamaño mediano, es el testudínido fósil más austral conocido en todo el mundo y se registra en las Formaciones Sarmiento, Chichinales y Collón Curá (Mioceno temprano y medio) de Chubut y Río Negro

(p.ej., Oriozabala et al., 2017; de la Fuente et al., 2018; Vlachos y Rabi, 2018). Si bien existen hipótesis filogenéticas alternativas, análisis filogenéticos recientes proponen a *Chelonoidis gringorum* como el taxón hermano del clado formado por *Chelonoidis chilensis* y el complejo *Chelonoidis nigra* o tortugas de Galápagos (Zacarías et al., 2013; de la Fuente et al., 2018). Esta última hipótesis es la considerada en el presente trabajo de tesis (Fig. II 5)

En la presente tesis, se seleccionó la muestra de estudio, teniendo en cuenta representantes de ambos linajes (Pleurodiras y Criptodiras), actuales y fósiles estrechamente emparentados y registrados en Argentina, con diferentes hábitos de vida, dulceacuícolas y terrestres (ver material y métodos, Capítulo I).

II.1.2- Microestructura ósea de tortugas actuales y fósiles

Las descripciones histológicas más antiguas realizadas en tortugas se remontan a los trabajos de Mattox, (1935), Enlow y Brown (1956) y Suzuki (1963), quienes estudiaron cortes de distintos huesos largos de formas actuales continentales, terrestres y anfibias. Desde entonces, los análisis de la microestructura ósea fueron realizados mayormente en caparazones (Scheyer y Sánchez-Villagra, 2007; Scheyer et al., 2014; Jannello et al., 2016; de la Fuente et al., 2017; Maniel et al., 2018). Sin embargo, en los últimos años los estudios histológicos en huesos largos en distintos grupos de tortugas, tantos actuales como fósiles, han recobrado importancia (p.ej., Ehret, 2004; Chinsamy y Valenzuela, 2008; Montes et al., 2010; Bhat et al., 2019; Botha y Botha, 2019; Cadena et al., 2020). Las tortugas poseen principalmente matrices de tipo lamelar/pseudolamelar con baja tasa de remodelación ósea (Suzuki, 1963; Chinsamy y Valenzuela, 2008; Montes et al., 2010; Bhat et al., 2019; Botha y Botha, 2019). La vascularización de sus tejidos óseos varía desde avasculares a moderadamente vascularizadas. Los estudios se han enfocado mayormente en huesos apendiculares del estilopodio (i.e., húmero y fémur), sin embargo existen, aunque en menor cantidad, estudios realizados en otros elementos óseos tales como vértebras, cinturas, etc. (Rhodin, 1985; Ehret, 2007; Talevi, 2011; Bhat et al., 2019).

Buena parte de los estudios histológicos efectuados a partir de huesos largos de tortugas han sido efectuados con el objeto de realizar estimaciones de la edad (esqueletocronología) en tortugas marinas. La elevada esperanza de vida y las problemáticas vinculadas a su conservación fueron los puntos de partida para muchos de estos estudios. Numerosos trabajos han validado la periodicidad anual de las marcas de crecimiento (p.ej., por medio de métodos de captura-recaptura, e inyecciones con marcadores fluorescentes; Hammer, 1969; Klinger y Musick, 1992; Trauth y Worley, 1997; Coles et al., 2001; Bjorndal et al., 2003; Snover y Hohn, 2004; Curtin, 2006; Ehret, 2007;

Snover et al, 2007; Cubo et al., 2008; Goshe et al., 2010; Prieto et al., 2012). Sin embargo, también se ha reportado la presencia de falsas marcas de crecimiento (marcas suplementarias) relacionadas a eventos estresantes aleatorios (p.ej., eclosión, periodos de sequía, etc.; Aresco y Guyer, 1999; Snover y Hohn 2004; Botha y Botha, 2019).

Salvo algunas especies marinas, las tortugas tienen por lo general tasas de osteogénesis lentas (Enlow, 1962; Rhodin, 1985). En los estadios juveniles, las tortugas tienen mayores demandas de energía que los adultos, debido al rápido crecimiento durante esta etapa (Brown et al., 2005). Por lo tanto, sus tasas de crecimiento son, en términos relativos, altas desde que eclosionan hasta que alcanzan la madurez sexual. Luego de dicho evento, sus tasas de crecimiento comienzan a descender hasta que alcanzan la madurez somática y dejan de crecer (p.ej., Wilbur, 1975; Litzgus y Brooks, 1998). Sin embargo, el crecimiento cíclico (inferido a partir de la presencia de marcas de crecimiento), con alternancia de periodos de crecimiento rápido y lento/detenido es característico de especies, tanto acuáticas como terrestres. Particularmente, en tortugas de agua dulce se observó que, si bien las tasas de crecimiento varían individualmente, en general los taxones de menores tallas corporales crecen más rápido (p.ej., Sexton, 1965; Plummer, 1977).

Como se mencionó en el Capítulo I, la estructura de la región medular varía en vertebrados con distintos hábitos de vida (p.ej., grandes cavidades en formas terrestres; estructura densa, esponjosa en formas acuáticas, etc.). Sin embargo, las tortugas suelen tener una cavidad medular relativamente pequeña y un tejido cortical poco remodelado, incluso en las especies terrestres. En estas últimas formas, este patrón óseo ha sido asociado al tipo de locomoción (Nakajima, 2017).

Las tortugas poseen diversos hábitos locomotores, por lo que la morfología de los huesos y su musculatura asociada es variable. Como se mencionó en el Capítulo I, uno de los aspectos a estudiar en la microestructura ósea es la presencia de fibras de Sharpey relacionadas a la unión de los músculos al hueso. Los patrones de las fibras de Sharpey presentes en los miembros anteriores y posteriores de las tortugas podrían tener un importante correlato con sus hábitos locomotores. A diferencia de otros saurópsidos (p.ej., Suzuki et al., 2002; Petermann y Sander, 2013), este tipo de análisis no ha sido efectuado en tortugas.

Como fue mencionado anteriormente, las especies sudamericanas de Testudinidae (criptodiras) y quélidos (pleurodiras) presentes en el registro fósil poseen una gran diversidad de tamaños corporales (Vlachos y Rabi, 2018). Factores tales como las condiciones ambientales, el tamaño del hábitat y las interacciones depredación-competencia estarían íntimamente vinculados con el gigantismo en los vertebrados (p.ej., Vermeij, 2016). Los casos de "gigantismo" se evidencian principalmente en tortugas criptodiras (p.ej., *Titanochelon*, *Megalochelys atlas* y *Hesperotestudo crassiscutata*; Vlachos

y Rabi, 2018) y en menor frecuencia en pleurodiras (p.ej., *Mendozachelys wichmanni*; *Yaminuechelys maior* Hermanson et al., 2017). Particularmente, dentro de los Testudinidae, los geocheilonia poseen la mayor diversidad de tamaños corporales (Vlachos y Rabi, 2018). Por otro lado, en el registro fósil de los quelidos se evidencian especies gigantes como *Yaminuechelys maior* (p.ej., Bona y de la Fuente, 2005). La dinámica de crecimiento es un factor clave para analizar la evolución de la variación de tamaño en los vertebrados (p.ej., Sander et al., 2004). Estudiar los mecanismos que llevaron a *Yaminuechelys maior* a tener mayores tamaños corporales que las especies actuales estrechamente emparentadas es importante para comprender la evolución de la variación de tamaño corporal en tortugas.

En este capítulo se estudia la histología ósea y microanatomía del postcráneo de tortugas actuales y fósiles (*Phrynops hilarii*, *Hydromedusa tectifera*, *Chelonoidis chilensis*, *Yaminuechelys maior*, *Yaminuechelys aff. maior*, *Chelonoidis gringorum*) según los objetivos e hipótesis de trabajo planteados para este estudio (ver Capítulo I). Actualmente no existe información publicada sobre la osteohistología del postcráneo de tortugas vivientes de América del Sur. Solo existe un estudio realizado por Nakajima et al. (2014) donde se analiza la microanatomía de *Hydromedusa*, entre otras especies de tortugas. Además, a fin de reconocer marcas osteohistológicas vinculadas a tejidos blandos (tendones y ligamentos) e identificar las diferencias entre los distintos grupos (Obj. 6; Capítulo I), se describe la miología del estilopodio anterior y posterior de las especies con distintos hábitos locomotores, y su correlato con estructuras histológicas (i.e., fibras de Sharpey). Otro aspecto que se estudia es el de la variación intraelemental, ontogenética e interespecífica de la microanatomía e histología de las especies actuales y fósiles (Objs. 1 y 2; Capítulo I). Del mismo modo, se analizan las tasas de crecimiento relativas y absolutas de algunos elementos óseos en cada especie y se realizan inferencias sobre la historia de vida de cada individuo (Objs. 4 y 5; Capítulo I). Los resultados obtenidos en formas actuales fueron utilizados para interpretar la historia de vida de los especímenes de tortugas fósiles estrechamente emparentados aquí estudiados y para analizar la variación entre la dinámica de crecimiento y el tamaño corporal en las tortugas de cuello largo (Objs. 7 y 8; Capítulo I).

II.2- DESCRIPCIONES OSTEOHISTOLÓGICAS

II.2.1- Osteohistología de *Phrynops hilarii*

A continuación, se presentan las descripciones histológicas de los elementos postcraneales de los ejemplares analizados, MLPR-6443 (juvenil) y MLPR-6402 (adulto). Dichas descripciones están realizadas de forma comparativa por lo que solo se detallan, en el caso de que existan, las diferencias encontradas entre juvenil y adulto. Asimismo, en las tablas II

1- II 4 se presentan los resultados cuantitativos con relación a la expansión medular, esqueletocronología, retrocalculación y tasas de crecimiento de cada individuo. Cabe recordar que la cintura pélvica del ejemplar juvenil (MLPR-6443) no ha sido preservada, por lo que las descripciones del ilion, isquion y pubis corresponden únicamente al ejemplar adulto (MLPR-6402).

II.2.1.1-Séptima vértebra cervical

La séptima vértebra cervical tiene una cavidad medular amplia y está circundada por una corteza relativamente delgada (Tabla II 1). La cavidad medular está formada por hueso trabecular y la corteza por tejido primario de tipo pseudolamelar en el juvenil y lamelar en el adulto (Fig. II 6A). Las fibras intrínsecas se ubican paralelas al eje mayor del hueso en ambos ejemplares, salvo en el área lateral del adulto donde éstas son concéntricas. Las lagunas de osteocitos son tanto alargadas como globosas y se encuentran distribuidas de forma regular. La corteza es prácticamente avascular y se identifican algunos espacios de reabsorción en el área ventral. Se evidencian fibras de Sharpey en prácticamente toda la corteza, las cuales están orientadas en una dirección (Fig. II 6A y B). Estas son más abundantes (densidad media) en el área ventral que en las áreas lateral y dorsal (densidad baja). Si bien las fibras se extienden mayormente en todo el espesor de la corteza, estas se restringen sólo a la corteza interna en algunos sectores del área dorsal. Se evidencian 2 marcas de crecimiento en la corteza media del juvenil y entre 3 y 4 marcas en el adulto, las cuales presentan la misma distancia relativa entre sí (Tabla II 2).

II.2.1.2- Escápula

Hoja Escapular. Se observa un cambio notorio en la microanatomía entre ambos ejemplares. Mientras que la cavidad medular del juvenil tiene forma circular, la misma tiene aspecto ovalado en el adulto. Si bien la región medular de la sección transversal de la escápula del adulto está conformada por escasas trabéculas óseas y abundantes espacios de reabsorción, los cuales se extienden hasta la corteza media en las áreas lateral y medial (Fig. II 6D), esta posee solo escasas trabéculas óseas en el juvenil. La corteza presenta menor grosor en las áreas anterior y posterior. La matriz primaria es de tipo pseudolamelar con fibras paralelas al eje mayor de la escápula (Fig. II 6C). Mientras que la forma y organización de las lagunas de osteocitos es variable en el adulto, la misma es más bien homogénea en el juvenil. Particularmente, en el área medial del adulto las lagunas son alargadas y paralelas a las fibras de Sharpey. Mientras que la vascularización está conformada en el juvenil por canales longitudinales distribuidos en el área medial y lateral, la misma se integra en el adulto por canales longitudinales y radiales distribuidos sólo en el área medial (Fig. II 6C, E y F). Las fibras de Sharpey se ubican en prácticamente toda la

corteza, y se extienden desde la región perimedular a la subperiosteal (Figs. II 6D, E y G). Las fibras de Sharpey tienen una densidad media en las áreas medial y lateral del juvenil. En el adulto, por su parte, la densidad es en general baja (p.ej., áreas anterior y posterior), aunque en algunos sitios específicos puede ser más elevada (p.ej., área medial) (Figs. II 6D y E). La distribución de las fibras en ambos ejemplares varía según la región (p.ej., en parches en el área lateral del juvenil). En el juvenil se contabilizan entre 4 y 5 marcas de crecimiento (Fig. II 6C, Tabla II 2). Mientras que las primeras dos marcas siguen el contorno de la cavidad medular, las últimas coinciden con la morfología externa del hueso. La distancia relativa de las marcas es homogénea. Desde la corteza interna a la externa del adulto se reconocen un total de 18 marcas de crecimiento (Tabla II 2). La separación entre éstas es menor en las áreas anterior y posterior. En el área lateral se evidencia una disminución de la distancia entre las marcas hacia la corteza externa (Fig. II 6D y H).

Acromion. La cavidad medular está invadida por tejido trabecular y ocupa un 20% de la sección transversal en el juvenil y un 27% en el adulto (Tabla II 1). La corteza es más estrecha en las regiones anterior y posterior. La matriz es de tipo pseudolamelar con fibras intrínsecas mayormente paralelas al eje principal del acromion en ambos ejemplares, salvo en la corteza externa del juvenil, donde la matriz es de tipo lamelar (Fig. II 6I). Las lagunas de osteocitos son mayormente globosas en ambos ejemplares, aunque éstas se vuelven particularmente alargadas en algunas regiones. Poseen una distribución homogénea en algunos sectores y errática en otros. Mientras que la corteza del adulto es avascular, ésta posee canales vasculares longitudinales en las áreas ventral y dorsal del juvenil (Fig. II 6I). Se observan grandes espacios de reabsorción hacia las áreas dorsal y ventral del adulto y en la ventral del juvenil. Sólo se reconocen fibras de Sharpey en las áreas dorsal y ventral. Dichas fibras se extienden desde el margen subperiosteal a la región perimedular. Mientras que la densidad de las fibras en el adulto es media en ambas áreas, la misma es media en el área dorsal y alta en el área medial del juvenil. Las fibras de Sharpey poseen una única orientación en el área ventral (Fig. II 6J y K), y más de una orientación en el área dorsal (Fig. II 6I). Con respecto a las marcas de crecimiento, se observan entre 3 y 4 en el juvenil y 17 en el adulto (Tabla II. 2). La distancia relativa entre estas es menor en el área antero-ventral y mayor en el área dorsal del juvenil. Sin embargo, en el adulto no se observa una disminución gradual de la distancia entre las marcas de crecimiento (Fig. II 6K).

II.2.1.3- Coracoides

La cavidad medular es más amplia en el adulto que en el juvenil (Tabla II 1). La corteza tiene un grosor variable, siendo éste mayor alternativamente en el área ventral (juvenil) o dorsal (adulto) del elemento. La matriz es de tipo pseudolamelar (Fig. II 6L). Las fibras se

orientan principalmente paralelas al eje mayor del coracoides en ambos ejemplares, aunque en algunas regiones del adulto se orientan concéntricamente. Mientras que las lagunas de osteocitos son globosas en toda la corteza del juvenil, su forma es variable en el adulto. La corteza es prácticamente avascular, observándose pocos canales vasculares de tipo longitudinal en el área ventral del ejemplar juvenil (Fig. II 6L). Mientras que el juvenil carece de espacios de reabsorción, estos son escasos y se encuentran en la región perimedular en el adulto. Las fibras de Sharpey se identifican en prácticamente toda la corteza y se extienden hasta el borde perimedular. Mientras que la densidad de fibras en el juvenil es constante en toda la circunferencia, la misma varía en el adulto. Se identifica una orientación predominante de las fibras de Sharpey (Fig. II 6M y L). Se aprecian entre 4 y 5 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 8 y 10 en el adulto (Tabla II 2). En el área dorsal del adulto, se contabilizan 10 marcas de crecimiento, las cuales disminuyen su distancia relativa hacia la corteza externa. En el resto de la corteza del adulto y en toda la corteza del juvenil, la distancia de las marcas es equidistante (Fig. II 7A).

II.2.1.4- Húmero

Metáfisis proximal. La corteza es extremadamente delgada y encierra una gran región medular (Tabla II 1) llena de trabéculas óseas, la cual se extiende hacia las áreas lateral y medial. El grosor de la corteza es máximo en las áreas dorsal y ventral. La matriz es de tipo pseudolamelar con fibras intrínsecas paralelas al eje mayor del hueso en unas regiones (Fig. II 7B y C) y concéntricas en otras. Las lagunas de osteocitos presentan distinta morfología y organización. Las lagunas están más desorganizadas en las áreas medial y lateral. La densidad de canales vasculares en el juvenil es menor que en el adulto. Ambos ejemplares poseen canales vasculares de tipo longitudinal y radial (Fig. II 7B-D). Estos canales se encuentran en la corteza interna del área ventral en el adulto y en el área ventral y dorsal en el juvenil. Se observan fibras de Sharpey con una orientación predominante en el área dorsal de ambos ejemplares (60° - 91° ; \bar{x} : 78° en el juvenil, 74° - 91° \bar{x} : 80° en el adulto; Fig. II 7B), y en el área medial del juvenil (44° - 76° ; \bar{x} : 58°). Particularmente en el juvenil, las fibras de Sharpey no contactan con el margen subperiosteal en algunas regiones. Las fibras se encuentran entrecruzadas en el área ventral del juvenil (Fig. II 7D) y en las áreas dorso-medial, medial y ventro-medial del adulto. Mientras que la densidad de fibras es media en toda la circunferencia del adulto, esta varía entre media y alta según la región en el juvenil. En el juvenil se contabilizan 2 marcas de crecimiento en la corteza media de las áreas dorsal y ventral (Tabla II 2). Debido a problemas surgidos durante la confección de la sección correspondiente al adulto, no fue imposible efectuar un conteo de las marcas de crecimiento del mismo.

Diáfisis. Se observa una amplia corteza de hueso compacto rodea a la cavidad medular, la cual está invadida por trabéculas óseas. Mientras que el grosor de la corteza es homogéneo en el juvenil, ésta es más delgada en el área dorsal del adulto. El tejido primario es de tipo lamelar con fibras orientadas paralelas al eje principal del húmero (Fig. II 7E). Las lagunas de los osteocitos en el adulto presentan mayormente forma redondeada en la corteza interna y alargada en la corteza externa. Por su parte, en el juvenil son redondeadas en toda la corteza. Los escasos canales vasculares son longitudinales. Se aprecian espacios de reabsorción en el área perimedular (Fig. II 7F). Las fibras de Sharpey se observan en el área ventro-medial del adulto, las cuales tienen una dirección y poseen densidad baja a media. Debido a artefactos de técnica, éstas fibras extrínsecas no pudieron ser claramente distinguidas en el juvenil. Se pueden distinguir entre 20 y 24 marcas de crecimiento en el adulto y 4 en el juvenil (Tabla II 2). Las marcas del adulto tienen aproximadamente la misma distancia entre sí en las áreas dorsal, medial y lateral; pero en el área ventral presentan distancias variables, la cual va disminuyendo hacia la corteza externa (Fig. II 7G).

Metáfisis distal. La cavidad medular es muy amplia y está circundada por una delgada capa de tejido compacto (Tabla II 1). Mientras que el grosor del hueso compacto en el juvenil es mayor en el área dorsal, éste es mayor en las áreas dorsal y ventral del adulto. La matriz es de tipo pseudolamelar. Las lagunas de los osteocitos son, en su mayoría, globosas. La corteza es avascular. Si bien en el juvenil no se aprecian fibras de Sharpey, éstas son abundantes en el área dorsal del adulto. Dichas fibras presentan dos orientaciones (entrecruzadas). Mientras que un grupo de fibras está orientado hacia el lado lateral, formando un ángulo de 44° con el borde subperiosteal, otras se proyectan hacia el lado medial, formando un ángulo de 40° . Las primeras son más abundantes en la corteza externa y las últimas en la corteza perimedular (Fig. II 7H). Por otro lado, en el área dorso-lateral y dorso-medial, las fibras extrínsecas presentan una orientación (33° - 40° ; \bar{x} : 36° y 27° - 68° ; \bar{x} : 37° respectivamente) y se extienden desde el margen subperiosteal hasta la cavidad medular. Las marcas de crecimiento se observaron sólo en el juvenil (1 marca de crecimiento; Tabla II 2).

II.2.1.5- Ulna

Mientras que la cavidad medular del juvenil está atravesada por pocas trabéculas óseas, la misma posee amplios espacios de reabsorción en el adulto. La corteza en ambos ejemplares es más delgada en el área ventro-medial. La matriz es de tipo pseudolamelar con las fibras principalmente paralelas al eje del elemento. Las lagunas de osteocitos son redondeadas y están organizadas de forma equidistante en prácticamente toda la corteza, salvo en el área medial de adulto, donde parecen no tener una orientación predominante.

Por su parte, en el juvenil están desorganizadas en toda la corteza. La corteza es avascular y presenta fibras de Sharpey prácticamente en toda su superficie en ambos individuos, sin embargo la densidad de las mismas es más elevada en el juvenil. La mayoría de estas fibras están espaciadas entre sí, aunque en una región del área dorsal y lateral del adulto las mismas están agrupadas formando un parche de mayor densidad (Fig. II 7I y J). Las fibras se orientan en una dirección predominante conformando distintos ángulos respecto del margen subperiosteal según la región. En el área lateral del juvenil, las fibras de Sharpey se encuentran entrecruzadas (Fig. II 2K). Hay al menos 5 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 17 y 21 en el adulto (Tabla II 2). En el área medial del adulto se observa variación en la distancia entre las marcas, no pudiéndose identificar un patrón claro de la disminución entre estas (Fig. II 2I). Por su parte, en el área ventral se observa menor cantidad de marcas, las cuales se encuentran equidistantes entre sí.

II.2.1.6- Radio

Mientras que la cavidad medular del adulto posee trabéculas óseas, ésta no posee tales estructuras en el juvenil. La matriz es de tipo lamelar con fibras paralelas al eje mayor de la ulna (Fig. II 7L y II 8A). Las lagunas de osteocitos poseen aspecto mayormente redondeado y exhiben, excepto en el área medial del adulto, un alto grado de ordenamiento espacial. La corteza es avascular en ambos ejemplares. Se observan abundantes fibras de Sharpey en toda la corteza; estas fibras se ubican en una o más orientaciones (Fig. II 7L). Si bien, la densidad de las fibras es principalmente media, en algunas regiones puntuales varía a media-alta en el adulto y a baja en el juvenil. Se contabilizaron entre 2 y 5 marcas de crecimiento en el juvenil (Fig. II 8A). Por su parte, en el adulto se observaron entre 10 y 13 marcas de crecimiento (Fig. II 7M; Tabla II 2). La separación entre las mismas es variable.

II.2.1.7- Ilion

La siguiente descripción esta realizada únicamente en el ejemplar adulto ya que el ilion no fue preservado en el juvenil. La cavidad medular está formada por hueso trabecular y está circundada por una corteza cuyo grosor es menor en el área anterior. La matriz es de tipo pseudolamelar con fibras paralelas en algunas regiones y concéntricas en otras. Las lagunas de osteocitos presentan distintas formas y organizaciones (p.ej., son redondeadas y están desorganizadas en el área lateral; redondeadas, alargadas y organizadas en el área anterior). Se reconocen canales vasculares mayormente en el área lateral. Éstos son longitudinales y radiales (Fig. II 8B). Los espacios de reabsorción son escasos y se encuentran en la región perimedular. Las fibras de Sharpey invaden toda la corteza (Fig. II 8B) y su densidad varía entre baja y media. Las fibras tienen una única orientación. Se

contabilizaron aproximadamente 10 marcas de crecimiento (Fig. II 8C; Tabla II 2). La distancia relativa entre estas decrece hacia la corteza externa.

II.2.1.8- Isquion

La siguiente descripción esta realizada únicamente en el ejemplar adulto ya que el isquion del juvenil no fue preservado. La cavidad medular está desplazada hacia el área posterior, por lo que la corteza es más delgada en dicha área. La matriz es de tipo pseudolamelar con fibras mayormente paralelas al eje principal del elemento. Las lagunas de osteocitos exhiben un importante grado de variación en cuanto a su forma. Las áreas lateral, medial y anterior exhiben canales radiales y longitudinales. En el área medial, se observan canales longitudinales organizados en hileras (Fig. II 8D). Se evidencian fibras de Sharpey principalmente en las áreas antero-medial y medial (Fig. II 8E y F). La densidad de las fibras varía de media-alta a baja respectivamente. Se pueden distinguir 15 marcas de crecimiento (Tabla II 2). La distancia relativa entre las marcas de crecimiento es variable, sin embargo, presentan una menor distancia en el área anterior.

II.2.1.9- Pubis

La siguiente descripción esta realizada únicamente en el ejemplar adulto ya que el pubis del juvenil no fue preservado. La cavidad medular está reducida en relación con la corteza (Tabla II 1), la cual se vuelve más angosta en el área lateral. La matriz es de tipo pseudolamelar cuyas fibras son principalmente concéntricas. La morfología de las lagunas de osteocitos es altamente variable a lo largo de la sección transversal. Se observan canales longitudinales y radiales en las áreas anterior y medial. En ésta última región los canales longitudinales se organizan en tres hileras circunferenciales (Fig. II 8G) y los canales radiales contactan con el margen subperiosteal. En el área lateral se observan espacios de reabsorción organizados en una hilera desde el borde perimedular hacia la corteza externa. Se observa una abundante cantidad de fibras de Sharpey en prácticamente toda la corteza (Fig. II 8G). Las fibras de Sharpey en el área anterior presentan menor densidad que las del área lateral. Se reconocieron al menos 10 marcas de crecimiento, las cuales poseen una distancia variable entre si (Fig. II 8H; Tabla II 2). Además, presentan menor distancia en las áreas antero-lateral y postero-lateral.

II.2.1.10- Fémur

Metáfisis proximal. La sección está dominada por una amplia cavidad medular (Tabla II 1), la cual está desplazada hacia la superficie subperiosteal en las áreas lateral y medial. La matriz que predomina es de tipo pseudolamelar en ambos ejemplares (Fig. II 8I-K), y pseudolamelar cruzado en la corteza interna y lamelar en la externa del adulto (Fig. II 8K).

Mientras que las fibras son paralelas en el juvenil, éstas son tanto paralelas como concéntricas en el adulto. Las lagunas de osteocitos presentan gran variación de forma y organización tanto en la extensión como en el grosor de la corteza. No obstante, se observa cierta predominancia de lagunas con forma redondeada (Fig. II 8L). Se distinguen canales vasculares en las áreas dorsal y ventral de tipo longitudinal en el juvenil (Fig. II 8J, L y M). Particularmente, los canales vasculares están organizados formando cuatro hileras en el área dorsal del adulto (Fig. II 8L). Se reconocen fibras de Sharpey en prácticamente toda la corteza. Éstas tienen distintos patrones de orientación y densidad. Mientras que la densidad de fibras en el área medial es alta, esta varía en el resto de la corteza. Las fibras extrínsecas están orientadas en ángulo agudo en las áreas ventral y ventro-lateral (20° - 35° , \bar{x} : 25° en el juvenil; 33° - 52° , \bar{x} : 42° en el adulto). Por otro lado, en el área dorso-lateral las fibras se vuelven entrecruzadas (Fig. II 8J, N y O). Finalmente, en el área dorsal, las fibras están orientadas en ángulo agudo (41° - 55° , \bar{x} : 48° en el juvenil; 51° - 72° , \bar{x} : 60° en el adulto). Se observan entre 8 y 13 marcas de crecimiento en el adulto y entre 2 y 3 en el juvenil (Tabla II 2). La distancia relativa entre las marcas tiende a disminuir, pero el patrón presenta ciertas irregularidades (Fig. II 8M).

Diáfisis. La cavidad medular está reducida (Tabla II 1) y circundada por una corteza cuyo grosor es mayor en el área dorsal. Mientras que en el juvenil la cavidad medular está formada por unas pocas cavidades revestidas por tejido lamelar, la misma está invadida por trabéculas óseas en el adulto. La matriz es de tipo pseudolamelar en el ejemplar juvenil. En el adulto se reconoce tanto tejido pseudolamelar (áreas dorsal y ventral) y lamelar (áreas lateral y medial). Las fibras intrínsecas están dispuestas mayormente paralelas al eje principal de la diáfisis. Las lagunas de osteocitos son globosas en toda la corteza del juvenil. En el ejemplar adulto son tanto de aspecto globoso (p.ej., área ventral) como alargadas (área lateral). En el juvenil se observan canales longitudinales principalmente en el área ventral (Fig. II 8P). En el adulto, por otro lado, se evidencian tanto canales longitudinales como radiales. Los canales vasculares están organizados en hileras en el área ventral de ambos ejemplares (Fig. II 9A). Se evidencian espacios de reabsorción en la región perimedular. En el juvenil se distinguen fibras de Sharpey en prácticamente toda la corteza (Fig. II 8P). Estas fibras no siempre contactan con el margen subperiosteal de la corteza. Las fibras penetran la corteza con una orientación (Fig. II 9B). En el juvenil, se pueden contabilizar al menos 4 marcas de crecimiento. Por su parte, en el adulto se observan entre 13 y 16 de estas marcas (Tabla II 2). Las marcas de crecimiento en ambos ejemplares presentan una mayor distancia relativa en el área dorsal.

Metáfisis Distal. La cavidad medular presenta trabéculas formadas por tejido lamelar. En el juvenil sólo se preservó la corteza en el área dorsal. En el ejemplar adulto la corteza está muy reducida, siendo más estrecha en el área ventral. El margen subperiosteal del juvenil tiene aspecto llamativamente festoneado. La matriz es de tipo pseudolamelar, con las fibras orientadas paralelas al eje mayor del fémur. Las lagunas de osteocitos son abundantes, mayormente redondeadas y están desordenadas. La corteza es prácticamente avascular, presentando pocos canales longitudinales. En el adulto se observan abundantes espacios de reabsorción en toda el área dorsal y dorso-medial. Las fibras de Sharpey se encuentran distribuidas en prácticamente toda la corteza del adulto, aunque sólo en el área dorsal del juvenil. La densidad de las fibras extrínsecas es alta en el juvenil y media en el adulto. Las fibras penetran diagonalmente en la corteza del adulto (62° - 87° , \bar{x} : 79° en área dorso-medial, 61° - 85° , \bar{x} : 79° en área ventral; Fig. II 9C). Se identificó 1 marca de crecimiento en el juvenil y 4 en el adulto (Tabla II 2). Las primeras tres presentan mayor distancia entre sí.

II.2.1.11- Tibia

La cavidad medular está reducida (Tabla II 1) y se encuentra rodeada por una corteza de espesor homogéneo en toda la circunferencia. Mientras que la cavidad medular en el juvenil está formada por pocos espacios de reabsorción revestidos por tejido lamelar, el adulto exhibe tejido trabecular dentro de la misma. La matriz es de tipo pseudolamelar avascular (Fig. II 9D y E). Si bien las fibras intrínsecas en el juvenil son paralelas al eje mayor del hueso, estas varían entre paralelas y concéntricas en el adulto. Las lagunas de osteocitos tienen mayormente forma redondeada y están desorganizadas en el juvenil y levemente organizadas de forma equidistante en el adulto (Fig. II 9E). Se reconocen espacios de reabsorción en la región perimedular, los cuales son más abundantes en el área lateral. Se aprecian fibras de Sharpey en toda la corteza, extendiéndose desde la región perimedular hasta la subperiosteal. En algunas regiones del área lateral y medial se pueden observar parches con mayor densidad de fibras (Fig. II 9F). Las fibras están orientadas en una o dos direcciones (Fig. II 9D). Se pueden distinguir entre 4 y 6 marcas de crecimiento en el juvenil y 14 en el adulto (Tabla II 2). La distancia entre estas es mayormente constante en el juvenil. Por otro lado, en el adulto, la distancia entre las marcas es relativamente menor en la región dorsal (Fig. II 9E). En el área ventral la distancia entre las marcas tiende a disminuir, pero el patrón presenta ciertas irregularidades ya que la distancia de las marcas no decrece de forma gradual hacia la corteza externa.

II.2.1.12- Fíbula

La microanatomía de la fíbula de ambos ejemplares varía, ya que la corteza del juvenil posee un grosor relativamente homogéneo, y la del adulto es más amplia en el área dorsal.

Mientras que la cavidad medular en el juvenil está formada por un único espacio revestido por tejido lamelar, el adulto exhibe tejido trabecular dentro de la misma (Fig. II 9G y H). La matriz es de tipo lamelar avascular con fibras paralelas en el juvenil y paralelas y concéntricas en el adulto (Fig. II 9G-I). Las lagunas de osteocitos son predominantemente globosas. Mientras que las fibras de Sharpey poseen una densidad relativamente constante en toda la corteza del juvenil, su densidad varía de baja a media en el adulto (Fig. II 9I). Las fibras tienen una o varias direcciones según la región. Se pueden contabilizar entre 5 y 6 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 8 y 10 en el adulto (Tabla II 2). Estas marcas están mayormente equidistantes entre sí (Fig. II 9G y H).

II.2.2- Osteohistología de *Hydromedusa tectifera*

A continuación, se presentan las descripciones histológicas de los elementos postcraneales de los ejemplares analizados, MLPR-6747 (juvenil) y MLPR-6411 (adulto). Dichas descripciones están realizadas de forma comparativa por lo que solo se detallan, en el caso de que existan, las diferencias encontradas entre juvenil y adulto. Asimismo, en las tablas II 1- II 4 se muestran los resultados cuantitativos con relación a la expansión medular, esqueletocronología, retrocalculación y tasas de crecimiento de cada individuo.

II.2.2.1- Séptima vértebra cervical

La corteza que rodea la cavidad medular posee su mayor grosor en el área dorsal. El tejido primario es de tipo lamelar con las fibras paralelas al eje principal de la vértebra (Fig. II 10A y B). Las lagunas de osteocitos son mayormente globosas. Mientras que la corteza del juvenil es avascular, ésta posee escasos canales vasculares longitudinales en las áreas dorsal y ventral del adulto. En ambos ejemplares se evidencian espacios de reabsorción. Mientras que en el juvenil no se identifican fibras de Sharpey, en el adulto se encuentran en prácticamente toda la corteza. En ambos ejemplares, las fibras penetran en una dirección. Se contabilizó una única marca de crecimiento en el juvenil y 4 en el adulto (Tabla II 2). Dichas marcas se encuentran sólo en el área dorsal (Fig. II 10A y B) y son equidistantes entre sí en el caso del adulto.

II.2.2.2- Escápula

Hoja Escapular. La cavidad medular está formada por tejido trabecular y está circundada por una corteza de tejido compacto. La corteza presenta mayor grosor en el área posterior. La matriz primaria es de tipo pseudolamelar con fibras mayormente paralelas al eje mayor de la escápula (Fig. II 10C). Las lagunas de osteocitos exhiben aspecto mayormente globoso y no poseen un patrón de distribución definido. La vascularización (dominada por

canales longitudinales) está concentrada principalmente en las áreas ventral y dorsal. Se observan escasos espacios de reabsorción. Las fibras de Sharpey se ubican principalmente en las áreas dorsal y ventral. Éstas fibras poseen una o en dos orientaciones principales (Fig. II 10D). En el juvenil se reconoció una marca de crecimiento y 4 en el adulto, las cuales presentan una menor distancia relativa en el área ventral (Tabla II 2).

Acromion. Se observan variaciones a nivel microanatómico entre ambos ejemplares. Mientras que la cavidad medular del juvenil es amplia y está ubicada en el centro de la sección transversal, la misma está reducida y se extiende a lo largo del eje dorso-ventral del acromion en el adulto (Tabla II 1). La corteza del juvenil es delgada y su grosor es homogéneo, mientras que en el adulto es amplia y presenta su máximo grosor en las áreas anterior y posterior. La matriz es de tipo lamelar con fibras paralelas al eje mayor del hueso en el juvenil y mayormente concéntricas en el adulto (Fig. II 10E-G). Mientras que el aspecto de las lagunas de osteocitos es globoso en el juvenil, su forma es variable en el adulto. La corteza del juvenil es avascular. Por su parte, el adulto posee canales vasculares longitudinales y radiales en el área dorsal (Fig. II 10G). Sólo se identifican fibras de Sharpey en el adulto. Estas poseen una orientación y se extienden desde el margen subperiosteal hacia la cavidad medular. No hay evidencia de marcas de crecimiento en el juvenil. En el ejemplar adulto se contabilizaron entre 9 y 12 marcas de crecimiento en el área posterior y dorsal del elemento analizado (Tabla II 2). La distancia relativa entre las marcas de crecimiento disminuye hacia la corteza externa (Fig. II 10F y G).

II.2.2.3- Coracoides

La sección transversal se compone de una cavidad medular rodeada por una corteza, cuyo grosor es más amplio en el área posterior. En el ejemplar juvenil, el margen subperiosteal del área posterior tiene aspecto festoneado. La matriz pseudolamelar se reconoce como el componente principal de la corteza (Fig. II 10H e I). Las fibras intrínsecas tienen orientación paralela en algunas regiones y concéntricas en otras. Las lagunas de osteocitos presentan distinta morfología y su patrón de distribución no es homogéneo. Los canales vasculares son poco densos, orientados de forma longitudinal en el juvenil, y longitudinal y radial en el adulto (Fig. II 10H e I). Las fibras de Sharpey se identifican en las áreas posterior (Fig. II 10H e I), anterior y ventral. Estas fibras poseen densidades y orientaciones variables según el área donde se encuentren. Solo en el adulto se observan entre 9 y 12 marcas de crecimiento (Tabla II 2), las cuales son relativamente equidistantes entre sí.

II.2.2.4- Húmero

Metáfisis proximal. La corteza es extremadamente delgada y encierra una amplia región medular invadida por trabéculas óseas (Tabla II 1). El grosor de la corteza disminuye considerablemente en las áreas medial y lateral. La matriz consiste en tejido pseudolamelar (Fig. II 10J y K). Las lagunas de osteocitos varían en cuanto a su morfología, patrón de distribución y densidad. Particularmente en el área dorsal del adulto y dorso-lateral del juvenil, las lagunas son alargadas en sentido paralelo a las fibras de Sharpey. Los canales vasculares están distribuidos en las áreas dorsal y ventral de ambos ejemplares. Dichos canales se orientan longitudinalmente en el juvenil, y longitudinal y circunferencialmente en el adulto. Las fibras de Sharpey son abundantes y cubren prácticamente toda la corteza. Dichas fibras están mayormente orientadas en ángulo en el adulto (60° - 71° ; \bar{x} : 66° área dorsal; 64° - 95° ; \bar{x} : 80° área dorso-medial; 55° - 87° ; \bar{x} : 74° área dorso-lateral; 28° - 79° ; \bar{x} : 49° área ventro-medial). Debido a problemas surgidos durante la confección de la sección correspondiente al juvenil, no fue posible efectuar el cálculo de la inclinación de las fibras de Sharpey en el mismo. Por su parte, en el área ventro-medial, las fibras se encuentran en dos direcciones. En el juvenil no se observan marcas de crecimiento. Por otro lado, en el adulto se pueden distinguir al menos 7 marcas de crecimiento en el área dorsal (Tabla II 2). Dichas marchas poseen una distancia relativa homogénea entre sí (Fig. II 10K).

Diáfisis. Mientras que la cavidad medular del juvenil no posee trabéculas óseas (Fig. II 10L), la misma contiene hueso trabecular en el adulto. En ambos ejemplares el grosor de la corteza se reduce en el área dorsal. El tejido primario es de tipo lamelar con las fibras orientadas paralelas al eje principal del húmero (Fig. II 10L y M). La morfología de las lagunas de osteocitos es principalmente globosa, aunque en algunas regiones son alargadas. En el juvenil, el patrón de distribución de las lagunas es más irregular que en el adulto. La corteza es prácticamente avascular con escasos canales vasculares longitudinales. Se aprecian cavidades de reabsorción en la región perimedular. Si bien en el juvenil no se distinguen fibras de Sharpey, estas son evidentes en las áreas dorsal y ventral del adulto, siendo más abundantes en el área dorsal. Se identificaron entre 14 y 16 marcas de crecimiento en el adulto y ninguna en el juvenil (Tabla II 2). La distancia relativa de las marcas es menor en el área dorsal y mayor en la ventral. En el área ventral no se puede identificar un patrón claro de la disminución entre las marcas.

Metáfisis distal. El grosor de la corteza es aproximadamente el mismo en toda la circunferencia, siendo mucho más delgada en el juvenil en comparación a la del adulto (Fig. II 11A y B). La corteza circunda una amplia cavidad medular formada por trabéculas óseas (Tabla II 2). El tipo de matriz parece corresponder con un tejido pseudolamelar/lamelar,

aunque no es posible establecerlo de forma definitiva puesto que no se distingue claramente la orientación de las fibras. La morfología y patrón de distribución de las lagunas de osteocitos es altamente variable. La vascularización es escasa y comprende canales vasculares longitudinales. Se evidencian espacios de reabsorción en ambos ejemplares. Las fibras de Sharpey son especialmente abundantes en las áreas ventral y dorsal. En el adulto, las fibras tienen una única orientación en el área dorsal (27° - 52° , \bar{x} : 41°) y dos en el área ventral. Debido a problemas surgidos durante la confección de la sección correspondiente al juvenil, no fue posible efectuar el cálculo de la inclinación de las fibras de Sharpey en el mismo. Se observa solo una marca de crecimiento en el área ventral del adulto, la cual está próxima a la cavidad medular (Tabla II 2). El juvenil no exhibe marcas de crecimiento.

II.2.2.5- Ulna

La cavidad medular está formada por un único espacio interno rodeado de tejido lamelar en ambos ejemplares (Fig. II 11C y D). El grosor de la corteza es homogéneo en el juvenil y variable en el adulto, siendo en éste último menor en el área dorsal. El tejido primario es de tipo lamelar/pseudolamelar en ambos ejemplares. Si bien la morfología de las lagunas de osteocitos es principalmente globosa, ésta posee ciertas variaciones independientes en cada ejemplar. La corteza es avascular. En toda la región perimedular del adulto se observan espacios de reabsorción (Fig. 11D). Se aprecian fibras de Sharpey en las áreas dorsal, medial y ventral (Fig. 11D). Estas fibras poseen una orientación. Se puede distinguir una marca de crecimiento en el juvenil y entre 7 y 9 en el adulto (Tabla II 2). La marca del juvenil se ubica en la corteza externa. Por su parte, las marcas presentes en el adulto se distribuyen en toda la extensión de la corteza y presentan una menor distancia relativa entre sí en el área dorsal.

II.2.2.6- Radio

Mientras que la cavidad medular del juvenil está formada por un único espacio interno, la misma posee trabéculas óseas en el adulto (Fig. II 11E y F). El grosor de la corteza es homogéneo en el juvenil, mientras que en el adulto es menor en el área medial. El tejido primario es de tipo pseudolamelar/lamelar con fibras paralelas al eje principal del radio. Las lagunas de osteocitos son principalmente redondeadas y poseen un patrón de distribución homogéneo, salvo en el área ventral del adulto donde también son redondeadas, pero su patrón de distribución es más caótico. Se observan fibras de Sharpey en prácticamente toda la corteza, siendo más notorias en el juvenil que en el adulto. Las fibras se encuentran en una o dos direcciones según la región. La densidad de las fibras es mayor en el área ventral. En el juvenil se observaron 2 posibles marcas de crecimiento y en el adulto se

contaron entre 4 y 5 marcas (Fig. II 11F; Tabla II 2). La distancia entre las marcas es variable a lo largo de la circunferencia.

II.2.2.7- Ilión

La cavidad medular es amplia y está formada por hueso trabecular (Tabla II 1). La matriz es de tipo pseudolamelar con fibras principalmente paralelas al eje principal del ilion. Las lagunas de osteocitos son mayormente globosas, salvo en el área posterior en la cual son alargadas y están orientadas de forma oblicua respecto al borde subperiosteal y paralelas a las fibras de Sharpey. Se reconocen canales vasculares longitudinales. Si bien el juvenil carece de espacios de reabsorción en la corteza, estos aparecen, aunque en número reducido, en el área postero-medial del adulto (Fig. II 11H). Las fibras de Sharpey cubren toda la corteza y se anclan siguiendo una única orientación (Fig. II 11G). Se reconocieron entre 6 y 8 marcas de crecimiento en el adulto (Tabla II 2). La cuarta marca es doble y la distancia entre todas las marcas es relativamente homogénea (Fig. II 11H). No se identifican marcas de crecimiento en el ilion del juvenil.

II.2.2.8- Isquion

La cavidad medular está invadida por hueso trabecular y esta circundada por una corteza de hueso compacto cuyo grosor es más bien homogéneo. La matriz es de tipo pseudolamelar con fibras mayormente paralelas en el juvenil, y tanto paralelas como concéntricas en el adulto. Las lagunas de osteocitos son fundamentalmente globosas y no poseen un patrón de distribución homogéneo (Fig. II 11I y J). Dichas lagunas son, particularmente en el área medial del juvenil, alargadas en sentido perpendicular al margen subperiosteal. Se evidencia una delgada capa de tejido esponjoso compactado en la región perimedular del área posterior del adulto. Los canales vasculares son escasos, se orientan longitudinalmente y se encuentran principalmente en las áreas lateral y medial. Se reconocen espacios de reabsorción en la región perimedular del adulto y en el área lateral del juvenil. Se evidencian fibras de Sharpey en las áreas lateral y medial del juvenil, y en las áreas anterior, lateral y medial del adulto (Fig. II 11J). Estas fibras se orientan en una única dirección en el juvenil y en una o más en el adulto. Se puede distinguir una marca de crecimiento en el juvenil (Fig. II 11I) y 7 en el adulto (Tabla II 2). La marca del juvenil se encuentra en la corteza externa. Las marcas del adulto son relativamente equidistantes. La segunda marca corresponde a una LCD doble.

II.2.2.9- Pubis

La cavidad medular está formada por trabéculas óseas y está circundada por una corteza de tejido compacto, la cual es muy delgada en el juvenil (Fig. II 11K). Si bien el grosor de la

corteza es relativamente homogéneo en el juvenil, el mismo es más variable en el adulto. La matriz es de tipo pseudolamelar/lamelar cuyas orientaciones de las fibras intrínsecas alterna entre concéntrica y paralela al eje mayor. La morfología de las lagunas de osteocitos es altamente variable a lo largo de la sección transversal. Se identifica una delgada capa de tejido esponjoso compactado en la región perimedular del área anterior en la muestra del adulto. Mientras que el tejido cortical del juvenil es avascular, en el adulto se observan canales longitudinales en el área lateral. Se reconocen osteonas secundarias en el ejemplar adulto (Fig. II 11L). Se aprecian espacios de reabsorción en la región perimedular. Mientras que en el juvenil no se distinguen fibras de Sharpey, estas se encuentran en las áreas lateral, anterior y medial del adulto (Fig. II 11K). Estas fibras en general se contactan con el margen subperiosteal. No se observaron marcas de crecimiento en el juvenil. Por su parte, en el adulto se contabilizaron entre 7 y 9 marcas de crecimiento (Tabla II 2), las cuales se encuentran relativamente equidistantes entre sí. En el área anterior la distancia entre las marcas es menor.

II.2.2.10- Fémur

Metáfisis proximal. La cavidad medular, la cual ocupa una importante proporción de la sección total del elemento, está desplazada hacia la superficie subperiosteal en las áreas lateral y medial. La matriz que predomina es de tipo pseudolamelar en ambos ejemplares. Mientras que las fibras intrínsecas son principalmente paralelas al eje mayor del elemento en el juvenil, estas son tanto paralelas como concéntricas en el adulto. Las lagunas de osteocitos presentan gran variación en cuanto a su forma y organización espacial. En el área dorsal del adulto se observa una pequeña región con tejido esponjoso compactado. Mientras que en el juvenil los canales vasculares (de tipo longitudinal) se encuentran en el área dorsal, estos se distribuyen en prácticamente toda la corteza del adulto (Fig. II 12A y B). La vascularización tiende a decrecer hacia la corteza externa en el adulto. Los espacios de reabsorción son escasos y se encuentran en la región perimedular (Fig. II 12A y B). Se reconocen fibras de Sharpey en prácticamente toda la corteza. Éstas tienen distintos patrones de orientación y densidad. La densidad de las fibras varía de media a alta según la región. Las fibras extrínsecas están orientadas mayormente en una dirección (47° - 73° , \bar{x} : 59° dorso-lateral del juvenil; 62° - 78° , \bar{x} : 73° dorso-lateral del adulto; 55° - 80° , \bar{x} : 68° dorso-medial del juvenil; 47° - 74° , \bar{x} : 62° dorso-medial del adulto; 24° - 49° , \bar{x} : 40° ventral del juvenil). Por otro lado, en las áreas lateral y medial del juvenil las fibras se vuelven entrecruzadas (en dos direcciones). La extensión de las fibras no siempre llega hasta el borde subperiosteal. En el juvenil se observa una posible marca de crecimiento en la corteza media y otra en la externa. Por su parte, el adulto posee entre 5 y 7 marcas (Fig. II 12A y B; Tabla II 2). La distancia relativa entre las marcas tiende a ser equidistante.

Diáfisis. La cavidad medular está circundada por una corteza cuyo grosor es mayor en el área ventral. Mientras que en el juvenil la cavidad medular está formada por un único espacio revestido por tejido lamelar, la misma contiene algunas trabéculas óseas en el adulto. La matriz ósea es de tipo pseudolamelar con las fibras paralelas al eje de la diáfisis en el juvenil y concéntricas en el adulto (Fig. II 12C y D). Mientras que en el juvenil las lagunas son principalmente globosas, estas ostentan distintas morfologías en el adulto. Los escasos canales vasculares se disponen longitudinalmente y su mayor densidad se reporta en el área ventral (Fig. II 12C). Los espacios de reabsorción, ubicados en la región perimedular, son más abundantes en el adulto. Se evidencian fibras de Sharpey en las áreas dorsal y ventral. Estas fibras poseen densidad baja en el juvenil y media-alta en el adulto. En el juvenil se orientan en una única dirección y en el adulto lo hacen en una o más direcciones. Se distingue una marca de crecimiento en el juvenil y entre 9 y 10 en el adulto (Tabla II 2). La marca del juvenil se encuentra en la corteza externa. La distancia relativa entre las marcas del adulto decrece hacia la corteza externa.

Metáfisis Distal. La cavidad medular presenta trabéculas formadas por tejido lamelar. Las trabéculas óseas contactan con el margen subperiosteal en prácticamente toda la sección transversal del juvenil. En el caso del ejemplar adulto, el grosor de la corteza es mayor en el área ventral. El margen subperiosteal en el juvenil tiene aspecto festoneado. La matriz no se puede determinar con claridad ya que toda la corteza está densamente invadida por fibras de Sharpey. Las lagunas de osteocitos son mayormente redondeadas y no poseen un patrón de distribución organizado. Se identifican canales avascular longitudinales. Las fibras de Sharpey poseen múltiples orientaciones en el área ventral del adulto (Fig. II 12E-G). No fue posible identificar las fibras de Sharpey en la corteza del juvenil. Se observan dos posibles marcas de crecimiento en el adulto y ninguna en el juvenil.

II.2.2.11- Tibia

La región medular presenta escasas cavidades. El grosor de la corteza es relativamente homogéneo en ambos individuos (Fig. II 12H). La matriz es de tipo pseudolamelar/lamelar. Si bien las fibras intrínsecas en el juvenil son paralelas al eje mayor del hueso, en el adulto estas son paralelas en algunas regiones y concéntricas en otras. Las lagunas de osteocitos tienen forma redondeada en el juvenil, y redondeada y alargada en el adulto. En ambos ejemplares, las lagunas poseen un patrón de distribución homogéneo, salvo en el área lateral donde estas están distribuidas de forma caótica. El tejido cortical del juvenil es avascular, mientras que en el adulto posee canales vasculares longitudinales en la corteza interna de las áreas lateral y medial. Se reconocen espacios de reabsorción en el adulto, los

cuales se extienden hacia las áreas lateral y medial. Se aprecian fibras de Sharpey en toda la corteza, extendiéndose desde la región perimedular hasta la subperiosteal. En el área lateral se puede observar una mayor densidad de éstas fibras (Fig. II 12H). Las fibras de Sharpey tienen mayormente una dirección bien definida, salvo en el área lateral donde penetran en dos direcciones. Se puede contabilizar 2 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 7 y 9 en el adulto (Fig. II 12H e I; Tabla II 2). En el adulto la distancia entre las marcas es relativamente equidistante.

II.2.2.12- Fíbula

La cavidad medular ocupa un área relativamente reducida de la sección y está formada por un único espacio revestido por tejido lamelar (Tabla II 1). La corteza de hueso compacto es más delgada en el área ventral. La matriz es de tipo lamelar avascular con fibras paralelas al eje mayor en el juvenil y paralelas y concéntricas en el adulto. Las lagunas de osteocitos son predominantemente redondeadas. Se aprecian fibras de Sharpey en prácticamente toda la corteza, extendiéndose desde la región perimedular hasta la subperiosteal (Fig. II 12J). La densidad de las fibras es baja en el juvenil, y media en el adulto. Las fibras tienen mayormente una única dirección. Se pueden distinguir 3 marcas de crecimiento tanto en el juvenil como en el adulto (Tabla II 2); dichas marcas son prácticamente equidistantes entre sí.

II.2.3- Osteohistología de *Chelonoidis chilensis*

A continuación, se presentan las descripciones histológicas de los elementos postcraneales de los ejemplares analizados, MLPR-6007 (juvenil) y MLPR-6773 (adulto). Dichas descripciones están realizadas de forma comparativa por lo que solo se detallan, en el caso de que existan, las diferencias encontradas entre juvenil y adulto. Asimismo, en las tablas II 1- II 4 se presentan los resultados cuantitativos con relación a la expansión medular, esquelotocronología, retrocalculación y tasas de crecimiento de cada individuo.

II.2.3.1- Séptima vértebra cervical

La cavidad medular está formada por hueso trabecular en el adulto, el cual está ausente en el juvenil. La matriz primaria del juvenil se encuentra íntegramente invadida por fibras de Sharpey (Fig. II 13 A). Por su parte, en el adulto, la matriz es de tipo pseudolamelar/lamelar con fibras paralelas al eje mayor de la vértebra en algunas regiones y concéntricas en otras (Fig. II 13B). Las lagunas de osteocitos son tanto alargadas como globosas y no tienen un patrón de distribución homogéneo. Gran parte de la corteza del juvenil posee tejido esponjoso compactado. La corteza es avascular en ambos ejemplares. En el adulto se

evidencian fibras de Sharpey, las cuales se extienden hasta la región perimedular. Estas fibras penetran de forma oblicua y subparalela. Se observan 2 posibles marcas de crecimiento en la corteza del adulto y ninguna en el juvenil (Tabla II 2).

II.2.3.2- Escápula

Hoja escapular. La cavidad medular está rodeada por una corteza, la cual posee un grosor variable, estando más desarrollada en el área medial. El tejido óseo primario consiste en una matriz pseudolamelar, con fibras paralelas al eje principal de la escápula (Fig. II 13C y D). Mientras que la morfología de las lagunas de osteocitos es globosa en el juvenil, su forma es variable en el adulto. Se evidencian canales vasculares principalmente de tipo longitudinal, los cuales se ubican en las áreas medial, lateral y anterior. En el área anterior la densidad de canales es mayor. Los canales contactan con el margen subperiosteal en el juvenil (Fig. II 13C). Abundantes espacios de reabsorción son evidenciados en la región perimedular (Fig. II 13B). Las fibras de Sharpey se encuentran en prácticamente toda la corteza. La densidad de las fibras es media en las áreas medial y lateral, y baja en el área anterior (Fig. II 13B). Estas fibras tienen una, dos o más direcciones. Se observan entre 3 y 5 marcas de crecimiento en ambos ejemplares (Tabla II 2).

Acromion. La cavidad medular está formada por tejido trabecular en ambos ejemplares. El grosor de la corteza varía, siendo más amplia en el área dorsal (Fig. II 13E). La matriz es de tipo pseudolamelar con fibras paralelas al eje principal del acromion. Las lagunas de osteocitos tienen forma globosa y no poseen un patrón de distribución homogéneo, excepto en el área postero-ventral del adulto donde son alargadas y están orientadas oblicuamente respecto al margen subperiosteal (Fig. II 13F). Dichas lagunas coinciden con la presencia y orientación de fibras de Sharpey. La corteza está altamente vascularizada, presentando principalmente canales longitudinales. Mientras que la vascularización está concentrada en el área dorsal del juvenil, la misma se distribuye homogéneamente en toda la corteza del adulto. Los canales contactan con el margen subperiosteal en el ejemplar juvenil. Se observan espacios de reabsorción en la región perimedular. Estos espacios son más abundantes en el adulto. Se evidencian fibras de Sharpey que se extienden desde el margen subperiosteal a la región perimedular en toda la corteza. Dichas fibras poseen una o dos orientaciones según la región. La densidad de fibras es media en ambos ejemplares. El adulto posee una posible de marca de crecimiento y 2 el juvenil (Fig. II 13E; Tabla II 2).

II.2.3.3- Coracoides

La cavidad medular está formada por trabéculas óseas en ambos ejemplares. Mientras que el espesor de la corteza es relativamente homogéneo en el juvenil, la misma es claramente

más gruesa en el área ventral del adulto. La matriz es de tipo pseudolamelar con fibras mayormente paralelas al eje principal del coracoides en el adulto y mayormente concéntricas en el juvenil. Las lagunas de osteocitos tienen forma redondeada en el adulto y tanto redondeada como alargada en el juvenil. En ambos ejemplares, las lagunas no poseen un patrón de distribución definido. En la región perimedular del área dorsal del adulto se evidencia una delgada capa de tejido esponjoso compactado. Los canales vasculares son de tipo longitudinal y se encuentran principalmente en el área ventral. Dichos canales son más abundantes en el juvenil y están organizados en dos hileras, contactando con el margen subperiosteal (Fig. II 13G). Tal patrón de densidad y distribución de los canales no se observa en el adulto. Las fibras de Sharpey se observan en prácticamente toda la corteza del adulto y sólo en el área ventral del juvenil. La densidad de las fibras varía de media-alta a baja según la región. Las fibras tienen una o más direcciones según la región (Fig. II 13H). Se evidencian 2 posibles marcas de crecimiento en el juvenil (Fig. II 13G; Tabla II 2) y ninguna en el adulto.

II.2.3.4- Húmero

Metáfisis proximal. La corteza es delgada y encierra una cavidad medular que se extiende hacia las áreas lateral y medial y que contiene trabéculas óseas. La matriz ósea es de tipo pseudolamelar (Fig. II 13I y J). Si bien en algunas regiones se puede identificar la orientación de las fibras intrínsecas (ej. paralelas en el área dorsal, concéntricas en el área ventral), en otras regiones la corteza está invadida por fibras extrínsecas las cuales imposibilitan determinar la orientación de las primeras. Las lagunas de osteocitos varían en cuanto a su morfología, distribución espacial y densidad. En ciertas regiones las lagunas son paralelas a las fibras de Sharpey y oblicuas o perpendiculares al margen subperiosteal (Fig. II 13J). Ambos ejemplares tienen una vascularización reducida, compuesta mayormente por canales longitudinales. En el juvenil, algunos canales se encuentran levemente alineados entre sí y otros contactan con el margen subperiosteal (Fig. II 13I). Las fibras de Sharpey están presentes en toda la corteza, exhibiendo distintos patrones de orientaciones y densidades. Con respecto a la densidad, ésta varía entre baja (regiones de área dorsal del juvenil y adulto) y alta (área ventro-lateral, lateral y dorso-lateral del juvenil y en una región del área dorsal y ventral del adulto). La orientación de las fibras con respecto a la superficie subperiosteal del ejemplar adulto varía en las áreas dorso-lateral (32° - 50° , \bar{x} : 40°) y lateral (36° - 51° , \bar{x} : 42°). Por su parte, este parámetro también varía en las áreas medial y ventral (46° - 81° , \bar{x} : 66°), dorsal (75° - 89° , \bar{x} : 82°) y dorso-lateral (62° - 88° , \bar{x} : 72°) de juvenil. Por otro lado, las fibras poseen más de dos direcciones en regiones del área dorsal y ventral de ambos ejemplares. Mientras que en el adulto se identificó una marca de crecimiento, en el juvenil se evidenciaron 3 posibles marcas (Tabla II 2)

Diáfisis. La corteza es amplia y rodea a una estrecha cavidad medular (Tabla II 1), la cual está formada de hueso trabecular. El grosor de la corteza disminuye en el área dorsal. El tejido primario es de tipo pseudolamelar con fibras orientadas principalmente paralelas al eje mayor del hueso en la corteza interna y concéntricas en la externa. Dicho cambio en la orientación de las fibras intrínsecas es más notorio en el adulto. Particularmente, en la corteza externa del adulto también se observa un mayor grado de organización de las fibras, conformando un posible sistema fundamental externo. Las lagunas de osteocitos varían en cuanto a su morfología y distribución espacial. Estas lagunas son alargadas y paralelas a las fibras de Sharpey en algunas regiones. La vascularización consiste en canales longitudinales y radiales. La densidad de canales es mayor en el adulto, aunque la misma tiende a disminuir hacia la corteza externa. Por su parte, en el juvenil, los canales contactan con el margen subperiosteal (Fig. II 13L). Las fibras de Sharpey tienen una única dirección y poseen una densidad alta en el área ventral. Mientras que en el juvenil se reconocieron 3 posibles marcas de crecimiento, en del adulto se distinguen al menos 5 de éstas (Fig. II 13L y M; Tabla II 2).

Metáfisis distal. La cavidad medular está ocupada por hueso trabecular y representa la mayor parte de la sección transversal (Tabla II 1). La corteza es delgada, siendo más gruesa en el área dorsal. El tejido primario es de tipo lamelar con las fibras principalmente concéntricas respecto del eje principal del húmero. Mientras que la morfología y densidad de las lagunas de osteocitos es altamente variable en el adulto, estas son, en su mayoría, globosas en el juvenil. Los canales vasculares son longitudinales y se encuentran en el área dorsal (Fig. II 14A y B). Se distinguen abundantes fibras de Sharpey en el área dorsal, las cuales tienen más de dos direcciones en ambos ejemplares (Fig. II 14 A). Por su parte, el adulto también posee fibras con una orientación en las áreas ventral (58° - 90° \bar{x} : 77°) y ventrolateral (39° - 71° \bar{x} : 50°). Si bien en el juvenil no se identificaron marcas de crecimiento, en el adulto se evidencio una posible marca (Tabla II 2)

II.2.3.5- Ulna

La cavidad medular se encuentra expandida hacia las áreas lateral y medial. La matriz primaria es de tipo pseudolamelar con las fibras paralelas y concéntricas al eje principal de la ulna. El grado de organización de las fibras aumenta hacia la corteza externa del adulto. En el juvenil no se observa dicho patrón de organización. Las lagunas de osteocitos son globosas y están distribuidas homogéneamente, salvo en el área latero-ventral del juvenil, donde no poseen un patrón claro de distribución. Los escasos canales vasculares son de tipo longitudinal en el juvenil. Por su parte, el adulto tiene mayor densidad de canales, los

cuales son longitudinales y radiales. Los canales vasculares se encuentran sólo en el área medial del juvenil y en las áreas medial y dorsal del adulto. En el juvenil se observa un canal nutricio que atraviesa la corteza perpendicularmente, desde la cavidad medular hacia el margen subperiosteal (Fig. II 14C). Se aprecian espacios de reabsorción en las áreas lateral y medial del juvenil y en toda la región perimedular del adulto. Las fibras de Sharpey tienen una única dirección. La densidad de fibras es mayor en el área medial de ambos ejemplares (Fig. II 14C y D). Si bien en el adulto no se evidencian marcas de crecimiento, en el juvenil se distinguen 5 marcas (Tabla II 2). Las marcas se encuentran sólo en el área dorsal y poseen una distancia relativa variable.

II.2.3.6- Radio

La cavidad medular es reducida y está circundada por una corteza de espesor homogéneo en el juvenil (Tabla II 1). Dicho espesor es variable en el adulto, donde se aprecia un incremento en el mismo en el área dorsal. Si bien la cavidad medular del adulto está llena de trabéculas óseas, éstas no se observan en el juvenil. La matriz principal es de tipo pseudolamelar con fibras paralelas y concéntricas al eje principal del radio (Fig. II 14E y F). Las fibras de la matriz se encuentran más organizadas hacia la corteza externa del adulto. Las lagunas de osteocitos son principalmente globosas y están distribuidas de forma homogénea en el adulto y sin una distribución aparente en el juvenil. Dichas lagunas tienden a ser alargadas hacia la corteza externa del adulto. La corteza del juvenil es avascular, la misma posee canales longitudinales en el adulto. Se evidencian fibras de Sharpey en prácticamente toda la corteza. Las fibras penetran en una o más de una dirección según la región. La densidad de fibras extrínsecas en ambos ejemplares es baja. Hacia la corteza externa del adulto se evidencia un patrón diferente de organización de la matriz, el cual está separado del resto de la matriz por una línea de reabsorción. En esta región la densidad de lagunas de osteocitos es elevada; dichas lagunas son más grandes, globosas y se distribuyen de forma errática. Asimismo, las fibras intrínsecas se encuentran perpendiculares al margen subperiosteal en la región más interna y en la externa son circunferenciales a la superficie. Por último, la densidad de canales vasculares (algunos de los cuales están organizados en osteonas primarias) y de espacios de reabsorción es elevada (Fig. II 14F y G). Se contabilizaron 6 marcas de crecimiento en el juvenil y 4 en el adulto (Fig. II 14E; Tabla II 2).

II.2.3.7- Ilion

La cavidad medular está circundada por una corteza que posee un grosor homogéneo en el juvenil. Por su parte, el hueso cortical del adulto está más desarrollado en el área posterior del elemento. La matriz es de tipo pseudolamelar/lamelar con fibras principalmente

paralelas al eje mayor del ilion. En el adulto se observa que hacia la corteza externa la organización espacial de las fibras intrínsecas tiende a incrementarse y a orientarse de forma concéntrica al eje del elemento. Mientras que en el adulto las lagunas de osteocitos ostentan diversas formas y patrones de distribución, éstas son globosas y se distribuyen homogéneamente en el juvenil. Se aprecian canales vasculares longitudinales y radiales principalmente en el área posterior y medial del adulto, y en la región posterior del juvenil (Fig. II 14H e I). En el juvenil, algunos de los canales radiales contactan con el margen subperiosteal. Del mismo modo, los canales longitudinales presentes en este ejemplar se encuentran alineados entre sí formando una hilera concéntrica. Algunos canales longitudinales están organizados en osteonas primarias. Mientras que los espacios de reabsorción son escasos y se encuentran en la región perimedular del juvenil, los mismos son abundantes y se extienden hasta la corteza media en el adulto (Fig. II 14I). Se evidencian fibras de Sharpey en toda la circunferencia, las cuales tienen una o más direcciones principales (Fig. II 14H). Si bien la densidad de las fibras es constante en el juvenil (i.e., media), la misma varía en el adulto. Se identificaron 6 marcas de crecimiento en el juvenil, y entre 5 y 7 en el adulto (Fig. II 14I; Tabla II 2).

II.2.3.8- Isquion

La cavidad medular está desplazada hacia el área posterior, por lo que la corteza es más reducida en dicho sector. Si bien la matriz ósea que predomina en ambos ejemplares es de tipo pseudolamelar, ésta es pseudolamelar cruzada en algunas regiones de la corteza del juvenil. Las fibras intrínsecas son tanto paralelas como concéntricas según la región. Las lagunas de osteocitos son principalmente globosas. La corteza es prácticamente avascular, presentando escasos canales longitudinales. Mientras que los canales se encuentran en la corteza interna en el adulto, estos se extienden y contactan con el margen subperiosteal en el juvenil (Fig. II 14J y K). Se evidencian fibras de Sharpey principalmente en las áreas medial y lateral, las cuales penetran en una única dirección (Fig. II 14J y K). La densidad de las fibras varía entre baja y alta según la región. Se contabilizaron entre 4 y 5 marcas de crecimiento en el adulto y 3 marcas en el juvenil (Tabla II 2).

II.2.3.9- Pubis

La cavidad medular está formada por hueso trabecular y está circundada por una corteza, la cual es más reducida en el área posterior. La matriz es de tipo pseudolamelar con fibras orientadas de forma concéntrica (Fig. II 14L y M). En el adulto, se evidencia un aumento de la organización de las fibras hacia la corteza externa (Fig. II 14M). La morfología y el patrón de distribución de las lagunas de osteocitos varía en toda la corteza. Las áreas posterior y lateral del adulto poseen tejido secundario de tipo esponjoso compactado, el cual se

extiende y contacta con el margen subperiosteal (Fig. II 14M). Dicho tejido no se encuentra en el juvenil. La vascularización está dada mayormente por canales vasculares longitudinales. Los canales observados en el juvenil se encuentran alineados entre sí y algunos contactan con el margen subperiosteal (Fig. II 14L). Se distinguen pocos espacios de reabsorción en el adulto, los cuales se encuentran en las áreas anterior y medial. Se aprecian fibras de Sharpey en prácticamente toda la corteza, las cuales tienen una o varias direcciones según la región (Fig. II 14M). La densidad de estas fibras es altamente variable según la región (Fig. II 14L). En el juvenil se observa una marca de crecimiento. Por su parte, en el adulto se observan 2 posibles marcas en la corteza externa del área anterior (Tabla II 2).

II.2.3.10- Fémur

Metáfisis proximal. La cavidad medular está formada por hueso trabecular y está circundada por una corteza de espesor relativamente homogéneo. El tejido primario es de tipo pseudolamelar cuyas fibras son principalmente paralelas al eje principal del fémur, salvo en la corteza externa de algunas regiones donde son concéntricas. La morfología y el patrón de distribución de las lagunas de osteocitos es altamente variable. Esta variabilidad está más pronunciada en el adulto. En el adulto se distingue una gran proporción de tejido esponjoso compactado en toda la región perimedular, el cual se extiende hacia el margen subperiosteal en el área ventro-medial. Los canales vasculares son principalmente de tipo longitudinal. Se reconocen fibras de Sharpey en toda la corteza, las cuales varían en su densidad y orientación. Las fibras extrínsecas penetran tanto en una o varias direcciones (Fig. II 15A y B). En el adulto, las fibras que penetran en una dirección lo hacen en las áreas dorsal (59° - 90° , \bar{x} : 78°), dorso-medial (41° - 68° , \bar{x} : 55°) y ventral (67° - 89° , \bar{x} : 76°). Por su parte, en el juvenil las fibras poseen una orientación principal en las áreas dorso-lateral (68° - 79° , \bar{x} : 74°), ventral (38° - 78° , \bar{x} : 58°) y medial (54° - 67° , \bar{x} : 61°). Mientras que las fibras son continuas y cubren toda la corteza en el juvenil, estas se encuentran restringidas a parches en sectores puntuales en el adulto. La densidad de las fibras de Sharpey en ambos ejemplares varía considerablemente según la región. Se reconoce una marca de crecimiento en el juvenil y ninguna en el adulto (Tabla II 1).

Diáfisis. La cavidad medular está reducida y circundada por una corteza cuyo grosor es mayor en el área ventral (Tabla II 2). La cavidad medular está íntegramente rellena de trabéculas óseas. La matriz ósea es de tipo pseudolamelar. Las fibras están dispuestas mayormente paralelas al eje principal del fémur, salvo en la corteza externa del adulto donde las fibras son concéntricas y se encuentran más organizadas. Las lagunas de osteocitos son mayormente globosas. Se distinguen canales principalmente longitudinales

en el juvenil, en el adulto son tanto longitudinales como radiales (Fig. II 15C y D). La mayor densidad de canales se encuentra en el área ventral. Se evidencian espacios de reabsorción en la región perimedular del adulto. Las fibras de Sharpey se reconocen principalmente en el área ventral de ambos individuos. Estas fibras poseen una densidad media-baja y penetran en una única dirección. En el juvenil, se pueden distinguir 5 marcas de crecimiento, las cuales se encuentran en la corteza media (Fig. II 15C). Por su parte, en el adulto se observan 8 marcas (Tabla II 2). Las marcas de crecimiento en ambos ejemplares presentan una mayor distancia relativa en el área ventral. Las últimas cuatro marcas encontradas en el adulto están más próximas entre sí.

Metáfisis distal. La cavidad medular es amplia (Tabla II 1), está formada por hueso trabecular y está circundada por una delgada corteza de hueso compacto (Fig. II 15E y F). La matriz es de tipo lamelar en el juvenil (Fig. II 15E y F) y pseudolamelar en el adulto. Las lagunas de osteocitos varían en cuanto a su morfología en toda la sección transversal. El patrón de distribución de las mismas es errático en el adulto. En algunas regiones de la corteza del adulto las lagunas son alargadas y paralelas a las fibras de Sharpey (Fig. II 15H). Mientras que la corteza del juvenil es avascular, la misma posee canales longitudinales y radiales en el adulto (Fig. II 15H). Solo en el adulto se evidencian fibras de Sharpey, las cuales tienen una única dirección (Fig. II 15G) en las áreas dorsal (75° - 89° , \bar{x} : 82°), ventro-lateral (63° - 91° , \bar{x} : 81°). Por otro lado, en el área lateral, las fibras de Sharpey poseen al menos dos direcciones (Fig. II 15H). La densidad de éstas fibras varía de baja a alta. No se observan marcas de crecimiento en ninguno de los ejemplares.

II.2.3.11- Tibia

La cavidad medular está circundada por una corteza de grosor relativamente homogéneo y está formada por tejido trabecular. La matriz ósea es principalmente de tipo pseudolamelar/lamelar. Las fibras se orientan de forma paralela al eje mayor del elemento en el juvenil (Fig. II 15I). Por su parte, en el adulto las fibras son mayormente paralelas al eje principal de la tibia en la corteza media y externa y se hacen concéntricas en la corteza externa (Fig. II 15J). La morfología y la distribución espacial de las lagunas de osteocitos es variable en ambos ejemplares. Se observan pocos espacios de reabsorción en la corteza interna del adulto y ninguno en el juvenil. El tejido compacto del juvenil es prácticamente avascular, con algunos canales longitudinales en la región perimedular. Por su parte, el adulto exhibe un mayor grado de vascularización, con canales tanto radiales como longitudinales, los cuales poseen mayor densidad en las áreas ventral y lateral (Fig. II 15J). Si bien en este ejemplar la densidad de canales decrece hacia la corteza externa, se observan algunos canales radiales que contactan con el margen subperiosteal. Las fibras

de Sharpey se encuentran en parches en el adulto y contiguas en el juvenil. La densidad de las fibras varía de alta a media en el juvenil, y de baja a media en el adulto. Las fibras están orientadas en una única dirección. Se identificaron 6 marcas de crecimiento en el adulto y 2 en el juvenil (Tabla II 2).

II.2.3.12- Fíbula

La cavidad medular está revestida por tejido lamelar y está circundada por una corteza cuyo grosor es menor en el área dorsal. La matriz ósea es de tipo pseudolamelar/lamelar (Fig. II 15K y L). Mientras que las fibras son paralelas al eje mayor del hueso en el juvenil, estas son paralelas (corteza media) y concéntricas (corteza externa) en el adulto. Las lagunas de osteocitos presentan forma mayormente globosa. La corteza es avascular en el juvenil y en el adulto posee escasos canales longitudinales y radiales, los cuales contactan con el borde subperiosteal (Fig. II 15L). Se observan amplios espacios de reabsorción en la corteza media. Se distinguen fibras de Sharpey en prácticamente toda la circunferencia. La densidad de las fibras varía de media a baja según la región y tienen una única dirección. Se observaron 3 marcas de crecimiento en el juvenil y 10 en el adulto (Tabla II 2).

II.2.4- Osteohistología de *Yaminuechelys maior*

A continuación, se presentan las descripciones histológicas de los elementos postcraneales de los ejemplares analizados, MLP-14-9-23-1 (adulto) y MPEF-PV-599 (subadulto). Asimismo, en la tabla II 5 se presentan los resultados cuantitativos con relación a las tasas de crecimiento calculadas en el humero de MPEF-PV-599. Cabe aclarar que el fémur corresponde sólo a MPEF-PV-599 (subadulto)

II.2.4.1- Húmero

Diáfisis. La cavidad medular está invadida por trabéculas óseas en todos los ejemplares. Mientras que la corteza es estrecha en el área dorsal del adulto, su grosor es homogéneo en el subadulto. Dicho rasgo, sin embargo, no puede ser evaluado con certeza ya que el área ventral no está preservada en el subadulto. La matriz es de tipo pseudolamelar/lamelar en el adulto (Fig. II 16A), y pseudolamelar cruzado en el subadulto (Fig. II 16B). El grado de organización de las fibras intrínsecas es máximo en el área dorsal de ambos ejemplares. La forma y disposición espacial de las lagunas de osteocitos es muy variable en el subadulto. Por el contrario, las mismas son alargadas y están organizadas en el adulto. La densidad de los canales vasculares (de tipo longitudinal) es relativamente más alta en el subadulto (Fig. II 16C). Mientras que la distribución de los canales es homogénea en el subadulto, los mismos tienden a concentrarse más en la región perimedular del adulto. Por otro lado, sólo

en el área ventral de la corteza del adulto se evidencian canales de tipo radial, los cuales se extienden en todo el espesor de la corteza. Dichos canales están asociados a una gran densidad de fibras de Sharpey (Fig. II 16D). Se observan abundantes espacios de reabsorción, los cuales disminuyen de tamaño hacia la corteza externa (Fig. II 16A y C). Las fibras de Sharpey están densamente agrupadas en las áreas medial y dorsal del subadulto, y ventral del adulto. Estas fibras penetran la corteza en dirección oblicua. Pese a las alteraciones diagenéticas, se aprecian marcas de crecimiento en el área dorsal del subadulto y en la ventral del adulto (Fig. II 16C y D). A pesar de que estas alteraciones impiden una estimación segura, se identificaron al menos 44 marcas de crecimiento en el subadulto y 29 en el adulto. La distancia relativa entre las marcas disminuye hacia la corteza externa.

II.2.4.2- Fémur

Diáfisis. La cavidad medular está formada por hueso trabecular. El tejido primario es de tipo pseudolamelar cruzado (Fig. II 16E). Las lagunas de osteocitos son tanto globosas como alargadas y están organizadas. Los canales vasculares longitudinales poseen una distribución relativamente homogénea en toda la corteza (Fig. II 16E). Los espacios de reabsorción tienen una distribución más bien dispersa. Las fibras de Sharpey están embebidas en el área dorsal, las cuales penetran en más de una dirección. Se aprecian al menos seis marcas de crecimiento.

II.2.5- Osteohistología de *Yaminuechelys aff. maior*

A continuación, se presentan las descripciones histológicas del fémur del ejemplar adulto MAU-PV-PR-455

II.2.5.1- Fémur

Diáfisis. La corteza es amplia y encierra una región medular llena de trabéculas óseas. Dada la alteración diagenética, solo se preservó la corteza correspondiente al área dorsal del fémur (Fig. II 16F-H). La matriz muestra variaciones en cuanto a su organización fibrilar desde la región interna a la externa. En la primera se aprecia un tejido pseudolamelar cuyas fibras están orientadas principalmente de forma concéntrica al eje de la diáfisis (Fig. II 16H). Hacia la corteza media y externa, las fibras están orientadas en varias direcciones, aunque se observa cierta predominancia de fibras radiales (Fig. II 16F y G). Este último patrón de organización fibrilar se asemeja al de una matriz de tipo entretejida. La morfología y organización de las lagunas de osteocitos es altamente variable. Mientras que en la corteza interna las lagunas tienen forma mayormente alargada y están organizadas, las mismas

poseen forma globosa y exhiben un grado organización espacial muy bajo en la corteza media y externa (Fig. II 16G y H). La densidad de canales vasculares (longitudinales y radiales) es más elevada en la corteza media (Fig. II 16F). Se reconocen fibras de Sharpey, las cuales son subparalelas al eje mayor del hueso y oblicuas al margen subperiosteal. Se contabilizaron dos líneas de crecimiento detenido en la corteza interna. Se observan 2 posibles líneas de crecimiento en la corteza externa.

II.2.6- Osteohistología de *Chelonoidis gringorum*

A continuación, se presentan las descripciones histológicas del humero del ejemplar adulto (MPEF-PV-10920).

II.2.6.1- Húmero

Diáfisis. La sección revela la presencia de una amplia corteza de hueso compacto rodeando a una cavidad medular reducida, la cual está invadida por trabéculas óseas. El grosor de la corteza es mayor en el área ventral (Fig. II 16I). La corteza presenta tejido pseudolamelar/lamelar con fibras concéntricas. Se reconoce cartilago calcificado en la corteza interna del área ventral (Fig. II 16I y J). Las lagunas de osteocitos son principalmente globosas. En el área posterior las lagunas son más abundantes, de mayor tamaño relativo y están desorganizadas. La vascularización está dominada por canales vasculares longitudinales. La densidad de éstos tiende a reducirse hacia la corteza externa (Fig. II 16I). Algunos canales contactan con el margen subperiosteal. Se observa tejido esponjoso compactado en la región perimedular del área dorsal. Se reconocen espacios de reabsorción en toda la región perimedular. Las fibras de Sharpey están embebidas en el área posterior. Dichas fibras no contactan con el margen subperiosteal. Se identificaron 10 marcas de crecimiento.

II.3- UNIONES MUSCULARES Y FIBRAS DE SHARPEY

Como resultado de las observaciones osteohistológicas y para poder realizar comparaciones entre las especies de tortugas estudiadas, se determinaron categorías según diferentes patrones relacionados con la orientación, densidad y distribución de las fibras de Sharpey (Tabla II 6):

Patrones de orientación. Tipo I: fibras paralelas: en ángulo recto o agudo con respecto al margen subperióstico; tipo II: fibras en un patrón cruzado organizado, formando ángulos entre ellas en dos orientaciones principales; y tipo III: fibras en un patrón cruzado desorganizado, dispuestas en más de dos orientaciones.

Patrones de densidad. Tipo A: fibras separadas entre sí; tipo B: las fibras están densamente agrupadas, pero aún es posible diferenciar una de la otra; tipo C: las fibras están tan densamente agrupadas que no es posible diferenciar una de la otra.

Patrones de distribución. Continuas: las fibras se extienden a lo largo de todo el anclaje muscular; Parches: las fibras se encuentran en uno o más sectores estrechos y no se extienden en toda la unión muscular.

Para analizar el correlato entre la musculatura y los patrones presente en las fibras de Sharpey, se realizaron disecciones y se identificaron las zonas de unión de cada músculo relacionado con el movimiento del estilopodio y zeugopodio (Fig. 17). En esta sección se describe brevemente la región de unión (origen o inserción) de los músculos asociados a las metáfisis proximal y distal del húmero y fémur. Se destaca el tipo de anclaje que presenta cada músculo en las tres especies (tendinoso, carnoso o ambos) y el movimiento que realiza cada músculo. Con relación a las regiones de anclaje de los músculos se describe qué tipo de patrón (orientación, densidad o distribución) que presentan las fibras de Sharpey (Tabla II 6; Fig. II 18 y II 19).

II.3.1- Músculos anclados a la metáfisis proximal y distal del húmero

M. subescapularis. Se inserta de forma carnosa en el húmero, en la superficie dorsal del proceso lateral en las tres especies examinadas (Figs. II 17A, II 18A y E). Este músculo se describe como un poderoso abductor, pero probablemente también actúa como un protractor de la extremidad (Walker, 1973). Se evidenciaron fibras de Sharpey en la unión de este músculo en las tres especies estudiadas (Tabla II 6; Fig. II 18C y G).

M. latissimus dorsi + m. teres major. Estos músculos se insertan juntos mediante un tendón común en el húmero, en la superficie dorsal de la metáfisis proximal en los tres taxones (Figs. II 17A, II 18A y E). Son abductores y protractores del húmero. El *m. latissimus dorsi* también participa en la rotación anterior de la cintura escapular durante la protracción de la extremidad (Walker, 1973). En las tres especies se evidenciaron fibras de Sharpey en la unión de este músculo (Tabla II 6; Fig. II 18C y G).

M. deltoideus. Se inserta en el húmero, en la superficie dorsal de su proceso medial en las tres especies examinadas (Figs. II 17A, II 18A y E). En *Phrynops hilarii* y *Hydromedusa tectifera* este músculo tiene una inserción tendinosa, mientras que en *Chelonoidis chilensis* el tipo de inserción es carnosa. Este músculo es abductor y protractor del húmero, y probablemente juega un papel importante en la rotación anterior de toda la cintura escapular

durante la protracción de la extremidad (Walker, 1973). Se observaron fibras de Sharpey en la unión de este musculo en las tres especies (Tabla II 6; Fig. II 18C y G).

M. coracobrachialis brevis. La inserción carnosa de este músculo es más amplia en *Phrynops hilarii* y *Hydromedusa tectifera* y ocupa toda la fosa intertubercular del húmero; dicha inserción ocurre en la superficie ventral del proceso lateral del húmero en *Chelonoidis chilensis* (Fig. II 18B y C). Es un retractor y aductor menor del húmero, y además ayuda a fortalecer la cápsula de la articulación entre la cintura y el húmero (Walker, 1973). En la unión de este músculo, se observaron fibras de Sharpey en *Hydromedusa tectifera*. Por su parte, en *Chelonoidis chilensis* se observan fibras, pero la pertenencia a este musculo es incierta, ya que podrían estar vinculadas a la unión del *m. coracobrachialis brevis* o al *m. pectoralis* (Tabla II 6; Fig. II 18G).

M. coracobrachialis magnus. Este voluminoso musculo se inserta de forma carnosa en el húmero, en su proceso lateral en las tres especies estudiadas. Sin embargo se evidenciaron algunas variaciones. En *Phrynops hilarii* e *Hydromedusa tectifera*, su inserción se extiende a lo largo de la superficie ventral del proceso lateral del húmero. En *Chelonoidis chilensis* su inserción se extiende además sobre la superficie dorsal del proceso lateral (Figs. II 17C, II 18A, B, E y F). Este músculo actúa como un retractor del húmero y probablemente actúe como abductor del húmero (Walker, 1973). No se evidenciaron fibras de Sharpey en la unión del *m. coracobrachialis magnus* en ninguna de las especies.

M. pectoralis. Este músculo posee dos cuerpos que convergen en un tendón común que se inserta ventralmente en el húmero, en su metáfisis proximal. En *Phrynops hilarii* y *Hydromedusa tectifera*, este tendón se une al húmero, sólo distalmente a su proceso medial (Figs. II 17B, II 18B). En *Chelonoidis chilensis* la inserción es más amplia, ocupando parte de la superficie ventral y medial del proceso medial (Figs. II 17D, II 18F). Es un retractor y aductor del húmero y, probablemente, también juega un papel en la rotación posterior de la cintura (Walker, 1973). En la región de unión de este músculo, se observan fibras de Sharpey en las tres especies (Tabla II 6, Fig. II 18C y G).

M. triceps brachii. Se extiende a lo largo de todo el húmero, sobre su superficie dorsal. Consta de dos cuerpos principales. Un cuerpo profundo (cabeza humeral *sensu* Walker, 1973) y uno superficial (cabeza escapular *sensu* Walker, 1973). El primero se origina de forma carnosa en el húmero, en la porción proximal de la superficie dorsal. Se adhiere fuertemente a toda la superficie dorsal del húmero en las tres especies (Figs. II 17A, II 18A y E). Es el principal flexor del zeugopodio, pero su cabeza escapular también puede actuar

como protractor y abductor del húmero (Walker, 1973). En la metáfisis proximal de *Phrynops hilarii* y en *Hydromedusa tectifera* se evidencian fibras de Sharpey en relación a la unión de este músculo (Tabla II 6, Fig. II 18C). En *Chelonoidis chilensis* la sección de corte no involucra la región de unión del *m. triceps brachii*.

M. brachialis inferior. Este músculo tiene dos cabezas en *Phrynops hilarii* e *Hydromedusa tectifera*, cada una de las cuales se origina de forma carnosa en el humero, sobre su proceso lateral y medial y se extiende a lo largo del mismo (Figs. II 17B, II 18B). En *Chelonoidis chilensis* y en las tortugas marinas (Walker, 1973), este músculo se origina de la superficie ventral de la diáfisis del húmero (Fig. II 18F). Es un flexor del zeugopodio (Walker, 1973). Se evidenciaron fibras de Sharpey en la unión de este músculo en *Hydromedusa tectifera* y en *Chelonoidis chilensis* (Tabla II 6, Fig. II 18H). Por su parte, en *Phrynops hilarii* no se observaron fibras con relación a este músculo.

M. palmaris longus. En las tres especies estudiadas el origen de este músculo es a través de un tendón localizado en el epicóndilo cubital del húmero (Walker, 1973), próximo al origen de la *m. flexor radial* del carpo (Walker, 1973; Abdala et al. 2008; Fig. II 18B y F). Se observan fibras de Sharpey en el sector de unión de este músculo en *Phrynops hilarii* y en *Chelonoidis chilensis* (Tabla II 6; Fig. II 18 H).

M. flexor radial del carpo. El origen de este músculo es de tipo carnoso, ocurre en el húmero y varía según las especies. En *Phrynops hilarii* e *Hydromedusa tectifera* se origina en el húmero sobre su epicóndilo cubital, medial al origen del *m. palmaris longus*. En *Chelonoidis chilensis*, por su parte, se origina en el húmero, sobre el borde medial de su diáfisis (Fig. II 18B y F). Es un flexor de la extremidad anterior y del autopodio (Walker, 1973). Se observaron fibras de Sharpey en la región de unión de este músculo en *Phrynops hilarii* y en *Chelonoidis chilensis* (Tabla II 6; Fig. II 18D y H).

M. tractor radii. En *Phrynops hilarii* e *Hydromedusa tectifera* este músculo se origina en el húmero, de forma tendinosa, sobre la superficie medial y ventral de la metáfisis distal del mismo. Por su parte, en *Chelonoidis chilensis* se origina de forma carnosa en el húmero, extendiéndose hasta la superficie ventral de la diáfisis del mismo (Fig. II 18B y F). Este músculo actúa como un extensor del zeugopodio (Walker, 1973). No se evidenciaron fibras de Sharpey en el sitio de fijación del *m. tractor radii* en ninguna de las especies estudiadas.

II.3.2- Músculos anclados a la metáfisis proximal y distal del fémur

M. femorotibialis. El origen de este músculo está dividido en tres cuerpos (medial, interno y externo) los cuales se unen y conforman el tendón patelar (Walker, 1973). La porción medial se origina y cubre la superficie dorsal del fémur, la porción interna se origina en el margen distal del trocánter menor y de la superficie dorso-ventral del fémur, y la porción externa se origina del margen distal del trocánter mayor y de la superficie antero-ventral del fémur. Entre la porción media y externa se encuentra la inserción del *m. iliofemoralis*, y entre la porción media y la interna se encuentra la inserción del *m. puboischiofemoralis internus* (Figs. II 17E-G, II 19A, B, E, F). En *Chelonoidis chilensis* la separación de las tres porciones es mucho más clara que en *Phrynops hilarii* e *Hydromedusa tectifera*. En *Chelonoidis chilensis* cada cuerpo se origina a treves de un tendón. En cambio, las otras dos especies sólo el cuerpo medial presenta un tendón, y las dos cabezas restantes poseen orígenes carnosos. En la unión de este músculo, se observan fibras Sharpey en las tres especies (Tabla II 6, Fig. II 19C, D, G, H).

M. iliofemoralis. La inserción de este músculo ocurre en el fémur, sobre la superficie dorsal del trocánter mayor (Walker, 1973). En *Chelonoidis chilensis* la zona de inserción es más extensa que en *Hydromedusa tectifera* y *Phrynops hilarii* (Figs. II 17E-G; II 19A y E). En las tres especies, dicha inserción es en parte tendinosa (hacia el margen lateral) y en parte carnososa. Este músculo es un abductor y protractor del fémur (Walker, 1973). Se evidencian fibras de Sharpey en el sitio de fijación de este músculo en las tres especies (Tabla II 6, Fig. II 19C y G).

M. puboischiofemoralis internus. El músculo posee dos cuerpos que se unen y poseen una inserción común en el fémur, en la superficie dorsal del trocánter menor y en parte de la superficie dorsal de la metáfisis proximal (Fig. II 17G). La unión de este músculo es tendinosa en las especies acuáticas y es tanto tendinosa como carnososa en *Chelonoidis chilensis*. La extensión de la zona de unión de este músculo es reducida en las especies acuáticas aquí estudiadas en comparación con *Chelonoidis chilensis* (Fig. II 19A y E). Dicho músculo actúa como protractor del fémur, pero también actúa como abductor de la extremidad (Walker, 1973). En relación con el anclaje de este músculo, se evidenciaron fibras Sharpey en las tres especies analizadas (Tabla II 6, Fig. II 19 C y G).

M. puboichiofemoralis externus. En las tres especies este músculo posee dos cuerpos (anterior y posterior), los cuales se unen y se insertan de forma carnososa en el trocánter menor (Fig. II 19 A, B, F). En *Chelonoidis chilensis* la inserción de este músculo ocurre en el

fémur, en la superficie ventral y en el margen proximal del trocánter (Fig. II 17H). En las especies acuáticas aquí estudiadas, la inserción se da en la región proximal del trocánter menor, en su superficie ventral y dorsal. Este músculo se extiende y corre paralelo a la inserción del *m. puboischiofemoralis internus* (Walker, 1973). Este músculo actúa principalmente como un aductor del fémur, probablemente también actúa como protractor de las extremidades (Walker, 1973). Con relación a la unión de este músculo, se observaron fibras de Sharpey en *Phrynops hilarii* y en *Hydromedusa tectifera* (Tabla II 6, Fig. II 19C). En el caso de *Chelonoidis chilensis*, la sección de corte no involucra la inserción de este músculo.

M. caudi-iliofemoralis. Este músculo se inserta de forma carnosa en el fémur, en el trocánter mayor (Fig. II 17H). En el caso de las especies acuáticas analizadas se extiende además ventralmente hasta la metáfisis del fémur (Fig. II 19B y F). Con relación al anclaje de este músculo, sólo se observaron fibras en *Phrynops hilarii* (Tabla II 6, Fig. II 19C). En *Chelonoidis chilensis*, la sección de corte no involucra la inserción de este músculo.

M. ischiotrocantericus. Mientras que la inserción de este músculo se concentra únicamente en la fosa intertrocantérica en el caso de *Chelonoidis chilensis*, en las especies acuáticas su inserción se extiende hacia la metáfisis proximal del fémur (Figs. II 17H, II 19B y F). En todos los casos su inserción es de tipo carnosa. Este músculo actúa como un retractor del fémur (Walker, 1973). En relación al sitio de unión de este músculo no se observaron fibras en *Phrynops hilarii* ni en *Hydromedusa tectifera*. En el caso de *Chelonoidis chilensis*, la sección de corte no involucra la unión de este músculo (Tabla II 6).

M. adductor femoris. Este músculo se inserta de forma carnosa en el fémur, en su superficie ventral, su inserción se extiende desde la región más distal del trocánter mayor hasta el tercio proximal de la diáfisis del fémur. Su inserción se encuentra entre los cuerpos interno y externo del *m. femorotibialis* (Fig. II 17F y H). Este músculo actúa como aductor y retractor del fémur (Walker, 1973). En relación a la zona de anclaje de este músculo, sólo se observan fibras de Sharpey en *Chelonoidis chilensis* (Tabla II 6, Fig. II 19G). Por su parte, en las especies acuáticas, la sección transversal no involucró la unión de este músculo

M. gastrocnemio. Este músculo se origina en el fémur, sobre la superficie lateral de su metáfisis y epifisis distal (Fig. II 19B y F). Su origen es carnoso y tendinoso. Este músculo actúa como flexor del zeugopodio. En su zona de fijación se observaron fibras de Sharpey en *Phrynops hilarii* y en *Chelonoidis chilensis*, mientras que en *Hydromedusa tectifera* no se observaron fibras (Tabla II 6; Fig. II 19D y H).

II.4- DISCUSIÓN

Como resultado de los análisis osteohistológico y microanatómico realizados en este capítulo, se obtuvieron datos tanto cualitativos (p.ej., caracterización de la matriz) como cuantitativos (p.ej., porcentaje ocupado por la cavidad medular), los cuales serán a continuación discutidos en función de los distintos objetivos e hipótesis de la tesis. Dado que el muestreo involucra un ejemplar juvenil y adulto de cada especie, se discutirán las tendencias generales observadas.

II.4.1- Variación microanatómica y osteohistológica

Como fue mencionado anteriormente (Capítulo I), la forma en la que distintos parámetros histológicos varían en un organismo representan una importante fuente de información relacionada a su historia de vida, hábitos locomotores y ecología. El análisis osteohistológico de las tres especies de tortugas aquí realizado evidencia variaciones en relación a su microanatomía y osteohistología. Estas variaciones, en algunos casos, se observaron a nivel interelemental, ontogenéticos y/o interespecíficos. Se discuten, a continuación, los parámetros histológicos que exhibieron importantes variaciones en la muestra analizada.

Como se mencionó en el Capítulo I, la microanatomía tiene en cuenta el grado de porosidad (hueso esponjoso o hueso compacto) y la organización de los tejidos en la región medular y en la corteza. La región medular posee diferentes patrones de organización microanatómica (p.ej., libres o invadidas por trabéculas; Francillon-Vieillot et al., 1991). En las tortugas analizadas se observaron, al menos tres patrones microanatómicos (PM) bien diferenciados, los cuales se caracterizan por poseer: 1- cavidad medular abierta revestida por tejido lamelar (i.e., baja densidad general de espacios intertrabeculares), 2- escasas trabéculas internas rodeadas de abundantes espacios intertrabeculares (i.e., espacios intertrabeculares concentrados en la región perimedular), y 3- trabéculas óseas sin espacios de reabsorción en la región perimedular (i.e., alta densidad de espacios intertrabeculares distribuidos de forma homogénea). Si bien se observaron algunas excepciones (16 secciones delgadas), la ocurrencia de los distintos tipos de organización de la región medular no parece estar vinculados a cambios ontogenéticos ni a variaciones interespecíficas. Por el contrario, las diferencias microanatómicas parecen estar más relacionadas con variaciones interelementales. En general el porcentaje que ocupa la cavidad medular no presenta diferencias entre los estadios ontogenéticos en las tres especies (13 de 14 huesos de *Phrynops hilarii* y *Chelonoidis chilensis* y 15 de 17 huesos de

Hydromedusa tectifera exhibieron porcentajes similares en adulto y en juvenil; Tabla II 1). El mayor o menor desarrollo de la región medular en los huesos del estilopodio y zeugopodio podría estar relacionado con una mayor resistencia mecánica del hueso (p.ej., Francillon-Vieillot et al., 1990b). En las tres especies, la fíbula es uno de los elementos con menor porcentaje de expansión de la región medular, y en general tanto el húmero como el fémur registran también bajos porcentajes. Estos datos coinciden con los reportados en lepidosaurios, los cuales poseen poca expansión medular en la fíbula (p.ej., de Buffrénil y Castanet, 2000). A nivel del miembro anterior, en el zeugopodio, el menor porcentaje se registró en el radio en *Phrynops hilarii* y *Chelonoidis chilensis*, pero en *Hydromedusa tectifera* se detectó en la ulna (Tabla II 1). Sólo en algunos casos, donde sí se observaron variaciones ontogenéticas, se identificó que el porcentaje ocupado por la región medular y el patrón microanatómico exhibido parecen estar correlacionados. Algunos huesos evidenciaron patrones PM 1 en los juveniles y PM 2 o PM 3 en los adultos (p.ej., tibia, fíbula, coracoides, diáfisis del húmero de *Phrynops hilarii*; diáfisis del húmero de *Hydromedusa tectifera*). Dicho cambio en la organización también se vio acompañado de un aumento en el porcentaje ocupado por la región medular (Tabla II 1). Lo opuesto se observó en la ulna de *Phrynops hilarii* que posee el PM 3 en el juvenil y el PM 1 en el adulto y el porcentaje de la cavidad medular es más alto en el juvenil. Por otro lado, el acromion y coracoides de *Hydromedusa tectifera* y el acromion, tibia y diáfisis del húmero de *Chelonoidis chilensis* poseen un cambio en la organización de la región medular a lo largo de la ontogenia (PM 1 en los juveniles y PM 3 en los adultos) pero el porcentaje de la cavidad medular no disminuye en el adulto (Tabla II 1). Como fue mencionado anteriormente, en la mayoría de los elementos analizados no se observaron variaciones a lo largo de la ontogenia, ya que la identificación del PM 1 (p.ej., en fíbula, tibia, ulna y diáfisis de fémur de *Hydromedusa tectifera*) o del PM 3 (p.ej., ilion, isquion, pubis, séptima vértebra cervical, metáfisis proximal y distal de fémur y húmero de las tres especies) están presentes en ambos estadios ontogenéticos. Si bien se establece que a medida que aumenta el tamaño de un elemento óseo (en longitud y grosor), aumenta el porcentaje de hueso esponjoso (presencia de trabéculas óseas) (p.ej., *Malacochersus tornieri*, *Astrochelys radiata*, *Pseudemys scripta*, *Mauremys japónica*, *Kinosternon leucostomum*, *Hydromedusa tectifera*, *Dermochelys coriácea*, *Stigmochelys pardalis*, Nakajima et al., 2014; Botha y Botha, 2019; Scheyer y Sander, 2007), en los ejemplares analizados observamos que no siempre se respeta dicho patrón a lo largo de la ontogenia. Asimismo, trabajos previos donde se analiza la relación existente entre la compactación de los huesos y los estilos de vida, se ha reportado la presencia de un mayor grado de tejido esponjoso en numerosos grupos vertebrados acuáticos (aunque dicho patrón también fue evidenciado en tortugas terrestres; de Buffrénil y Schoevaert, 1988; Germain y Laurin, 2005; Kriloff et al., 2008; Nakajima et al., 2014;

Botha y Botha, 2019). En 8 huesos (p.ej., ulna, tibia, diáfisis de fémur y húmero) de los ejemplares de *Chelonoidis chilensis*, se observó el mismo patrón microanatómico (i.e., PM 3) que en los mismos huesos de las especies acuáticas (*Phrynops hilarii* y *Hydromedusa tectifera*). En la realización de muestreos que incluyan un mayor número de ejemplares (n), se podrá evaluar si estas variaciones son realmente significativas o simplemente corresponden a variaciones individuales.

En relación a la corteza, como se mencionó en el Capítulo I, características del tejido primario tales como la organización de las fibras intrínsecas y grado de vascularización nos brindan información sobre la historia de vida de cada individuo (tasas de crecimiento, estimación de la edad, etc.). La organización de la matriz primaria (fibras intrínsecas) es de tipo pseudolamelar/lamelar en prácticamente todas las secciones transversales de las tres especies de tortugas estudiadas. Asimismo, en 3 huesos de distintos ejemplares, se observó tejido pseudolamelar cruzado (fibras paralelas y concéntricas al eje principal del hueso; p.ej., isquion del adulto de *Chelonoidis chilensis* y en la metáfisis proximal del fémur del adulto de *Phrynops hilarii*). Además, se evidenciaron variaciones respecto a la orientación y organización de las fibras intrínsecas según los estadios ontogenéticos analizados. En huesos apendiculares de las tres especies estudiadas, como la tibia, fíbula, pubis y diáfisis de fémur, las fibras son paralelas en los juveniles y concéntricas en los adultos.

La matriz pseudolamelar es característica de los huesos largos de tortugas (Suzuki, 1963; Chinsamy y Valenzuela, 2008; Montes et al., 2010; Bhat et al., 2019; Botha y Botha, 2019), aunque existen reportes de hueso entretejido o fibrolamelar en estadios ontogenéticos tempranos de *Chersina angulata* y *Stigmochelys pardalis* (Horner et al., 2001; Bhat et al., 2019; Botha y Botha, 2019), probablemente vinculado a periodos de crecimiento rápido en las primeras etapas del desarrollo. En el caso de los ejemplares actuales estudiados en esta tesis, no se evidenció la presencia de dicho tejido en ninguno de los estadios ontogenéticos. Si bien el crecimiento de los huesos analizados a lo largo de la ontogenia para las tres especies es en general lento, interpretado por su microestructura, se observaron cambios cuantitativos en las tasas de crecimiento calculadas en los miembros anterior y posterior (ver más adelante).

En cuanto a la vascularización, los canales vasculares primarios longitudinales son los que predominan en las tres especies. Respecto a dichos canales, éstos se encuentran alineados formando una o dos hileras concéntricas o radiales en algunos huesos de la cintura escapular (p.ej., escápula del juvenil de *Phrynops hilarii*), pélvica (p.ej., ilion del juvenil *Chelonoidis chilensis*) y estilopodio (metáfisis proximal del húmero del juvenil de *Chelonoidis chilensis*). La organización de canales vasculares en hileras concéntricas se observó en cocodrilos, tanto en esta tesis, como en aquellos estudiados por otros autores

(p.ej., *Alligator mississippiensis*; Klein et al., 2009), así como en otros taxones de tortugas (*Stigmochelys pardalis*; Botha y Botha, 2019) y en dinosaurios no avianos (p.ej., *Plateosaurus engelhardti*; Klein y Sander, 2007). También se observó, aunque en menor medida (20 huesos), la presencia de canales vasculares radiales. De acuerdo con lo observado, la presencia de canales radiales en los individuos estudiados podría estar vinculada a un aumento de la tasa de crecimiento o a la presencia de uniones musculares (i.e., presencia de fibras de Sharpey; de Margerie et al., 2004; Stein et al., 2013; Botha y Botha, 2019). En el caso particular de las muestras aquí estudiadas, la mayor densidad de canales radiales estaría relacionada a la presencia de fibras de Sharpey.

Los canales vasculares organizados en osteonas primarias fueron observados en muy pocas secciones (solo 8), siendo más común la presencia de canales simples. Las osteonas primarias están orientadas longitudinalmente y se distribuyen de forma aleatoria en la corteza interna (p.ej., escápula y pubis del adulto de *Chelonoidis chilensis*, metáfisis proximal y distal del húmero del adulto de *Hydromedusa tectifera*). La presencia de osteonas primarias se reportó en otros taxones de tortugas (*Podocnemis expansa*, Chinsamy y Valenzuela, 2008; *Chersina angulata*, Bhat et al., 2019; *Stigmochelys pardalis*, Botha y Botha, 2019). Se ha establecido que un tejido en donde la vascularización está dominada por osteonas primarias presenta en general una tasa de formación más rápida que uno con canales simples (Chinsamy-Turan, 2005). Esto último es congruente con el hecho de que éstas se observaron en la corteza interna de los ejemplares adultos aquí analizados (i.e., ciclos de crecimiento depositados en estadios subadultos). Asimismo, las osteonas primarias han sido reportadas en juveniles de *Chersina angulata* (Bhat et al., 2019).

Con respecto a los tejidos secundarios, estos son escasos y están representados solamente por tejido esponjoso compactado y osteonas secundarias. Solo se encontró tejido esponjoso compactado en algunos huesos de las tres especies (p.ej., la séptima vértebra cervical del juvenil y el adulto de *Phrynops hilarii*, en el isquion y metáfisis proximal del fémur del adulto de *Hydromedusa tectifera*, en el coracoides y en la metáfisis distal del húmero del adulto de *Chelonoidis chilensis* y en la séptima vértebra cervical del juvenil de *Chelonoidis chilensis*). Este tejido secundario fue observado también en el húmero, fémur y tibia de otras tortugas como *Chersina angulata* (Bhat et al., 2019). En el caso de las osteonas secundarias, se observaron en la corteza interna de muy pocas muestras (coracoides del adulto de *Chelonoidis chilensis* y pubis del adulto de *Hydromedusa tectifera*). Este tipo de osteonas han sido también reportadas en otras especies de tortugas (Chinsamy y Valenzuela, 2008; Bhat et al., 2019; Botha y Botha, 2019). La escasez de tejidos secundarios en tortugas indicaría que en estos grupos la reabsorción y remodelación no son frecuentes en los huesos postcraneales.

En la estimación de la edad de cada individuo identificando y contando las marcas de crecimiento evidenciadas en la corteza. Dicho parámetro histológico también presentó variación a nivel intraesquelético. Las marcas de crecimiento que predominan son las líneas de crecimiento detenido (sólo en el húmero del adulto de *Chelonoidis chilensis* se observan además algunos annuli). Dependiendo de la especie, el estadio ontogenético y el elemento óseo, la cantidad de marcas de crecimiento reconocibles (las cuales no siempre se preservan en toda su extensión) es altamente variable (Tabla II 2). Los elementos óseos del esqueleto apendicular registran mayor cantidad de marcas de crecimiento. Dentro del esqueleto apendicular, salvo algunas excepciones (p.ej., húmero del juvenil de *Hydromedusa tectifera*, radio del adulto de *Phrynops hilarii*, Tabla II 2), las secciones realizadas en las diáfisis de los elementos del estilopodio y zeugopodio son las que mejor registro preservaron. Esto concuerda con lo reportado en estudios previos en tortugas, donde además se observa que, en algunos casos, el zeugopodio presenta un mejor registro de marcas de crecimiento (p.ej., Bhat et al., 2019). Asimismo, se observa un mayor porcentaje de marcas completas en los huesos del estilopodio y zeugopodio, por lo cual éstos serían los más apropiados para realizar estimación de edad es las especies analizadas (Tabla II 2). A nivel de las metáfisis de los huesos del estilopodio, se evidencian pocas marcas o ninguna, lo mismo que en las vértebras cervicales (séptima vértebra). En el caso de los huesos de las cinturas estudiados, algunos poseen mejor registro de marcas de crecimiento que otros, dependiendo de la especie y del individuo. Sólo en *Chelonoidis chilensis* se observaron elementos de la cintura pélvica con un buen registro de marcas. En cuanto a la cintura pectoral, en ninguna de las tres especies se reconoce un patrón claro en cuanto a elementos que preservan un mayor número de marcas de crecimiento, siendo este parámetro muy variable (en la tabla II 2 se muestran en orden decreciente los huesos y marcas de crecimiento registrado por individuo). Al evaluar la presencia de un patrón ontogenético, se puede observar que, en los ejemplares juveniles de las especies acuáticas, todos o la mayoría de los elementos del zeugopodio (p.ej., la fíbula, la tibia y el radio) poseen mayores registros de marcas de crecimiento. Por su parte, en los adultos de dichas especies, se observa un número importante de marcas en el estilopodio y en algunos elementos del zeugopodio. Particularmente, en el caso de *Phrynops hilarii*, la ulna y la hoja escapular de ambos estadios ontogenéticos reportan la mayor cantidad de marcas. En el caso de *Chelonoidis chilensis*, el ilion y la diáfisis del fémur poseen uno de los mayores registros de marcas de crecimiento tanto en el juvenil como en el adulto (Tabla II 2). Finalmente, los huesos que poseen mayores registros de marcas de crecimiento y en los cuales un 50% o más de dichas marcas están completas (i.e., se identifican alrededor de toda la circunferencia) fueron: fíbula, hoja escapular y tibia del juvenil de *Phrynops hilarii*; diáfisis del húmero del adulto de *Phrynops hilarii*; tibia y fíbula del juvenil de *Hydromedusa*

tectifera; diáfisis del húmero del adulto de *Hydromedusa tectifera*; y fíbula en el juvenil *Chelonoidis chilensis*. Por su parte, el adulto de *Chelonoidis chilensis* no posee marcas completas en las secciones de ningún hueso analizado (Tabla II 2). Por lo tanto, se evidenciaría que la fíbula de los juveniles de las tres especies, y la diáfisis del húmero de las especies acuáticas son los elementos con mejor registro de marcas de crecimiento, de las cuales un 50% o más están completas. Con respecto a la porción no visible de las marcas de crecimiento, se observaron algunos elementos, en los cuales dicha porción es sólo de un 25%, por lo que, el error al dibujar la marca completa es mínimo (no son visibles sólo en uno de los cuadrantes) (p.ej., radio del juvenil de *Phrynops hilarii*, acromion del adulto de *Hydromedusa tectifera*; fíbula del juvenil de *Chelonoidis chilensis*; Tabla II 2).

En relación a la expansión de la cavidad medular y la preservación de las marcas de crecimiento en la corteza, se considera que ambas variables están inversamente relacionadas (p.ej., de Buffrénil y Castanet, 2000; Ehret, 2004). Dicha correlación inversa es congruente con los resultados aquí estudiados. Las metáfisis del húmero y del fémur y el pedúnculo del arco neural de la séptima vértebra cervical en ambos estadios ontogenéticos de las tres especies, suelen tener las cavidades medulares más amplias y los registros más bajos de marcas de crecimiento, las cuales a su vez se encuentran incompletas (Tablas II 1 y 2). La fíbula y tibia de los juveniles de las especies acuáticas poseen bajo porcentaje de expansión de la región medular y buenos registros de marcas de crecimiento. En los adultos de las especies acuáticas, la diáfisis del húmero y del fémur poseen un bajo porcentaje de expansión medular (más bajo en el fémur) y un buen registro de marcas de crecimiento (más alto en el húmero). En el juvenil de *Chelonoidis chilensis*, el radio y la diáfisis del fémur poseen un buen registro de marcas de crecimiento y poca expansión de la región medular. En el adulto de la especie terrestre la fíbula y diáfisis del fémur poseen poca expansión medular y un buen registro de marcas de crecimiento. En el caso de *Chelonoidis chilensis* tanto en el juvenil como en el adulto, los iliones poseen un buen registro de marcas de crecimiento (Tabla II 1 y 2). Estos resultados son concordantes con los reportados para la tortuga terrestre *Gopherus polyphemus* (Ehret, 2004).

En las tortugas aquí analizadas, se observó que en términos generales la expansión de la región medular, y la consecuente reabsorción de marcas de crecimiento, no son elevadas. Esto afecta positivamente cualquier estimación de edad realizada mediante retrocálculo de marcas de crecimiento en los ejemplares adultos, dado que la pérdida de éstas últimas es mínima. De todas formas, al calcular los diámetros de las marcas de crecimiento se observó que mayormente el diámetro de la última marca de crecimiento, o de la superficie del hueso de los juveniles, coincide con el diámetro de las primeras marcas de crecimiento de los adultos. De esta forma, tal como se indicó en la sección metodológica, las edades absolutas de los individuos pudieron ser estimadas mediante el método de

retrocalculación basado en la superposición de secciones delgadas. Para el caso del ejemplar adulto de *Phrynops hilarii*, se pudo estimar una edad entre 19 y 26 años, basada en las marcas de crecimiento de la fíbula y ulna, respectivamente. En el caso del ejemplar adulto de *Hydromedusa tectifera*, se estimó una edad entre 11 y 19 años, considerando las marcas de la fíbula y húmero, respectivamente. En el caso del ejemplar adulto de *Chelonoidis chilensis*, se estimó una edad entre 10 y 16 años, basada en las marcas de radio y fíbula, respectivamente (Tabla II 3).

En síntesis, el análisis respecto de las variaciones microanatómicas y microestructurales de las tres especies de tortugas estudiadas, es consistente con datos previamente reportados para otras tortugas. De todas formas, cabe resaltar la existencia de algunos resultados novedosos. En relación con la microanatomía, se evidenció que la organización del tejido óseo en la región medular es variable, pudiendo exhibir hasta tres patrones estructurales diferentes. Asimismo, a diferencia de lo esperado (p.ej., Nakajima et al., 2014; Botha y Botha, 2019), no siempre se observó un aumento del tejido esponjoso a lo largo de la ontogenia. Este resultado podría estar indicando que la organización de la microestructura estaría más vinculada al tipo de hueso y el crecimiento del mismo, y no a variaciones ontogenéticas. Por otro lado, en cuanto a la microestructura ósea, no se evidenció hueso entretejido en los primeros estadios del desarrollo en ninguna de las especies estudiadas. Dicho patrón no coincide con el observado en otras especies de tortugas (p.ej., Botha y Botha, 2019). Para poder profundizar este punto es necesario realizar estudios con más estadios ontogenéticos y más individuos por especie para evaluar si estas observaciones fueron estocásticas o representan un patrón particular de estas especies. Acerca de la esqueletocronología, se observó que, si bien varios elementos del postcráneo resultaron ser buenos indicadores para establecer las edades mínimas, estos no fueron los mismos en todas las especies, ni en todos los estadios ontogenéticos. Sin embargo, los huesos del estilopodio y zeugopodio fueron los que mejores resultados arrojaron en todos los casos. Este tipo de estudio (i.e., análisis esqueletocronológico en numerosos huesos de un mismo individuo) ha sido poco abordado en tortugas, por lo que es importante continuar con este nivel de análisis (aumentando el n por especie), y de esta forma determinar que huesos son más informativos en las tortugas, ajustar las estimaciones de edad y tal vez poder construir curvas de crecimiento ajustadas por especie.

II.4.2- Dinámica de crecimiento

Las especies de tortugas actuales presentan una gran diversidad de morfologías y tamaños corporales; sin embargo, salvo *Dermochelys coriacea*, el resto de las especies poseen un crecimiento relativamente lento (Enlow, 1962; Rhodin, 1985). Como fue

mencionado, el análisis de las tasas de crecimiento absolutas y relativas es una fuente de información importante para realizar inferencias e interpretaciones relacionadas a la historia de vida de un individuo. Asimismo, este tipo de análisis nos permite identificar posibles alometrías en el crecimiento del esqueleto postcraneal de distintas especies (p.ej., crecimiento diferencial entre elementos óseos como el húmero y el fémur, etc.).

La presencia de tejido pseudolamelar/lamelar, en ambos estadios ontogenéticos de las tres especies estudiadas evidencia una tasa de crecimiento relativa baja (según la regla de Amprino, ver Capítulo I). Sin embargo, las alternancias en la organización de las fibras intrínsecas, en la densidad de canales vasculares y en la distancia relativa entre las marcas de crecimiento, evidencian variaciones intraelementales, ontogenéticas e interespecíficas.

En elementos del zeugopodio, cintura pectoral y vértebra cervical se infirieron tasas de crecimiento relativamente más bajas que en el resto del esqueleto, dado su bajo grado de vascularización. Por otro lado, se interpreta que existen diferencias en las tasas de crecimiento en los elementos del estilopodio. Las tortugas desarrollan diversos hábitos locomotores, los cuales, en algunos casos, influyen en el desarrollo del esqueleto. Las formas de agua dulce ejercen mayor propulsión con los miembros posteriores, y poseen el fémur y húmero de longitudes similares (p.ej., relación húmero / fémur = 0,95 en *Trachemys scripta elegans*; Walker, 1973). Por el contrario, las formas terrestres, utilizan las patas delanteras para excavar, y su fémur es significativamente más corto que el húmero (relación fémur / húmero = 0,78 en *Gopherus*) (Walker, 1973). A diferencia de *Chelonoidis chilensis*, el fémur de las especies de agua dulce aquí estudiadas (*Phrynops hilarii* e *Hydromedusa tectifera*) es más largo que el húmero, y esta relación se mantiene a lo largo de la ontogenia. La relación entre la longitud del fémur / longitud húmero en *Phrynops hilarii* es de 1.16 en el adulto y 1.22 en el juvenil, en *Hydromedusa tectifera* es de 1.13 en el adulto y 1 en el juvenil, y en *Chelonoidis chilensis* es de 0.95 en el adulto y 0.86 en el juvenil (Tabla I 2). Este mayor crecimiento del fémur respecto al húmero en las especies de agua dulce se ve reflejado en sus tasas de crecimiento, tanto en los valores nominales (en mm) como porcentuales (Tabla II 4). Esta variación en las tasas de crecimiento de los huesos del estilopodio estaría directamente vinculada al tamaño relativo de éstos (i.e, el hueso más grande crece a mayor velocidad). El hecho de que huesos de mayor tamaño tengan mayores tasas de crecimiento ha sido también reportado en otros vertebrados (p.ej., Woodward et al., 2014). Por otro lado, al comparar las tasas de crecimiento anuales porcentuales y nominales se evidencia que huesos como la fíbula y el radio, pese de tener bajas tasas de depositación ósea anual, alcanzarían antes su tamaño final. Elementos de mayor diámetro como el fémur y húmero mostrarían un patrón inverso (Tabla II 4). Estas variaciones de las tasas de crecimiento porcentuales y nominales podrían mostrar un crecimiento alométrico entre los elementos del estilopodio y zeugopodio.



A lo largo del desarrollo, los vertebrados poseen diferentes tasas de crecimiento, las cuales, en general, son primero más elevadas y luego decrecen en los sucesivos estadios ontogenéticos. Sin embargo, los valores máximos y mínimos de tasas de crecimiento absolutas calculados no siempre respondieron a dicho patrón. En el caso del *Phrynops hilarii* y de *Chelonoidis chilensis* se evidenció que los valores mínimos de las tasas de crecimiento del radio fueron menores en el juvenil que en el adulto (p.ej., 0,034 mm/año en el juvenil y 0,042 mm/año en el adulto de *Phrynops hilarii*; Tabla II 4). Contrariamente, las tasas de crecimiento calculadas en otros huesos de los mismos ejemplares sí respondieron al patrón de crecimiento general de los vertebrados, ya que tanto las tasas de crecimiento máximas como las mínimas fueron mayores en el juvenil que en el adulto (p.ej., 0,086 mm/año - 0,140 mm/año en el húmero del juvenil y 0,009 mm/año - 0,105 mm/año en el húmero del adulto de *Phrynops hilarii* Tabla II 4). Asimismo, se evidenciaron variaciones de las tasas de crecimiento dentro de la dinámica de crecimiento de los juveniles y adultos de cada especie. En el estadio juvenil de *Phrynops hilarii* muestreado, las tasas se mantienen relativamente bajas salvo en el segundo (tibia), en el tercer (radio, ulna, fíbula) o en el cuarto (húmero) ciclo de crecimiento, donde presenta un pico alto que varía entre 0,096 mm/año - 0,196 mm/año (Tabla II 4; Fig. II 20B). En el caso del juvenil de *Hydromedusa tectifera*, en general son pocas las marcas registradas, por lo que no se puede evaluar la dinámica de crecimiento más allá de los primeros ciclos. El primer ciclo de crecimiento registrado en la fíbula (0,070 mm/año) es sumamente menor que el registrado en la tibia (0,22 mm/año). Por su parte, en la mayoría de los elementos del juvenil de *Chelonoidis chilensis* se observaron tasas relativamente constantes (Tabla II 4; Fig. II 20F). En la mayoría de los huesos de los adultos de las tres especies se puede observar una disminución paulatina de la tasa de crecimiento absoluta hacia las últimas etapas del crecimiento (Tabla II 4; Figs. II 21, II 22, II 23). Dicha disminución se ve además reflejada en un aumento de la organización de las fibras hacia la corteza externa y una disminución en la densidad de canales vasculares (Fig. II 15J). De esta forma, las variaciones en cuanto a las tasas de crecimiento relativas y absolutas coinciden hacia los últimos momentos de vida de los individuos estudiados. El ejemplar adulto de *Phrynops hilarii* reportó tasas de crecimiento relativamente constantes, salvo en el fémur que presenta dos picos. El ejemplar adulto de *Hydromedusa tectifera* también presentó tasas de crecimiento relativamente constantes, aunque se observó un leve incremento de las tasas de crecimiento en los primeros ciclos, y luego decae. Por otro lado, en el caso de *Chelonoidis chilensis* se observaron tasas elevadas, que en algunos casos se mantienen constantes y en otros bajan en las últimas fases del crecimiento (Fig. II 23).

Finalmente, considerando las tasas de crecimiento relativas y absolutas de todos los huesos estudiados, se evidenciaron diferencias entre especies. Se observó un mayor grado

de vascularización y menor cantidad de marcas de crecimiento en la mayoría de los huesos de *Chelonoidis chilensis* que en las especies de agua dulce estudiadas. Esto indicaría mayores tasas de crecimiento relativas para la especie terrestre. Sin embargo, las tasas de crecimiento promedio calculadas en las tres especies poseen prácticamente los mismos valores: 0.110 mm/año en el juvenil y de 0.166 mm/año en el adulto de *Chelonoidis chilensis*; 0.076 mm/año en el juvenil y 0.066 mm/año en el adulto de *Phrynops hilarii*; 0.110 mm/año en el juvenil y 0.076 mm/año en el adulto de *Hydromedusa tectifera* (Tabla II 4).

Dados los resultados presentados, se reveló que las tasas de crecimiento relativas y absolutas son variables en el esqueleto postcraneal de las tortugas estudiadas. Principalmente se observó que los huesos exhiben tasas de crecimiento lentas, siendo las del estilopodio relativamente más elevadas que las del resto de los elementos. En relación con el estilopodio, se observó una diferencia en las tasas de crecimiento absolutas de cada hueso, dichas diferencias podrían estar correlacionadas con las del tamaño entre el húmero y fémur. Estas últimas, a su vez, tienen relación con hábito locomotor de cada especie (Walker, 1973). Las comparaciones de las tasas de crecimiento de los huesos del estilopodio y zeugopodio revelaron que huesos más pequeños, como la fíbula, crecen a menor velocidad, pero alcanzan su tamaño final antes que huesos más grandes, como el fémur. Las tasas de crecimiento absolutas y relativas de cada hueso en cada especie poseen ciertas variaciones generales a lo largo de la ontogenia. Esta variabilidad no siempre responde a los patrones generales reportados para otros saurópsidos (p.ej., el radio de *Phrynops hilarii* posee tasas de crecimiento bajas en los primeros estadios ontogenéticos). Por otro lado, a nivel interespecífico, las diferencias encontradas en los resultados cualitativos (variaciones en la microestructura ósea), no fueron las mismas que las reveladas por los datos cuantitativos (tasas de crecimiento absolutas). Sin embargo, ambas fuentes de información reflejan un crecimiento lento a lo largo de la ontogenia de las tres especies. Asimismo, gracias a las variaciones cuantitativas observadas en un mismo individuo, se evidencian los cambios puntuales en las tasas de crecimiento que atraviesa cada individuo, brindando información sobre la historia de vida de los mismos. Lamentablemente, y como se mencionó en la introducción de este capítulo, el estudio de las tasas de crecimiento relativas y absolutas a partir del estudio osteohistológico es exiguo en tortugas, limitando posibles comparaciones de los datos aquí presentados. Asimismo, numerosos estudios demuestran que la amplia distribución geográfica y la diversidad de hábitos de vida que poseen las tortugas son factores que influyen directamente en el crecimiento de las mismas.

II.4.3- Edad y maduración

El crecimiento de las tortugas generalmente sigue el patrón típico de lepidosaurios, arcosaurios, entre otros (crecimiento rápido hasta la madurez sexual, y luego disminuye con la edad; Andrews, 1982). Luego de la maduración sexual, normalmente continúan creciendo durante varios años hasta que alcanzan la madurez somática (p.ej., Zug et al., 1986; Chinsamy y Dodson, 1995; Klein y Sander, 2007). Este último evento se ve reflejado a nivel histológico por un notable aumento en la organización espacial de las fibras colágenas de la matriz y por la formación de un sistema fundamental externo (SFE), así como en un cambio en la pendiente de la curva de crecimiento. Considerando las variaciones de las tasas de crecimiento relativas y absolutas, registradas en la corteza de los huesos largos, se pueden hacer inferencias en relación con la madurez sexual y somática de las distintas especies (Kennett, 1996). Como se mencionó, comprender en qué momento de su vida (juvenil, adulto maduro sexual, maduro somático) se encuentra el individuo que se está estudiando es una información crucial para realizar inferencias e interpretaciones acerca de su historia de vida y ecología. El dimorfismo sexual es muy común en las tortugas, ya que en la mayoría de las especies las hembras alcanzan mayores tamaños (Gibbons, 1990; Kennett, 1996; Tinkle, 1961; Iverson, 1985; Parker, 1984; Galbraith et al., 1989; Gibbons et al., 1982; Litzgus y Brooks, 1998). Las diferencias de tamaño que poseen los distintos sexos al alcanzar la madurez sexual influyen directamente en los tamaños adultos máximos de cada especie (Kennett, 1996). En particular, el tamaño corporal de algunas especies de tortugas de agua dulce es un factor determinante en su fecundidad, ya que el tamaño y la frecuencia de las nidadas (i.e., cantidad de puestas de huevos por año) están directamente relacionados (Iverson, 1991; Spencer, 2002). Las variaciones ambientales (p.ej., climas más fríos de los normalmente registrados para una región) pueden retrasar el momento en el que las tortugas alcanzan la madurez sexual, por lo que adquieren dicha madurez a mayores tamaños corporales (Iverson, 1991).

La mayoría de las tortugas de agua dulce (tanto criptodiras como pleurodiras) tienen un crecimiento relativamente rápido hasta que alcanzan la madurez sexual (Cox et al., 1991; Kennett, 1996). Sin embargo, especies como *Chelodina expansa* que poseen un crecimiento más bien lento en los primeros estadios del desarrollo, el mismo se vuelve ulteriormente más rápido hasta alcanzar la madurez sexual (Spencer, 2002). Si bien la edad y el tamaño al que alcanzan la madurez sexual varía entre algunas de las especies de agua dulce según la latitud, hábitat y alimentación, la mayoría de las especies de mediano y pequeño porte alcanzan la madurez sexual aproximadamente entre los 7-9 años de vida (p.ej., *Chrysemys picta* 7-9 años, *Trachemys scripta* 8 años, *Kinosternon sonoriense*, 7 años; *Kinosternon subrubrum*, 6 años; Wilbur 1975; Zug et al., 1986; Mitchell 1988; Iverson

y Smith, 1993; Frazer et al., 1990), mientras que especies con tamaños corporales más grandes, como *Chelodina expansa* y *Chelydra serpentina*, alcanzan la madurez sexual más tarde (aproximadamente a los 15 y 20 años respectivamente; Spencer, 2002).

Si bien existen datos sobre las edades de maduración de muchas especies de tortugas de agua dulce, no hay al momento estudios osteohistológicos complementarios, que permitan evaluar el ajuste de los datos observados (p.ej., edad a la que las hembras comienzan a poner huevos, edad a la que los machos comienzan a ser reproductivamente activos, etc.), con datos estimados con esqueletocronología. Según los resultados aquí obtenidos, en *Phrynops hilarii* se observó que en el macho (adulto con una LRC de 29 cm, una edad mínima de 13-20 años y una edad retrocalculada de 19-26 años; Tablas I 1, II 2 y II 3) la tasa de crecimiento es elevada en los primeros momentos de la ontogenia y luego decrece (Fig. II 21). El cambio en la curva de crecimiento se vincula posiblemente con el momento de la madurez sexual de este individuo (Kennett, 1996; Gibbons, 1990), el cual varía según el hueso analizado. Este momento, según la edad retrocalculación corresponderían a una edad estimada de entre 19 y 23 años. No existen datos en la bibliografía que documenten el tamaño ni edad al cual un macho de *Phrynops hilarii* alcanza la madurez sexual, pero normalmente las hembras son de mayor tamaño que los machos a una misma edad (las hembras poseen una longitud recta del caparazón, LRC, de 19 cm a 38 cm y los machos poseen una LRC de 18 cm a 33 cm) y suelen ser maduras sexualmente cuando alcanzan una LRC de aproximadamente 24 cm (Bager, 1997). Si bien sería necesario contar con datos biológicos de esta especie y realizar estudios esqueletocronológicos en más especímenes de distinto sexo, podría plantearse de manera preliminar, que la madurez sexual, al menos en machos en *Phrynops hilarii*, se alcanzaría dentro del rango mencionado (19 y 22 años de vida). Como se mencionó previamente, si bien las tortugas de agua dulce alcanzan la madurez sexual entre los 7 y 9 años, tortugas de gran tamaño corporal como *Chelydra serpentina*, lo hacen a los 20 años. Dado que los tamaños máximos de *Chelydra serpentina* son similares a los de *Phrynops hilarii* (LRC de 43 cm y 45 cm, respectivamente; Pritchard, 1979; Galois et al 2018), sería factible el resultado obtenido por medio de la esqueletocronología de *Phrynops hilarii*. Finalmente, es interesante aclarar que el espécimen aquí estudiado no habría alcanzado la madurez somática, lo cual está sustentado histológicamente por la ausencia de un sistema fundamental externo en la corteza de los huesos y una curva de crecimiento que no alcanza una pendiente tendiente a 0 (ambos rasgos característicos y determinantes de este evento; Fig. II 21). Asimismo, cabe señalar que el tamaño máximo (expresado en LRC) registrado para esta especie es de 45 cm (Pritchard, 1979), valor que supera al del ejemplar aquí estudiado.

En el caso de *Hydromedusa tectifera*, el ejemplar adulto macho presenta una LRC de 21 cm, una edad mínima calculada de entre 8-16 años y una edad retrocalculada estimada de 11-19 años (Tablas I 1, II 2 y II 3). Solo en la curva de crecimiento del húmero, fémur y fibula de este individuo se registró una caída abrupta de las tasas de crecimiento, las cuales corresponderían, según los retrocálculos, a los 16, 15 y 14 años respectivamente (Fig. II 22B). Dicha variación coincide con la variabilidad interelemental observada en relación con las curvas de crecimiento en *Phrynops hilarii*. Al igual que con otras especies de pleurodiras, no se cuenta con datos biológicos de *Hydromedusa tectifera* relacionados a la madurez sexual de los machos. Teniendo en cuenta las curvas de crecimiento de dichos huesos y trabajos previos donde se plantea que sólo algunos huesos del postcráneo son útiles para el análisis de las tasas de crecimiento, se podría estimar que este individuo habría alcanzado la madurez sexual entre los 14 y 16 años. Las hembras de *Hydromedusa tectifera*, también suelen ser más grandes que los machos y son sexualmente maduras cuando alcanzan una LRC de 20.9 cm aproximadamente (Chinen et al., 2004). En relación con la madurez somática, si bien la presencia de un sistema fundamental externo ha sido reportada en tortugas (Chinsamy y Valenzuela, 2008; Bhat et al., 2019; Botha y Botha 2019), este parámetro histológico no se registró en ninguna de las especies acuáticas aquí estudiadas, posiblemente debido a que los ejemplares adultos considerados no habrían alcanzado aún el tamaño máximo para la especie. El tamaño máximo del LRC registrado para *Hydromedusa tectifera* es de 28 a 30 cm (Chinen et al., 2004).

En relación con las criptodiras en general y a *Chelonoidis* en particular existe más información en la literatura, tanto biológica, ecológica (p.ej., Hernández, 1997; Romito et al., 2015; Stazzonelli et al., 2020) y osteohistológica (p.ej., Zug et al., 1986; Chinsamy y Valenzuela, 2008; Bhat et al., 2019; Botha y Botha 2019). Las tortugas terrestres poseen crecimiento lento con una madurez sexual tardía, y poseen dimorfismo sexual, ya que el tamaño corporal y la longevidad en las hembras es mayor que en los machos (entre 32 y 45 cm aproximadamente las hembras y 28 cm aproximadamente los machos de *Chelonoidis chilensis*; Ernst, 1998; Romito et al., 2015; Stazzonelli et al., 2020). Su tasa de crecimiento disminuye luego de alcanzada la madurez sexual (Hernández, 1997; Stazzonelli et al., 2020). Acerca de esta última, las distintas especies del género *Chelonoidis* alcanzarían dicho evento, entre los 8-15 años de vida (Waller et al., 1989; Richard, 1999). Según la retrocálculo del ejemplar adulto de *Chelonoidis chilensis* aquí estudiado, se evidenció una disminución de la tasa de crecimiento a una edad estimada de 13-15 años según el hueso (Fig. II 23). Por lo tanto, los datos esqueletocronológicos obtenidos vinculados con dicho evento coincidirían con los datos reportados en la bibliografía. En cuanto a la edad y tamaño corporal de *Chelonoidis chilensis*, existen diferencias en los reportes según se trate de individuos silvestres o criados en cautiverio. Ejemplares silvestres de *Chelonoidis*

chilensis machos de 15 años de edad, poseen una LRC de entre 14 y 15 cm (Waller et al., 1989). Si bien no hay datos publicados sobre tamaño y edad de machos de *Chelonoidis chilensis* criados en cautiverio, algunos ejemplares machos criados como mascotas desde juveniles, de aproximadamente 28 años de edad, poseen una LRC de 17 cm (datos facilitados por la Lic. Julia Cassano, FCNyM-UNLP, CONICET). Cabe aclarar que esta información es aislada y puntual y que las tortugas criadas en cautiverio pueden provenir de diferentes localidades y en general su procedencia geográfica es incierta (Fritz et al., 2012). Dichas variaciones en los tamaños corporales y edades indicarían que esta especie posee cierta plasticidad en relación con su crecimiento. El ejemplar adulto macho de *Chelonoidis chilensis* aquí estudiado, el cual fue criado en cautiverio, tiene una LRC de 22 cm (Tabla I 1), posee un máximo de 10 marcas de crecimiento y su edad estimada (mediante retrocálculo) es de 10-16 años (Tabla II 3). Este valor es menor al esperado si se consideran los datos reportados para individuos silvestres. Las posibles explicaciones a esta variación deben plantearse según dos posibles escenarios. Por un lado, al estar en cautiverio pudo no haber generado marcas de crecimiento todos los años (el número de estas y la edad no estarían correlacionadas en este caso). Este fenómeno podría deberse a la ausencia de períodos de hibernación, característicos de individuos de esta especie criados en cautiverio (Waller et al., 1989). Dicha hipótesis parece, sin embargo, poco plausible dado que la edad de maduración sexual inferida para el individuo se ajusta a los datos que se conocen para la especie, lo cual no sería esperable si no existe correlación entre el número de marcas y la edad del individuo. Asimismo, las marcas de crecimiento son estructuras que se forman a raíz de ciclos endógenos, los cuales están reforzados por ciclos ambientales (Castanet et al., 1993), por lo cual se espera que se sigan formando independientemente del proceso de hibernación. Otro posible escenario plantea que el individuo efectivamente depositó más marcas de crecimiento durante toda su vida y la incongruencia de valores estaría derivada de otras causas posibles. Por ejemplo, la falta de marcas de crecimiento (y la consecuente subestimación de su edad) podrían estar vinculadas directamente a un aumento de la expansión medular. Sin embargo, dado que el porcentaje de la misma es relativamente bajo (9%-17%; Tabla II 1), esta explicación parece poco plausible. La explicación más probable surge de la plasticidad fenotípica del crecimiento que presentan estos vertebrados, los cuales, exhiben en muchos casos una pobre correlación entre la edad y el tamaño corporal.

En algunos elementos del esqueleto del ejemplar de *Chelonoidis chilensis* aquí estudiado (p.ej., ilion, ulna, fibula, tibia) la organización espacial de las fibras es notablemente mayor hacia la corteza externa. Este patrón se acentúa en las diáfisis del húmero y fémur, donde se observa un posible sistema fundamental externo (Figs. II 13L y II 15D). Asimismo, en las curvas de crecimiento de estos huesos (húmero y fémur) se observa

que la pendiente se aproxima a cero. Como fue mencionado, este aumento en la organización espacial de las fibras de la matriz y la presencia de un sistema fundamental externo fue reportado en otras especies de tortugas y es un indicador de madurez somática (Chinsamy y Valenzuela, 2008; Bhat et al., 2019; Botha y Botha, 2019).

Las comparaciones realizadas en cuanto a las tasas y, dinámicas de crecimiento tanto de los ejemplares aquí estudiados como los disponibles a partir de datos bibliográficos, brindan una serie de importantes resultados novedosos. Si bien, la edad a la que las tortugas alcanzan la madurez sexual es ampliamente conocida en algunas especies, esta información es incierta en otras (p.ej., *Phrynops hilarii*). De esta forma, a partir de la información obtenida basada en las tasas de crecimiento absolutas de las especies aquí estudiadas se pudo aproximar la edad en la cual ocurre este evento. Si bien las estimaciones aquí realizadas tienen coherencia, dado el marco teórico en relación a las tortugas en general, este tipo de inferencias deberían ser corroboradas con otro tipo estudios (p.ej., determinación de madurez gonadal en ejemplares de edad conocida). Otro evento importante en la historia de vida de los saurópsidos corresponde al momento en el que se alcanza la madurez somática. Dicho evento, validado histológicamente por la presencia de un sistema fundamental externo no fue observado, al menos de manera clara, en ninguna de las especies aquí estudiadas. De esta forma se puede inferir que ninguno de los ejemplares estudiados había alcanzado la maduración somática al momento de morir. Esta inferencia estaría validada con el hecho de que el tamaño máximo registrado para cada especie es mayor al calculado para cada uno de los individuos aquí estudiados.

II.4.4- Correlato entre la musculatura apendicular y las fibras de Sharpey

Como se mencionó en la introducción, las fibras de colágeno de los músculos o fibras tendinosas penetran en el tejido óseo y se calcifican, formando las denominadas fibras extrínsecas o fibras de Sharpey. En prácticamente todas las secciones (90%) realizadas se observaron fibras de Sharpey. En las metáfisis proximal y distal del húmero y del fémur de las tres especies de tortugas estudiadas, se encontraron las áreas de anclaje de la mayoría de la musculatura relacionada con la movilidad del estilopodio y zeugopodio (Tabla II 6; Figs. II 18 y II 19). Se observó que la orientación, densidad y extensión de las fibras de Sharpey en la unión muscular es variable dentro y/o entre áreas de anclaje. Asimismo, se reportó una variación en la zona de anclaje en la metáfisis, el volumen y la presencia de algunos músculos apendiculares que podría estar vinculada al tipo de locomoción presentes en los distintos taxones.

Como resultado de este análisis se observó que la presencia o ausencia de fibras de Sharpey en el húmero y en el fémur de las tortugas estudiadas no siempre son un indicador

directo de la ocurrencia o no de una unión muscular. Si bien el porcentaje de correlación entre fibras de Sharpey y área de unión muscular en muchos casos es alto, existen casos en donde no hay fibras de Sharpey y casos donde las fibras están ubicadas en parches. El anclaje de músculos como el *m. ischiotrocantericus*, el *m. coracobrachialis magnus* no presentaron un correlato de fibras de Sharpey en ninguna de las tres especies. En *Phrynops hilarii* la unión de dos músculos (*m. brachialis* y *m. coracobrachialis brevis*) no evidenciaron fibras de Sharpey, en *Hydromedusa tectifera* la unión de tres músculos (*m. gastrocnemio*, *m. caudoiliofemoralis* y *m. palmaris longus*) no evidenciaron fibras de Sharpey y en *Chelonoidis chilensis* sólo un músculo (*m. iliofemoralis*) no presentó fibras de Sharpey. Asimismo, se evidenció que la distribución de fibras de Sharpey no es un parámetro para determinar los límites exactos de una unión muscular (p.ej., no todos los músculos presentaron correlato con las fibras de Sharpey y no siempre se distribuyeron en toda la extensión de cada unión muscular; Hieronymus, 2006; Petermann y Sander, 2013). Según estudios previos, en los casos donde se observan fibras en parches, los mismos coinciden con la región donde el músculo ejerce la fuerza sobre el hueso (Suzuki et al., 2002; Petermann y Sander, 2013). En *Chelonoidis chilensis* se observó mayor cantidad de fibras distribuidas en parches (8 de 14), mientras que en *Phrynops hilarii* e *Hydromedusa tectifera* la mayoría de las fibras se extienden a lo largo de toda la zona de anclaje de los músculos (4 de 16 y 5 de 16 respectivamente). Esta distribución continua por parte de las fibras de Sharpey en toda el área de unión muscular es la predominante en estas tortugas de agua dulce. La misma es una condición que permitiría inferir los límites aproximados del área de unión de al menos estos músculos. La implicancia biomecánica relacionada con la fuerza ejercida por el músculo sobre la superficie de unión mediante fibras en parche (*Chelonoidis chilensis*) o mediante fibras continuas (*Phrynops hilarii* y *Hydromedusa tectifera*) debería ser evaluada en un marco morfo-funcional. Las fibras de Sharpey se observaron en sitios de anclaje de los músculos con uniones tanto carnosas como tendinosas. Si bien se postula que las áreas de unión tendinosas poseen mayor densidad de fibras de Sharpey (Jones y Boyde, 1974), en este estudio no se observó una correlación entre la abundancia de fibras y el tipo de unión, ya que tanto en uniones carnosas como tendinosas puede existir una alta densidad de fibras (tipo C).

Existen clasificaciones de los distintos tipos de uniones musculares (p.ej., fibrocartilaginosa, muscular), las cuales pueden ser determinadas según el ángulo de penetración de las fibras de Sharpey (Suzuki et al., 2002). Sin embargo, en este estudio se observó que el ángulo de inserción puede variar dentro la unión de un mismo músculo (p.ej., origen del *m. triceps*, origen del *m. femorotibialis*). Sin embargo, considerando la clasificación de los patrones presentes en las fibras de Sharpey establecida en este estudio, se observó que el patrón de orientación que predomina en las tres especies es el tipo I. Por

su parte, el patrón de densidad que predomina en las especies de agua dulce es el tipo B, mientras que en *Chelonoidis chilensis* de tipo A. Según estudios previos, en regiones donde se observa la unión de dos músculos contiguos, o la unión de un músculo y otra estructura, las fibras de Sharpey poseen un patrón entrecruzado (probablemente en referencia al patrón tipo II aquí descrito; Petermann y Sander, 2013). En los ejemplares aquí estudiados, se encontró tal correlación en algunos casos (p.ej., los sitios de unión de *m. triceps brachii* y *m. pectoralis* en el húmero de *Phrynops hilarii*, en los sitios de unión del *m. deltoideus* y *m. latissimus dorsi* + *m. teres major* en el húmero de *Hydromedusa tectifera* y en el sitio de unión del *m. pectoralis* y *m. coracobrachialis brevis* del húmero de *Chelonoidis chilensis*). Sin embargo, en otras uniones musculares las fibras de Sharpey poseen patrones II y/o III en regiones donde no se observó la unión de otro músculo u otra estructura (p.ej., *m. femorotibialis* de *Phrynops hilarii*, *m. iliofemoralis*, *m. femorotibialis*, *m. biceps*, *m. coracobrachialis brevis* de *Hydromedusa tectifera*, *m. puboischiofemoralis internus*, *m. triceps brachii*, *m. deltoideus* en *Chelonoidis chilensis*; Tabla II 6).

En algunas uniones musculares (*m. deltoideus*, *m. puboischiofemoralis externus* e *internus* y *m. femorotibialis*) se observan patrones de tipo I tanto en *Phrynops hilarii* como en *Hydromedusa tectifera*. Por otro lado, en otras uniones musculares (*m. pectoralis*, *m. triceps brachii*, *m. latissimus dorsi* + *m. teres major*, *m. palmaris longus*, *m. flexor carpi radialis*, *m. gastrocnemio* y *m. femorotibialis*) se observa el mismo patrón de tipo I y/o tipo II tanto en *Phrynops hilarii* como *Chelonoidis chilensis*. En el caso de la unión muscular del *m. subscapularis*, las fibras de Sharpey poseen un patrón de tipo I en las tres especies. En cuanto a los patrones de densidad, se observa que en algunas uniones musculares (*m. latissimus dorsi* + *m. teres major*, *m. pectoralis*, *m. triceps brachii* y *m. puboischiofemoralis externus*) las fibras tienen un patrón de tipo B tanto en *Phrynops hilarii* como en *Hydromedusa tectifera*. Las fibras tienen patrones de tipo B y/o C en la unión muscular del *m. deltoideus*, *m. subscapularis* y el *m. femorotibialis* de las tres especies.

Las tortugas presentan distintos hábitos locomotores relacionados con el medio acuático/anfibio (marinas y de agua dulce) o terrestre. Particularmente, las tortugas acuáticas/anfibias nadan y caminan tanto bajo el agua como fuera de ella (Davenport et al., 1984; Bennett et al., 1970; Zug, 1971). Sin embargo, considerando sus habilidades locomotoras, las tortugas marinas son mejores nadadoras y las tortugas de agua dulce tienen grandes habilidades tanto en agua como en tierra. Por su parte, las tortugas terrestres sólo tienen habilidades locomotoras sobre la tierra y no en el agua (Davenport et al., 1984). No es objetivo de esta tesis realizar un análisis morfo-funcional e interpretar su relación con los distintos patrones de uniones musculares aquí observados. Sin embargo, se estudió de manera cualitativa, el correlato entre la musculatura y los patrones de fibras de Sharpey, en función de los distintos hábitos de vida de estas tortugas.

Los músculos vinculados al miembro anterior y posterior son importantes en la locomoción terrestre. Durante la locomoción de las tortugas terrestres, éstos ofrecen apoyo y propulsión (Depecker et al., 2006). Los músculos que cumplen funciones de rotación, aducción y retracción, son los que permiten soportar el peso del cuerpo contra la fuerza de gravedad e impulsarlo hacia adelante (Walker, 1973; Jayes y Alexander, 1980; Butcher y Blob, 2008; Rivera et al, 2011). En el ejemplar de *Chelonoidis chilensis* (MLPR 6773), las zonas de anclaje de la mayoría de los músculos relacionados a estas funciones propias de la locomoción terrestre, presentaron patrones comunes. De esta manera, las fibras de Sharpey presentan un patrón de orientación de tipo II en alguna o toda la extensión de unión del *m. pectoralis* (retractor y aductor menor del húmero; rotador posterior de la cintura), *m. coracobrachialis brevis* (retractor y aductor menor del húmero), *m. triceps brachii* (flexor del zeugopodio; protractor y abductor del húmero), *m. femorotibialis* (extensión de la extremidad), *m. puboischiofemoralis internus* (protractor del fémur; abductor de la extremidad); y poseen patrón de tipo III en relación a la unión muscular del *m. deltoideus* (abductor y protractor del húmero; rotador anterior de la cintura).

Por otro lado, el impulso del cuerpo durante la natación se da principalmente por los músculos retractores y flexores del miembro anterior y los retractores y protractores del miembro posterior (Zug, 1971; Depecker et al., 2006) (Rivera et al., 2011). Durante la locomoción terrestre de las tortugas de agua dulce, los movimientos de las extremidades posteriores son similares a los movimientos de las tortugas terrestres (Zug, 1971). En las zonas de unión de los músculos locomotores de las tortugas de hábitos anfibios aquí estudiadas, también se evidenciaron algunos patrones comunes en relación con las fibras de Sharpey. En *Phrynops hilarii* (MLPR 6402) se observaron fibras con un patrón de distribución tipo II en alguna o toda la extensión de las uniones musculares de los *m. triceps brachii* (flexor del zeugopodio; protractor y abductor del húmero) *m. pectoralis* (retractor y aductor menor del húmero; rotador posterior de la cintura), *m. iliofemoralis* (abductor y protractor del fémur) y *m. femorotibialis* (extensión de la extremidad). En *Hydromedusa tectifera* (MLPR 6411), las fibras de Sharpey poseen patrón de tipo II en las uniones musculares de *m. latissimus dorsi* + *m. teres major* (abductor y protractor del húmero), *m. brachialis inferior* (flexor del zeugopodio). Dichas fibras poseen un patrón de tipo III en relación con la unión muscular de *m. coracobrachialis brevis* (retractor y aductor menor del húmero). Finalmente, las fibras ostentan un patrón de tipo I y III en el *m. femorotibialis* (extensión de la extremidad).

En suma, como resultado de este análisis se observó que, si bien existe un elevado correlato entre las fibras de Sharpey y el anclaje muscular (carnoso y/o tendinoso), se evidenciaron casos donde tal correlato no es evidente. Asimismo, la distribución de las fibras de Sharpey no siempre coincide con la extensión total del anclaje muscular, como en

el caso de la mayoría de las uniones musculares de *Chelonoidis chilensis*. Como se mencionó anteriormente, en las descripciones miológicas, la orientación y densidad de las fibras de Sharpey es altamente variable y por lo tanto fue necesario establecer categorías para el análisis de dicha variabilidad. Por su parte, la densidad de las fibras no mostró una relación directa con el anclaje carnoso o tendinoso. Además, se observó que los músculos que cumplen las principales funciones durante la locomoción terrestre y acuática de las tortugas aquí estudiadas poseen en su mayoría dos o más orientaciones (tipo II y/o III). Lo expuesto aquí representa el primer análisis del correlato entre las uniones musculares y la presencia de fibras de Sharpey en tortugas. Si bien las interpretaciones basadas en un número acotado de músculos y secciones transversales arrojaron resultados relevantes, sería necesario realizar un muestreo más amplio para poder evaluar, en su totalidad, la vinculación entre los hábitos locomotores y los patrones de fibras de Sharpey. Asimismo, la realización de análisis morfo-funcionales y osteohistológicos en paralelo nos brindaría información relevante para poder interpretar mejor los resultados obtenidos. El ajuste de dichos correlatos es una fuente de información relevante a la hora de hacer inferencias en formas fósiles. De esta manera, no sólo se podrían realizar deducciones en relación a la presencia o ausencia de anclajes musculares, sino que también se podrían predecir cuestiones vinculadas a los hábitos locomotores de las especies fósiles.

II.4.4.1- Variación de los patrones de fibras de Sharpey en los distintos estadios ontogenéticos

Autores previos han reportado que, durante el crecimiento de los huesos largos, la posición relativa de los músculos y su anclaje en los huesos se mantendría constante (p.ej., aves; Grant et al., 1980). Partiendo de ese supuesto, y con relación al Obj. 6 (ver Capítulo I), se analizó la variación ontogenética de la distribución, orientación y densidad de fibras Sharpey en las zonas de anclaje de los distintos músculos asociados a las metáfisis del húmero y fémur en cada especie. Se reportaron variaciones respecto a la presencia de fibras de Sharpey en correlato con las uniones musculares, ya que en algunos casos se observaron fibras en el adulto y no en el juvenil y viceversa. En los casos donde se observaron fibras en las áreas de unión de un mismo músculo en ambos estadios ontogenéticos de las tres especies, éstas mostraron variaciones vinculadas a su distribución, orientación y densidad. Solo en 3 músculos (*m. latissimus dorsi* + *m. teres major*, *m. puboischiofemoralis externus* y *m. puboischiofemoralis internus*) de *Phrynops hilarii*, y un músculo (*m. puboischiofemoralis externus*) de *Hydromedusa tectifera*, se observaron los mismos tres patrones en los dos estadios ontogenéticos (Tabla II 7);

En relación a los músculos asociados al miembro anterior, específicamente a los músculos anclados en la metáfisis proximal del húmero de *Phrynops hilarii*, se observó que

en ambos estadios ontogenéticos las fibras son continuas, extendiéndose a lo largo de toda la unión muscular, salvo en el *m. deltoideus* y *m. pectoralis*, en los cuales las fibras se encuentran en parches en el juvenil. En cuanto a la orientación, salvo en el *m. triceps brachii* y *m. pectoralis*, las fibras poseen orientación de tipo I en ambos ejemplares. La densidad de las fibras es igual en ambos estadios, salvo en el *m. subescapularis* y *m. triceps brachii*, en los cuales la densidad aumenta en el juvenil. Los músculos *coracobrachialis magnus* y *coracobrachialis brevis* no se observan fibras en ninguno de los dos ejemplares. Con relación a los músculos anclados en la metáfisis proximal del juvenil de *Hydromedusa tectifera* no se definen claramente fibras de Sharpey ya que si bien la matriz presenta características ópticas que podrían estar indicando la presencia de dichas fibras (i.e., birrefringencia), esto no pudo corroborarse. Con respecto a los músculos anclados en la metáfisis proximal del húmero de *Chelonoidis chilensis*, se observó que en ambos estadios ontogenéticos las fibras son continuas, extendiéndose a lo largo de toda la unión muscular, salvo en el *m. pectoralis* y en *m. coracobrachialis brevis*, en los cuales las fibras se encuentran en parches en el adulto. Considerando la orientación, las fibras poseen diferentes patrones en ambos ejemplares. En el adulto se observó una disminución en la densidad de las fibras en relación con prácticamente todos los músculos, salvo en el *m. latissimus dorsi* + *m. teres major* donde la misma se vio incrementada. En relación a los músculos asociados a la metáfisis distal del húmero de los juveniles de *Phrynops hilarii* y *Hydromedusa tectifera* no se observaron fibras de Sharpey. En cuanto a los músculos anclados en la metáfisis distal de *Chelonoidis chilensis*, sólo se observaron fibras en relación al *m. triceps brachii*, las cuales poseen la misma distribución en ambos estadios ontogenéticos, pero no poseen la misma orientación ni densidad.

En relación con los músculos asociados al miembro posterior, en la metáfisis proximal de *Phrynops hilarii* se observó que en ambos estadios ontogenéticos las fibras son en general continuas, extendiéndose a lo largo de toda la unión muscular. Esto no ocurre en el *m. femorotibialis*, *m. caudi-iliofemoralis* y *m. ischiotrocantericus*, en los cuales las fibras se encuentran en parches en el adulto y en el juvenil. Acerca de la orientación y densidad de las fibras, éstas poseen mayormente los mismos tipos en ambos ejemplares. La excepción a esto se da en el *m. caudi-iliofemoralis* y *m. ischiotrocantericus*, donde el primero posee fibras sólo en el adulto y el segundo sólo en el juvenil. En relación con los músculos anclados en la metáfisis proximal de *Hydromedusa tectifera*, se observaron fibras correspondientes al *m. caudi-iliofemoralis* y *m. ischiotrocantericus* sólo en el juvenil y correspondientes al *m. femorotibialis* sólo en el adulto. Considerando las fibras que se encuentran en la unión de *m. iliofemoralis*, *m. puboischiofemoralis internus* y *m. puboischiofemoralis externus*, éstas poseen el mismo patrón de distribución en ambos ejemplares. Sin embargo, sólo las fibras asociadas a la unión con el *m. puboischiofemoralis*

internus ostentan el mismo patrón de orientación y densidad a lo largo de la ontogenia. Con respecto a los músculos anclados en la metáfisis proximal de *Chelonoidis chilensis*, se observó que en ambos estadios ontogenéticos las fibras no poseen los mismos patrones de distribución, aunque sí coinciden sus orientaciones. La densidad de las fibras, por su parte, es diferente en ambos estadios. En relación a los músculos asociados a la metáfisis distal del fémur, sólo en la unión del *m. femorotibialis* se observaron fibras sólo en el juvenil de *Phrynops hilarii*.

Tal como fue expuesto, los mismos patrones en cuanto a la orientación, densidad y distribución de las fibras de Sharpey a lo largo de la ontogenia sólo en reportaron relación a la unión de algunos músculos del miembro anterior y/o posterior de *Phrynops hilarii* e *Hydromedusa tectifera*. Esto estaría indicando que la forma en la que estos músculos afectan a la microestructura es conservativa para estas especies. Es interesante destacar que dichos músculos actúan principalmente como aductores, abductores y protractores de los miembros. Como se mencionó previamente, durante la locomoción terrestre de las tortugas acuáticas, los músculos aductores, entre otros, soportan el peso del cuerpo en contra de la fuerza de gravedad. Por otro lado, durante la natación, los músculos protractores y retractores del miembro posterior son los que impulsan el cuerpo. Por lo tanto, se podría estimar que dichos músculos son igualmente importantes durante la locomoción de estas especies a lo largo de la ontogenia. Pese a la existencia de estos patrones conservativos, también se reportó una importante variación de diversos parámetros asociados a la microestructura ósea en sitios de anclaje muscular. Si bien el tipo de locomoción y las áreas de inserción muscular no varía a lo largo de la ontogenia en estas especies, existen variaciones importantes en relación con la presencia, distribución, densidad y orientación de las fibras de Sharpey asociadas a la musculatura.

II.4.5- Inferencias basadas en la osteohistología de forma fósiles

Con el objetivo de poner a prueba distintas hipótesis paleobiológicas basadas en el análisis paleohistológico de las tortugas extintas (Obj. 7, H10, ver Capítulo I), en esta sección se discuten los parámetros microanatómicos y osteohistológicos de los taxones *Yaminuechelys maior* y *Chelonoidis gringorum*, ambos estrechamente emparentadas con las especies actuales *Hydromedusa tectifera* y *Chelonoidis chilensis* respectivamente (Figs. II 5 y II 3). Basado en el análisis de la dinámica de crecimiento de la especie extinta gigante *Yaminuechelys maior*, se discute, de manera cualitativa, la evolución del tamaño corporal de este linaje de quelídeos de cuello largo, en un contexto paleoambiental. Asimismo, la información microestructural de las especies de tortuga actuales obtenida en esta tesis, fue

utilizada para comparar e interpretar la historia de vida de los especímenes fósiles de *Yaminuechelys maior* y *Chelonoidis gringorum*.

Respecto de la microanatomía de los húmeros de los ejemplares de *Yaminuechelys maior* en comparación con la de los individuos de *Hydromedusa tectifera*, su análisis reveló algunas diferencias. La cavidad medular en los dos estadios ontogenéticos de *Yaminuechelys maior* está formada por numerosas trabéculas óseas (PM 3). Sin embargo, la cavidad medular de *Hydromedusa tectifera* está conformada PM 1 en el juvenil y por PM 3 en el adulto. Por otro lado, la importante presencia de espacios de reabsorción en el adulto de *Yaminuechelys maior*, indica un mayor grado de remodelación en el ejemplar adulto.

En lo que concierne a la organización del tejido primario, los estadios ontogenéticos de ambas especies (*Yaminuechelys maior* e *Hydromedusa tectifera*) exhiben un patrón osteohistológico similar. Si bien se observan matrices lamelares/pseudolamelar en ambas especies, en el subadulto de *Yaminuechelys maior* se evidencia, además, una matriz de tipo pseudolamelar cruzada. En relación a la matriz pseudolamelar, se observan diferencias entre estas especies vinculado a la orientación de las fibras intrínsecas. Dichas fibras son paralelas al eje principal del húmero en ambos estadios ontogenéticos de *Hydromedusa tectifera*, y son concéntricas en *Yaminuechelys maior*. Mientras que la forma y distribución de las lagunas de osteocitos es principalmente globosa y errática en los estadios juveniles de ambos taxones, las mismas son alargadas y poseen un patrón de distribución homogéneo en los adultos. Por otro lado, la vascularización (principalmente compuesta por canales vasculares longitudinales) disminuye a lo largo de la ontogenia en ambas especies. Si bien los húmeros de ambos estadios ontogenéticos de *Hydromedusa tectifera* no poseen canales vasculares radiales, estos sí fueron observados en el adulto de *Yaminuechelys maior*. Como se mencionó previamente, la presencia de canales vasculares radiales estaría vinculada tanto a la presencia de fibras de Sharpey, como a mayores tasas de crecimiento. En el ejemplar adulto de *Yaminuechelys maior* se observó que estos canales estarían efectivamente relacionados al desarrollo de fibras de Sharpey (Fig. II 16D).

Tanto *Yaminuechelys maior* como *Hydromedusa tectifera* poseen un crecimiento cíclico, interrumpido por líneas de crecimiento detenido a lo largo de su vida. Se contabilizaron un mínimo de 44 y 29 marcas de crecimiento en los humeros de los ejemplares subadulto y adulto de *Yaminuechelys maior* respectivamente y 16 en el húmero del adulto de *Hydromedusa tectifera*. Si bien la distancia relativa de las marcas de crecimiento disminuye hacia la corteza externa en ambas especies, en *Yaminuechelys maior* esta disminución es más evidente. Dicho patrón estaría indicando que el ejemplar de *Yaminuechelys maior* se encontraría en un estadio ontogenético más avanzado respecto al de *Hydromedusa tectifera*. Según los resultados esqueletocronológicos obtenidos en los

huesos de *Hydromedusa tectifera*, el húmero es uno de los elementos que mejor registro de marcas de crecimiento presenta, sobre todo en las formas adultas. Por esto, en un principio se podría considerar que los resultados obtenidos serían los más aproximados a la edad del ejemplar de *Yaminuechelys maior*. Sin embargo, dado que el grado de remodelación que presenta la especie fósil es superior al reportado en los ejemplares correspondientes al taxón actual, la edad del primero estaría posiblemente muy subestimada.

Si bien en ambas especies se observa una disminución de las tasas de crecimiento relativas y absolutas a lo largo de su ontogenia, se observaron leves diferencias en las tasas absolutas. Las tasas de crecimiento absolutas de *Hydromedusa tectifera* varían entre 0.022 mm/año y 0.095 mm/año, mientras que las tasas de *Yaminuechelys maior* varían entre 0.011 mm/año y 0.371 mm/año (Fig. II 5). Esta diferencia en las tasas de crecimiento máximas entre ambos ejemplares, podrían estar relacionadas a la susceptibilidad de estos organismos ectotermos a las diferentes condiciones ambientales, ya que las temperaturas promedio estimadas para el Paleoceno inferior son mayores que las registradas en la actualidad (22°-23° en el Paleoceno inferior y 16°-18° en la actualidad; Zachos et al., 2008; Hansen et al., 2013; Red Tutiempo, 2019). Asimismo, esta variación es congruente con lo propuesto por Case (1978) para vertebrados en general, donde se establece que, dentro de un clado, la tasa máxima de crecimiento es directamente proporcional al tamaño de los organismos (i.e., los animales más pequeños crecen a menores tasas de crecimiento que los más grandes).

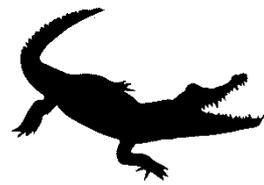
En relación al ejemplar asignado a *Yaminuechelys aff. maior* (MAU-Pv-PR-455), el fémur del mismo presenta un patrón de tejido óseo similar al definido comúnmente como un hueso entretrejido (bajo grado de organización espacial de las fibras intrínsecas, morfología y distribución de las lagunas osteocitos errática y elevada densidad de canales vasculares; Francillon-Vieillot et al., 1990b, Ray et al., 2009). Si bien las matrices de tipo entretrejido se han reportado en la corteza interna de otras especies de tortugas (vinculado a crecimiento rápido en los primeros estadios ontogenéticos; Botha y Botha, 2019; Bhat et al., 2019), el mismo no fue observado en ninguna de las especies actuales ni fósiles estudiadas aquí. Cabe aclarar que el hueso entretrejido descrito para otras especies de tortugas, posee una organización diferente que la observada en el individuo MAU-Pv-PR-455, ya que el mismo la orientación tanto de las fibras intrínsecas como de los canales vasculares es de tipo radial. Este rasgo es un importante indicador de tasas de crecimiento realmente elevadas (de Ricqlès et al., 1991). La ocurrencia de este patrón microestructural en el individuo de *Yaminuechelys aff. maior* estudiado, refleja un periodo de crecimiento acelerado y podría tener diferentes interpretaciones: 1- período de crecimiento rápido propio de los primeros estadios ontogenéticos de las tortugas como de muchos otros saurópsidos (Nagy, 2000; Brown, 2005; Chinsamy-Turan, 2005; de Margerie et al., 2004; Starck y Chinsamy, 2002); 2-

plasticidad fenotípica de *Yaminuechelys* aff. *maior* (MAU-Pv-PR-455) frente a variaciones ambientales, ya que factores tales como la temperatura promedio, las precipitaciones, entre otros, pueden influir en las tasas de crecimiento de las tortugas (Gibbons, 1976).

En lo que respecta a las especies del género *Chelonoidis*, los datos derivados tanto de esta tesis como de la bibliografía en relación a la histología ósea e historia de vida de la especie actual (i.e., *C. chilensis*) permiten efectuar inferencias paleobiológicas sobre la forma fósil (i.e., *C. gringorum*). Tanto la microestructura ósea del húmero como su patrón de variación a lo largo de la ontogenia son mayormente similares para ambas especies. El mismo refleja un crecimiento principalmente lento, de tipo cíclico, el cual se hace más lento conforme el individuo crece. Sus cortezas exhiben una matriz pseudolamelar, cuya organización de las fibras intrínsecas aumenta notablemente hacia la corteza externa. La densidad de canales vasculares, principalmente longitudinales, disminuye hacia la corteza externa en ambas especies. El crecimiento de tipo cíclico, evidenciado por la presencia de marcas de crecimiento y la disminución de la distancia relativa entre estas hacia la corteza externa es evidente en ambas especies. Se contabilizaron 5 marcas de crecimiento en el ejemplar de *Chelonoidis chilensis* y 10 en el de *Chelonoidis gringorum*. Si bien en *Chelonoidis gringorum* no se diferencia un sistema fundamental externo, la organización de su microestructura hacia los últimos momentos de vida de este individuo, podría indicar que estaba próximo a la madurez somática. La dinámica de crecimiento inferida en este taxón refleja un patrón típico de tortugas y otros saurópsidos, en donde el crecimiento es relativamente acelerado en los primeros estadios ontogenéticos y luego decrece con la edad (Nagy, 2000; Erickson et al., 2003; Brown et al., 2005, Klein y Sander, 2007).

Si bien, la paleohistología cada vez toma un rol más importante en los estudios paleontológicos, al día de hoy queda mucho por explorar en este campo. Asimismo, es de suma importancia realizar comparaciones directas entre especies fósiles y actuales emparentadas, tal como presentadas en esta disertación. De esta forma, el poder establecer una relación causal directa entre características osteohistológicas determinadas y aspectos específicos de la biología (p.ej., fisiología, historia de vida) en los organismos actuales permite efectuar inferencias paleobiológicas cada vez más robustas. Considerando estrictamente los resultados obtenidos en este trabajo, el estudio comparativo de la dinámica de crecimiento de *Yaminuechelys maior*, e *Hydromedusa tectifera* sugiere que los grandes tamaños corporales alcanzados por la especie fósil estarían vinculados más con un crecimiento prolongado en el tiempo que con un incremento significativo en la tasa de crecimiento, la cual de todas formas mostró ser levemente superior. Si bien todos los ejemplares de tortugas fósiles y actuales aquí analizados evidenciaron un crecimiento lento, reflejado por la presencia de tejidos óseos de tipo pseudolamelar/lamelar, en el postcraneo, cabe destacar que el ejemplar MAU-Pv-PR-455 de *Yaminuechelys* aff. *maior*, es una

excepción. En este individuo adulto, se observó la presencia de hueso entretejido, evidenciando un periodo de crecimiento rápido en algún momento de su ontogenia. Dicho dato implica la explotación de más de una estrategia de crecimiento dentro de los quelidos fósiles. Por otro lado, comparando la microestructura de *Chelonoidis gringorum*, con la de *Chelonoidis chilensis*, especies con una LRC promedio similar, los datos sugieren que ambos taxones poseen una dinámica de crecimiento similar. Si bien, en el caso de las especies fósiles suele ser difícil obtener ejemplares de distintos estadios ontogenéticos, cuando estos están disponibles, nos permite comprender de forma más global la historia de vida de las formas fósiles. Sin embargo, teniendo amplios muestreos ontogenéticos de las especies actuales, emparentadas con las fósiles, el mismo ofrece un marco teórico sumamente importante y sólido para poder realizar inferencias en las especies fósiles. Por último, se destaca la importancia de realizar estudios osteohistológicos descriptivos en series ontogenéticas de especies actuales.



**CAPÍTULO III:
COCODRILOS**



CAPÍTULO III COCODRILOS

III.1- INTRODUCCIÓN

III.1.1- Sistemática y distribución de los grupos de estudio, actuales y fósiles

Los Crocodylia son un clado de crocodylomorfos Neosuchia, los cuales, junto con las aves, constituyen dos linajes de arcosaurios que llegan hasta la actualidad. Los Crocodyliformes son un grupo de pseudosuquios que ha persistido en el planeta desde el final del Triásico, hace unos 220 millones de años (Tucker y Benton, 1982). Particularmente, los Crocodylia aparecen por primera vez en el registro fósil a fines del Mesozoico, durante el Cretácico tardío. Los taxones que se encuentran en la actualidad están representados por tres familias, los Alligatoroidea (caimanes, aligatores), los Crocodyloidea (cocodrilos) y los Gavialoidea (gavial) (Fig. III 1). Los Crocodylia poseen hábitos anfibios, y están presentes en casi todos los tipos de hábitats de agua dulce de los trópicos, subtropicos y ciertas regiones templadas de América, África, Asia y Australasia (Martin, 2008; Grigg y Kirshner, 2015).

Particularmente los Alligatoroidea y Crocodyloidea divergieron en el Cretácico tardío (Grigg y Kirshner, 2015). Desde el Mioceno superior en adelante, dos linajes de eusuquios se registran en América del Sur, Gavialoidea y Alligatoroidea, distribuidos principalmente en la región de la Amazonía Panamericana (sensu Hoorn et al., 2010; Bona et al., 2013). De ambos grupos, el más diverso en la actualidad es Alligatoroidea, con casi todas sus especies agrupadas en el clado Caimaninae (p.ej., Bona et al., 2018a). Estos últimos presentan un rango de distribución latitudinal más amplio que el resto de los Crocodylia y poseen una extensa distribución en América del Sur (Grigg y Kirshner, 2015). En Argentina están representados por dos especies: *Caiman yacare* y *Caiman latirostris* (p.ej., Brochu, 2003). *Caiman latirostris* se distribuye en gran parte de la región sureste de América del Sur, ocupando ríos, manglares y humedales de Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay (Moulton et al., 1999; Coutinho et al., 2013; Grigg y Kirshner, 2015; Fig. III 2). Los adultos alcanzan un tamaño promedio de entre 1,5 y 2,0 m de longitud total. Si bien las hembras no suelen superar los 1,7 y 1,8 m, los machos pueden alcanzar los 2,3 e incluso los 3,5 m de longitud total (Brazaitis, 1973; Micucci y Waller, 1995; Verdade et al., 2010). Por su parte, *Caiman yacare* se encuentra en las regiones inundadas del noreste y oriente de Bolivia, en el Pantanal de la Amazonía brasileña, en los sistemas fluviales del Paraná en Paraguay y en el noreste de Argentina (Farias et al., 2013; Grigg y Kirshner, 2015; Fig. III 2).



Los adultos alcanzan un tamaño promedio de entre 2–2.5 m, y las hembras 1.4 m (Grigg y Kirshner, 2015).

En relación a su registro fósil, los cocodrilos muchas veces se preservan a partir de restos fragmentarios, y la mayoría de las especies extintas están diagnosticadas principalmente a partir de caracteres del cráneo. Esto conlleva a que, si bien en muchos casos se cuenta con elementos del esqueleto postcraneal, no es posible realizar asignaciones sistemáticas a nivel de especie, e incluso de género. Los registros más antiguos de Crocodylia en América del Sur corresponden al Cretácico tardío (Maastrichtiano)-Paleoceno temprano (Daniano) de Argentina y Bolivia, (p.ej., el gavialoideo *Dolichochampsa minima* y los aligatóridos Caimaninae, como *Eocaiman palaeocenicus*, *Protocaiman peligrensis*, *Necrosuchus ionensis*; Bona, 2007; Bona y Barrios, 2015; Bona et al., 2018a; b; Jouve et al., 2020). Si bien durante el paleógeno el registro sudamericano de cocodrilos es aislado y en muchos casos extremadamente fragmentario, sin dudas el momento de mayor diversificación taxonómica y morfológica del grupo es en el Neógeno, particularmente en el Mioceno, en donde se registra la mayor disparidad en tamaños corporales y los mayores tamaños alcanzados por este linaje. Se han registrado desde formas de aligatóridos pequeñas, de 1.5 a 2 metros de longitud, como *Globidentosuchus*, a formas gigantes de 8 a 12 metros aproximadamente, como *Mousaruchus* y *Purussaurus* (Scheyer et al., 2013; Salas Gismondi et al., 2015; Cidade et al., 2017). Cabe mencionar que ciertas especies paleocenas (p.ej., *Eocaiman*, *Protocaiman*), estrechamente relacionadas con los caimanes, eran mucho más grandes que los caimanes actuales, y que en el Mioceno se registran especies gigantes como *Caiman gasparinae* y *Caiman lutescens* (p.ej., Bona y Paulina Carabajal, 2013; Bona y Barrios, 2015). Tanto estas últimas especies, como los materiales de caimanes indeterminados analizados en esta tesis, provienen de niveles del Mioceno, 'Mesopotamiense' o 'Conglomerado osífero' (ver Cione et al., 2005), unidad que aflora en los márgenes del Río Paraná, entre las proximidades de las ciudades de Ituzaingó (Provincia de Corrientes) y Paraná (Provincia de Entre Ríos) (Fig. II 2) (ver también Herbst, 1971; Bona et al., 2013).

III.1.2- Microestructura ósea de caimanes actuales y fósiles

Los cocodrilidos representan un grupo pequeño y relativamente homogéneo de arcosaurios que se caracterizan por un tamaño corporal grande, madurez tardía, vida reproductiva prolongada (ver Thorbjarnarson, 1996). Foote (1911), Enlow y Brown (1956) fueron unos de los primeros que describieron la histología de huesos largos y osteodermos de cocodrilos. Desde entonces, fueron numerosos los estudios realizados en este grupo (p.ej., de Buffrénil, 1982; Hutton, 1986; Tucker, 1997; Erickson y Brochu, 1999; Horner et al.,



1999; Schwimmer, 2002; Lee, 2004; Tumarkin-Deratzian, 2007; Klein et al., 2009; Woodward et al., 2011; 2014). Sin embargo, hasta el momento sólo el estudio realizado por Andrade et al. (2018) aborda la dinámica de crecimiento y la fisiología en caimanes (*Caiman yacare* y *Caiman* sp.).

Típicamente, se considera que los cocodrilomorfos actuales depositan tejido óseo con un patrón zonal (con presencia de zonas y annuli; Reid, 1996; de Ricqlès et al., 2003; Tumarkin-Deratzian, 2007; Company y Pereda-Suberbiola, 2017). Sin embargo, este patrón óseo no siempre se observa (Klein et al., 2009). En Crocodyliformes basales, como *Hesperosuchus*, se observó un patrón de tejido óseo semejante al de los cocodrilos actuales, y característico de un crecimiento lento en todas las etapas de la ontogenia. En Crocodyliformes no Mesoeucrocodylia, como *Terrestrisuchus* se evidenció tejido fibrolamelar en la corteza interna (de Ricqlès et al., 2003; Padian et al., 2004). Dentro de Mesoeucrocodylia, la mayoría de los trabajos acerca de la microestructura ósea de huesos largos y la dinámica de crecimiento están centrados en Crocodylia (neosuquios) y fundamentalmente en formas actuales (p.ej., *Alligator mississippiensis*, *Crocodylus niloticus*, *Gavialis gangeticus*, *Dyrosaurid*, *Caiman*, *Susisuchus anatoceps*; Wink et al., 1987; Hutton, 1986; Peabody, 1961; Tucker, 1997; Lee, 2004; Tumarkin-Deratzian, 2007; Woodward et al., 2011; 2014; Andrade y Sayao, 2014; Sayao et al., 2016). En estos trabajos se reporta la preponderancia de tejido de tipo pseudolamelar, indicando una dinámica de crecimiento lenta para la mayoría de las especies. No obstante, la presencia de tejido fibrolamelar ha sido observada en ejemplares en cautiverio, en juveniles y adultos silvestres y en individuos enfermos (p.ej., *Caiman yacare*, *Alligator mississippiensis*, *Leidyosuchus*, *Crocodylus* sp., *Crocodylus johnstoni*, *Crocodylus porosus*, *Acynodon* sp.; Enlow, 1969; Chabreck y Joanen, 1979; Horner et al., 2001; de Ricqlès et al., 2003; Padian et al., 2004; Tumarkin-Deratzian, 2007; Werning, 2013; Woodward et al., 2014; Company y Pereda-Suberbiola, 2017; Andrade et al., 2018). Al respecto, Andrade et al. (2018) no solo reportan tejido fibrolamelar, sino que dicho tejido fue depositado durante al menos los primeros cuatro años de vida del caimán. La correlación entre la organización de la matriz ósea y la dinámica de crecimiento ha sido sustentada en géneros de crocodyliformes como *Alligator* (Woodward et al., 2011; 2014), *Crocodylus* (Hutton, 1986), *Gavialis* (de Buffrénil, 1982) y *Caiman* (Andrade et al., 2018).

Se han realizado abundantes estudios de estimación de edad en cocodrilomorfos, y muchos han validado la correlación entre las variaciones estacionales y los ciclos de crecimiento (p.ej., de Buffrénil y Buffetaut, 1981; Hutton, 1986; Tucker, 1997; Woodward et al., 2014; Andrade et al., 2018). En algunos casos, se ha establecido la periodicidad anual de la formación de las marcas de crecimiento en *Crocodylus* (Hutton, 1986; Tucker, 1997) y *Caiman yacare* y *Caiman* sp. (Andrade et al., 2018). Estos autores demostraron que,



durante el invierno las tasas de crecimiento disminuyen, por lo que se depositan annuli o líneas de crecimiento detenido, y durante el verano las tasas son rápidas y se depositan zonas. Sin embargo, existen estudios donde se observó que las marcas de crecimiento no se depositarían anualmente (p.ej., Klein et al., 2009). Al igual que en otros grupos de tetrápodos, el conteo de marcas de crecimiento generalmente se hace en cortes histológicos de húmero y fémur. La bibliografía existente en relación a la utilización de osteodermos de cocodrilos para análisis esqueletocronológico es contradictoria. La comparación entre el conteo de las marcas de crecimiento entre fémur y osteodermos es coincidente sólo en algunos casos (*Crocodylus johnstoni*, ver Tucker, 1997), mientras que en otros casos, los conteos en osteodermos brindan mejores resultados que en elementos apendiculares como el fémur (*Crocodylus niloticus*, Games, 1990) o viceversa (*Alligator mississippiensis*, ver Tucker, 1997). En este contexto es importante tener en cuenta que los osteodermos de las hembras que han alcanzado la madurez sexual sufren una importante remodelación ósea, por lo que no son adecuados para análisis esqueletocronológicos (Hutton, 1986; Tucker, 1997; Klein et al., 2009). En las hembras grávidas de cocodrilos existe un aumento en la concentración de calcio en el plasma lo cual podría causar un aumento de la porosidad ósea (Elsey y Wink, 1986; Wink y Elsey, 1986; Wink et al., 1987; Kofron, 1990). Por otro lado, Woodward et al. (2014) destacan la complejidad que existe en el reconocimiento de las marcas de crecimiento en los osteodermos cuando hay abundantes fibras de Sharpey (estructuras abundantes en las osificaciones dérmicas).

Si bien en general los cocodrilos poseen un crecimiento lento, el mismo está caracterizado por ser cíclico con períodos de mayor y menor tasa de crecimiento. En general los saurópsidos no avianos, y particularmente los cocodrilos, presentan un crecimiento relativamente rápido hasta el momento en el que alcanzan la madurez sexual y luego el mismo disminuye gradualmente (Grigg y Kirshner, 2015). Sin embargo, existen algunas excepciones, donde se registró un crecimiento relativamente lento en ejemplares juveniles (Woodward et al., 2014; Company y Pereda-Suberbiola, 2017). Cabe mencionar que el crecimiento de los cocodrilos se encuentra altamente condicionado por fluctuaciones ambientales, estacionalidad, oferta alimentaria, comportamiento, hábitat y sexo (Webb et al., 1978; Chabreck y Joanen, 1979; Magnusson y Taylor, 1981; Webb et al., 1983; Delany y Abercrombie, 1986; Hutton, 1987; Jacobsen y Kushlan, 1989; Rootes et al., 1991; Tucker et al., 2006). Particularmente, los taxones con un amplio rango latitudinal (p.ej., *Alligator mississippiensis*, *Caiman latirostris*) crecen más lentamente en las regiones más frías y más rápido en las más cálidas, pudiendo alcanzar mayores tamaños (Jacobsen y Kushlan, 1989; Grigg y Kirshner, 2015). Por otro lado, las tasas de crecimiento estudiadas en diferentes especies de cocodrilos con distintos tamaños corporales finales han revelado que en general las especies más pequeñas poseen mayores tasas de crecimiento que las más



grandes (ver Grigg y Kirshner, 2015). Las tasas de crecimiento fueron calculadas principalmente en *Alligator mississippiensis*, aunque también existen datos para *Crocodylus niloticus* (Cubo et al., 2012; Padian et al., 2004; Padian et al., 2001; Woodward et al., 2014). En ambos casos se reportan tasas de crecimiento semejantes. Particularmente para el caso de las especies estudiadas aquí, un estudio efectuado por Prado y Vega (2005) registra que *Caiman yacare* posee un crecimiento en longitud (LHC) más rápido que *Caiman latirostris*.

En especies de cocodrilos donde se han estudiado curvas de crecimiento y/o la microestructura de huesos largos de individuos de ambos sexos, se han reportado mayores tasas de crecimiento en los machos que en las hembras (p.ej., Werning, 2013; Chabreck y Joanen, 1979). Asimismo, se evidenciaron mayores tasas de remodelación ósea en los fémures de las hembras, en comparación con los de los machos (Elsy y Wink 1986; Wink y Elsey, 1986; Wink et al., 1987; Kofron, 1990). Por otro lado, como fue mencionado en el Capítulo I, cuando un individuo llega a la madurez somática, éste deja de crecer, hecho que se evidencia en la corteza ósea por la presencia de un sistema fundamental externo, o SFE. Aunque inicialmente se ha considerado que los cocodrilomorfos poseían un crecimiento indeterminado, y por ende no deberían formar una SFE (Sayão, et al., 2016), existen varios registros de la presencia de esta capa en formas actuales y extintas (Klein et al., 2009; Woodward et al., 2011; Scheyer, 2014; Andrade et al., 2015; Company y Pereda-Suberbiola, 2017), validando el carácter determinado del crecimiento. Esto además se encontraría sustentado por estudios de captura y re-captura realizado en ejemplares de *Alligator mississippiensis*, donde se evidencia que el crecimiento se detiene al alcanzar un tamaño determinado, es decir, alcanzan la maduración somática (Wilkinson et al., 2016).

Como se mencionó en otros capítulos de esta tesis, otro de los aspectos a analizar en la microestructura ósea es la presencia de fibras de Sharpey, como un correlato de la unión muscular a la matriz ósea. Al igual que en otros grupos de tetrápodos, los patrones de las fibras de Sharpey presentes en los miembros anteriores y posteriores de los caimanes, podrían tener un importante correlato con sus hábitos locomotores. Si bien con respecto a este tópico existen para cocodrilos más contribuciones que en, por ejemplo, tortugas, el número de las mismas sigue siendo de todas formas exiguo (Suzuki et al., 2003; Petermann y Sander, 2013).

La correlación entre la organización de la matriz ósea y la dinámica de crecimiento ha sido establecida en taxones tanto actuales (Hutton, 1986; Woodward et al., 2011; Andrade et al., 2018) como fósiles (Hua y de Buffrénil, 1996; Hill, 2010; Cubo et al., 2017; Andrade y Sayão, 2014; Sayão et al., 2016). Existen estudios osteohistológicos de huesos largos de distintos taxones extintos de Notosuchia (*Iberosuchus*, Cubo et al., 2017; *Pepesuchus deiseae*, Sena et al., 2018) y Neosuchia (Thalattosuchia, Hua y de Buffrénil, 1996; Dyrosauridae, Andrade y Sayão, 2014; Eusuchia, Andrade et al., 2018). Al momento



solo existe información osteohistológica publicada sobre ejemplares actuales de *Caiman yacare* y fósiles de *Caiman* sp (Andrade et al., 2018). Como se mencionó previamente, la diversidad de tamaños corporales y morfologías presentes en los cocodrilos es extraordinariamente alta. Si bien en el registro fósil de Alligatoidea se registran formas gigantes, en la actualidad su tamaño corporal no supera los 6 m (p.ej., *Melanosuchus niger*, *Alligator mississippiensis*). En los saurópsidos ectotermos, los tamaños corporales están relacionados directamente con el plan corporal, la fisiología, la historia de vida de cada especie o individuo y las condiciones ambientales (clima, oferta alimentaria, etc.; Klein y Sander, 2007). La amplia diversidad de formas y tamaños corporales registrada en cocodrilos plantea un escenario interesante para analizar la evolución del tamaño corporal, a partir del estudio de la dinámica de crecimiento (p.ej., Sander et al., 2004). El estudio de los mecanismos que llevaron a las distintas especies extintas de *Caiman* a tener mayores tamaños corporales que las especies actuales resulta importante para comprender la evolución de la variación de tamaño corporal en este género (H10 y 11, Capítulo I).

En este capítulo se describe la histología ósea y microanatomía de caimanes actuales y fósiles (*Caiman latirostris*, *Caiman yacare* y *Caiman* sp.) según los objetivos e hipótesis de trabajo planteados para este estudio (Capítulo I). Además, a fin de reconocer marcas osteohistológicas vinculadas a tejidos blandos (tendones y ligamentos) e identificar las diferencias entre los distintos grupos (Obj. 6; Capítulo I), se describió la miología del estilopodio anterior y posterior y su correlato con estructuras histológicas (i.e., fibras de Sharpey). Se estudió la variación intraelemental, ontogenética e interespecífica de la microanatomía e histología de las especies actuales y fósiles (Objs. 1, 2; Capítulo I). Se analizaron las tasas de crecimiento relativas y absolutas de algunos elementos óseos en cada especie y se realizaron inferencias sobre la historia de vida de cada individuo (Objs. 4 y 5; Capítulo I) Los resultados obtenidos en formas actuales fueron utilizados para interpretar la historia de vida de los especímenes fósiles aquí estudiados y para analizar relación entre la dinámica de crecimiento y el del tamaño corporal en caimanes (Objs. 7 y 8; Capítulo I).

III.2- DESCRIPCIONES OSTEOHISTOLÓGICAS

III.2.1- Osteohistología de *Caiman latirostris*

A continuación se presentan las descripciones histológicas de los elementos postcraneales de los ejemplares analizados, que corresponden a un individuo juvenil (MLPR-6771) y a uno adulto (MLPR-6770). Dichas descripciones están realizadas de forma comparativa por lo que solo se detallan, en el caso de que existan, las diferencias encontradas entre juvenil y



adulto. De la misma forma, en los casos donde se estudiaron varios elementos de un mismo tipo de hueso, solo se detallan las diferencias encontradas entre elementos. Asimismo, en las tablas III 1- III 4 se presentan los resultados cuantitativos en relación con la expansión medular, esqueletocronología, retrocálculo y tasas de crecimiento de cada individuo. Cabe recordar que en el ejemplar adulto no se ha recuperado la cola, por lo que las descripciones de las vértebras caudales y chevrones corresponden solo al ejemplar juvenil. Por la misma razón, la descripción de la interclavícula sólo corresponde al ejemplar juvenil (Ver materiales y métodos, Capítulo I).

III.2.1.1- Vértebras cervicales I y II

Cuerpo vertebral. La cavidad está formada por tejido trabecular, el cual se extiende hasta el borde subperiosteal en el área dorsal. La corteza es delgada y su grosor es homogéneo. El margen subperiosteal de la vértebra II del juvenil tiene aspecto festoneado (Fig. III 3A y B). El tejido primario es de tipo entretejido con cierto grado de ordenamiento de las fibras en el juvenil (Fig. III 3C). La matriz en el adulto está dominada principalmente por tejido pseudolamelar y pseudolamelar cruzado (Fig. III 3D). El grado de organización de las fibras es mayor en la corteza interna y externa del adulto (Fig. III 3E). La morfología y organización espacial de las lagunas de osteocitos varía en las distintas vértebras cervicales del juvenil (p.ej., redondeadas y erráticas en la vértebra I). Estas lagunas en el adulto son mayormente alargadas y están distribuidas de forma homogénea, salvo en la corteza media donde son redondeadas y están distribuidas de forma erráticas. En el juvenil se aprecian abundantes canales vasculares longitudinales y radiales en toda la corteza, alguno de los cuales contactan con el borde perimedular y/o con el subperiosteal. Por el contrario, en el adulto la corteza está mucho menos vascularizada. Se evidencian numerosos espacios de reabsorción en ambos ejemplares. Estos espacios son particularmente abundantes en la corteza media del adulto. En algunos sectores de la región perimedular del adulto se aprecia tejido esponjoso compactado. Se observan fibras de Sharpey en prácticamente toda la corteza, las cuales penetran en una única dirección (Fig. III 3F y G) y poseen una densidad media. Mientras que en el juvenil no se observan marcas de crecimiento, se identificaron entre 4 y 6 en el adulto (Tabla III 2). La distancia relativa entre las marcas es variable.

Espina neural. Mientras que la cavidad medular contiene tejido esponjoso en el adulto, el juvenil carece de dicho tejido. El grosor de la corteza es relativamente homogéneo en ambos ejemplares. Mientras que el juvenil posee una matriz pseudolamelar con fibras paralelas al eje principal de la espina, la misma es pseudolamelar cruzada y lamelar con fibras paralelas y concéntricas en el adulto. (Fig. III 3H). La organización de las fibras en el



adulto aumenta hacia la corteza externa. Si bien la morfología de las lagunas es diferente en ambos ejemplares (redondeadas en el juvenil, y redondeadas y alargadas en el adulto), la distribución espacial de las mismas es homogénea en ambos. Además, se observan en ambos individuos lagunas alargadas en sentido paralelo a la orientación de las fibras de Sharpey. Se identifica tejido secundario de tipo esponjoso compactado en la región perimedular (Fig. III 3I), que se extiende hasta el margen subperiosteal en algunos casos. Los canales vasculares son de tipo longitudinal siendo más abundantes en el juvenil que en el adulto, el cual es, prácticamente avascular. Asimismo, en el juvenil se observan abundantes espacios de reabsorción, que se distribuyen en toda la corteza. Se reconocen fibras de Sharpey con una o varias orientaciones (Fig. III 3J y K) y con una densidad media-alta. En algunas regiones las fibras no contactan con la corteza externa. Se distinguen 2 posibles marcas de crecimiento en el juvenil y 6 en el adulto (Tabla III 2). Dichas marcas se encuentran mayormente equidistantes entre sí.

III.2.1.2- Vértebras troncales I y II

Cuerpo vertebral. La microanatomía del cuerpo de las vértebras troncales es esencialmente la misma que la de las vértebras cervicales. Poseen una cavidad medular formada por tejido trabecular y circundada por una corteza delgada. El hueso primario que predomina es entretejido en el juvenil (Fig. III 3L) y pseudolamelar en el adulto. La organización espacial y la orientación de las fibras intrínsecas es variable en ambos ejemplares (Fig. III 3M). Mientras que en el ejemplar juvenil la orientación de las fibras intrínsecas es principalmente paralela al eje anteroposterior del elemento, las mismas se orientan de forma tanto paralela como concéntrica en el adulto. En el juvenil, las lagunas de osteocitos son mayormente redondeadas y están distribuidas de forma errática. Por su parte, el adulto posee lagunas tanto alargadas y organizadas homogéneamente (corteza media y externa) como redondeadas y erráticas (corteza interna). Los canales vasculares (longitudinales y radiales) ocupan toda la corteza en el juvenil y mayormente la corteza medial en el adulto. Sin embargo, en ambos ejemplares, los canales radiales contactan con la superficie subperiosteal. Se observan abundantes espacios de reabsorción en la corteza media e interna del adulto. Mientras que las fibras de Sharpey se encuentran distribuidas en parches en el juvenil, las mismas se extienden de forma continua en toda la corteza del adulto. Si bien estas fibras poseen una densidad baja en el juvenil, la misma varía entre baja y media en el adulto. En ambos ejemplares, las fibras poseen una única orientación. No se observan marcas de crecimiento en el juvenil. Por su parte, el adulto posee entre 3 y 5 marcas de crecimiento, las cuales se encuentran relativamente equidistantes entre sí (Tabla III 2).



Espina neural. La cavidad medular es muy amplia. Ésta casi contacta con el margen subperiosteal de la corteza del ejemplar juvenil. El grosor de la corteza está reducido en ambos ejemplares. El tejido primario que predomina es pseudolamelar/lamelar. Las lagunas de osteocitos poseen diversas morfologías y en general están distribuidas de forma errática. Se evidencia tejido secundario de tipo esponjoso compactado (Fig. III 3N), el cual contacta con el margen subperiosteal en algunas regiones de la espina del juvenil. Ambos ejemplares poseen una corteza avascular. Si bien en el juvenil las fibras de Sharpey tienen una única orientación, las mismas exhiben una o varias orientaciones en el adulto (Fig. III 3O). En el juvenil se observan 2 marcas de crecimiento y 5 en el adulto (Tabla III 2). Dichas marcas son equidistantes entre sí.

III.2.1.3- Vértebras caudales I y II

Cuerpo vertebral. Mientras que la cavidad medular posee trabéculas en formación en la vértebra I, la vértebra II carece de dicho tejido. El grosor de la corteza es relativamente homogéneo en ambas vértebras. La matriz es de tipo pseudolamelar con fibras mayormente concéntricas al eje principal de las vértebras. La morfología de las lagunas de osteocitos es altamente variable y su distribución espacial es errática en ambas vértebras (Fig. III 3P). En algunas regiones se reconoce una capa circunferencial interna formada por tejido lamelar secundario cuyas fibras se disponen de forma paralela y concéntrica (Fig. III 3Q). Se evidencian abundantes canales vasculares principalmente longitudinales, aunque también se aprecian canales oblicuos y radiales. Algunos canales contactan con el margen subperiosteal. Las fibras de Sharpey se distribuyen en parches en las áreas lateral, dorsal y ventral. Dichas fibras poseen una única orientación y la densidad de las mismas es máxima (alta) en el área dorsal. Se evidencian entre 2 y 3 marcas de crecimiento (Tabla III 2).

Espina neural. La cavidad medular contiene no posee tejido esponjoso. La corteza que circunda la cavidad medular posee un grosor relativamente homogéneo (Fig. III 4A). La matriz primaria es de tipo pseudolamelar cuyas fibras son paralelas en la corteza media y concéntricas en la externa. Las lagunas de osteocitos son principalmente redondeadas y su distribución espacial es más bien homogénea. Si bien la espina neural de la vértebra I posee canales vasculares longitudinales (Fig. III 4B), la espina neural de la vértebra II es avascular. Se observan algunos espacios de reabsorción en la espina neural de la vértebra I. Con respecto al tejido secundario, se puede apreciar hueso esponjoso compactado en la espina neural de la vértebra II y una capa circunferencial interna en la espina neural de la vértebra I. Las fibras de Sharpey poseen una o varias orientaciones, y su densidad varía de media a media-alta (Fig. III 4B). Se contabilizaron aproximadamente 4 marcas de crecimiento cuya distancia relativa es variable (Tabla III 2).



III.2.1.4- Costillas cervicales I y II

La cavidad medular está conformada por numerosos espacios intertrabeculares y está circundada por una corteza cuyo grosor tiende a reducirse en la región ventral. Mientras que la matriz primaria que predomina en el adulto es pseudolamelar (Fig. III 4C), la misma es pseudolamelar y entretejida en el juvenil. Si bien en ambos individuos la orientación de las fibras varía entre concéntrica y paralela al eje mayor del elemento según la región, dicha variación está más acentuada en el juvenil. Las lagunas de osteocitos poseen diversas morfologías. Ambos ejemplares ostentan una corteza avascular. La región perimedular de la costilla del juvenil exhibe tejido esponjoso compactado (Fig. III 4C). Mientras que las fibras de Sharpey tienen una o varias orientaciones y una densidad media en el adulto, las mismas poseen una única orientación y una densidad media-baja en el juvenil. Se identificaron 2 posibles marcas de crecimiento en el juvenil y entre 6 y 8 en el adulto (Tabla III 2). Las marcas observadas en el adulto poseen una distancia variable.

III.2.1.5- Costillas troncales I y II

Porción proximal. Mientras que la región medular no exhibe hueso trabecular en el juvenil, la misma está invadida por hueso esponjoso en el adulto. El grosor de la corteza es relativamente homogéneo en toda la circunferencia. La matriz es de tipo pseudolamelar con fibras intrínsecas paralelas al eje principal de la vértebra. Las lagunas de osteocitos tienen forma redondeada y su distribución espacial es variable en ambos ejemplares. Mientras que las costillas del juvenil poseen canales vasculares de tipo longitudinal, la corteza es avascular en el adulto. Se evidencian espacios de reabsorción en la región perimedular. Las fibras de Sharpey se distribuyen en prácticamente en toda la corteza. Dichas fibras se orientan en una o dos orientaciones según la región y poseen una densidad media. Se reconocieron 3 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 10 y 11 en el adulto (Tabla III 2). Dichas marcas son tanto annuli como líneas de crecimiento detenido y las mismas son equidistantes (Fig. III 4D).

Porción distal. Dependiendo del ejemplar, la región medular contiene numerosas trabéculas en formación o bien carece de las mismas. La matriz primaria es de tipo pseudolamelar (Fig. III 4E y F) en ambos ejemplares. Si bien en ambos ejemplares las fibras están orientadas paralelas al eje principal de las costillas, las mismas se encuentran más organizadas en el adulto. Las lagunas de osteocitos tienen mayormente forma redondeada; siendo más numerosas en la corteza interna. Mientras que en el juvenil predominan canales vasculares longitudinales, la corteza del adulto es avascular. Se evidencian espacios de reabsorción en ambos ejemplares, aunque éstos son más abundantes en el juvenil. En la



corteza interna y media del juvenil se distingue tejido esponjoso compactado (Fig. III 4E). Se observan fibras de Sharpey en toda la corteza, orientándose en una o varias direcciones. En el juvenil se contabilizaron entre 1 y 2 marcas de crecimiento y en el adulto entre 10 y 13 (Tabla III 2; Fig. III 4F). La distancia relativa de las marcas de crecimiento del adulto disminuye sutilmente hacia la corteza externa. Además, hay algunas marcas que son dobles o triples.

III.2.1.6- Chevrone I y II

No se observa cavidad medular ya que la muestra es compacta. El tejido es de tipo pseudolamelar (Fig. III 4G y H) con fibras perpendiculares a margen subperiosteal. Las lagunas de osteocitos son redondeadas en toda la corteza y están distribuidas de forma errática. Se observan abundantes canales vasculares longitudinales, algunos anastomosados. Algunos de los canales vasculares contactan con el margen subperiosteal. Se aprecian espacios de reabsorción, los cuales son poco numerosos. Se evidencian abundantes fibras de Sharpey, las cuales penetran en una o en varias direcciones (Fig. III 4G y H) y poseen una densidad media. No se observan marcas de crecimiento.

III.2.1.7- Interclavícula

La cavidad medular está circundada por una corteza de grosor homogéneo. El tejido en la corteza media y externa es de tipo pseudolamelar, mientras que en la corteza interna es esponjoso compactado. Las lagunas de osteocitos del tejido primario no presentan una forma determinada y se encuentran altamente desorganizadas. Se observan numerosos espacios de reabsorción. Las fibras de Sharpey penetran en parches generalmente en más de una dirección. No se observan marcas de crecimiento.

III.2.1.8- Escápula

La cavidad medular está invadida por relativamente pocas trabéculas en el juvenil, las cuales son mucho más abundantes en el adulto. El grosor de la corteza es relativamente homogéneo en ambos ejemplares. Mientras que la matriz del juvenil varía entre entretejida y pseudolamelar, la misma es sólo pseudolamelar en el adulto (Fig. III 4I y J). Si bien las fibras están orientadas mayormente en sentido paralelo al eje principal de la escápula, las mismas se orientan concéntricamente en algunas regiones. Las lagunas de osteocitos tienen principalmente forma redondeada en ambos ejemplares. Su distribución es errática en el juvenil y homogénea en el adulto (Fig. III 4I-L). Predominan canales vasculares longitudinales y radiales (Fig. III 4I-L), algunos de los cuales se encuentran anastomosados con canales oblicuos. La densidad de los canales es mayor en el juvenil, en el cual los mismos contactan con el margen subperiosteal (Fig. III 4K). Por su parte, el adulto posee



canales sólo hasta la corteza media y se encuentran levemente alineados este sí (Fig. III 4J). Los espacios de reabsorción son abundantes en el adulto. Las fibras de Sharpey que se evidencian en prácticamente en toda la corteza poseen una única o varias orientaciones (Fig. III 4K y L). La densidad de las fibras extrínsecas es máxima (alta) en el área medial del juvenil y antero-medial del adulto (Fig. III 4I). Se contabilizaron entre 2 y 3 posibles marcas de crecimiento en el juvenil y entre 8 y 11 en el adulto (Tabla III 2; Fig. III 4J). La distancia entre las marcas de este último disminuye hacia la corteza externa y la quinta marca es un annulus.

III.2.1.9- Coracoides

La cavidad medular contiene trabéculas óseas, las cuales son mucho más abundantes en el adulto que en el juvenil. Mientras que el grosor de la corteza es prácticamente homogéneo en el adulto, el mismo tiende a reducirse hacia el área lateral en el juvenil. El tejido primario del juvenil varía entre pseudolamelar (área medial y anterior) y entretrejido (área lateral; Fig. III 4M). Si bien la matriz que predomina en el adulto es de tipo pseudolamelar (Fig. III 4N), existen regiones donde la profunda densidad de fibras de Sharpey imposibilita la caracterización tipológica de la matriz. La morfología de las lagunas de osteocitos es principalmente redondeada en ambos ejemplares, salvo en el área posterior del juvenil y en la corteza externa del adulto, donde son alargadas y paralelas a las fibras de Sharpey y alargadas y paralelas al margen subperiosteal respectivamente (Fig. III 4M y N). Mientras que las áreas medial y postero-medial del juvenil y lateral del adulto son avasculares, el resto del coracoides posee canales longitudinales y radiales. La vascularización es más elevada en el juvenil, en el cual los canales contactan con el margen subperiosteal. En el adulto la densidad de canales decrece hacia la corteza externa y algunos de los canales están organizados en osteonas. La presencia de espacios de reabsorción en el adulto es mayor que en el juvenil. Se evidencian fibras de Sharpey en prácticamente toda la corteza, las cuales penetran en una o en varias direcciones. Las fibras son más abundantes (densidad alta) en algunos sectores del área lateral de ambos ejemplares. Se identificaron entre 4 y 5 posibles marcas de crecimiento en el juvenil y entre 6 y 10 en el adulto (Tabla III 2). La distancia entre las marcas disminuye hacia la corteza externa (Fig. III 4N).

III.2.1.10- Húmero

Metáfisis proximal. La cavidad medular es amplia y está invadida por trabéculas óseas (Tabla III 1). El grosor de la corteza es menor en el área anterior. La matriz primaria es mayormente de tipo entretrejido en toda la corteza del juvenil (Fig. III 4O y P). Por su parte, el adulto posee principalmente una matriz pseudolamelar, aunque la organización de las fibras es variable, siendo mayor en la corteza externa (Fig. III 5A y B). En ambos ejemplares



predominan lagunas de osteocitos de aspecto redondeado cuyo patrón de distribución es homogéneo hacia la corteza externa (dicho patrón está acentuado en el adulto). Mientras que en el juvenil los canales vasculares son sólo longitudinales, los mismos son longitudinales, circunferenciales, radiales y oblicuos en el adulto. La densidad de canales es más elevada en el juvenil que en el adulto. En este último, algunos canales están organizados en osteonas. Mientras que los canales vasculares alcanzan (y eventualmente contactan) con el margen subperiosteal en el juvenil, la corteza externa del adulto es prácticamente avascular (Figs. III 4O, P III 5A y B). Se aprecian espacios de reabsorción en la región perimedular, principalmente en el área posterior. En varios sectores se observa una línea de reabsorción y tejido esponjoso compactado. En el juvenil, se evidencian fibras de Sharpey orientadas de forma oblicua en la corteza interna del área lateral (64° - 89° , \bar{x} : 76° ; Fig. III 4O) y en la corteza externa del área postero-lateral (69° - 91° , \bar{x} : 82°). Estas fibras extrínsecas se distribuyen de manera uniforme en toda la corteza del adulto. Su orientación resulta entrecruzada (i.e., más de una dirección en la misma área) en el área antero-lateral y unidireccional en el resto de la corteza (49° - 94° , \bar{x} : 74° área medial; 51° - 75° , \bar{x} : 60° área posterior; 78° - 95° , \bar{x} : 85° área postero-lateral; 23° - 40° , \bar{x} : 34° área lateral). La densidad de fibras es alta especialmente en el área postero-lateral (Fig. III 5C). Mientras que en el juvenil se identifican 3 marcas de crecimiento, en el adulto se evidenciaron entre 8 y 10 marcas (Tabla III 2; Fig. III 5C).

Diáfisis. La cavidad medular es reducida (Tabla III 1; Fig. III 5D) y está circundada por una corteza cuyo grosor es homogéneo. Si bien la matriz que predomina en ambos ejemplares es de tipo pseudolamelar, la orientación y organización de las fibras es más variable en el juvenil que en el adulto (Fig. III 5D-F). Además, en este último también se observa una matriz pseudolamelar cruzada. Las lagunas de osteocitos son tanto redondeadas como alargadas en ambos ejemplares; sin embargo, su distribución es distinta en cada uno. Si bien la densidad de canales es mayor en el juvenil, en ambos se observan algunos canales contactando con el margen subperiosteal. Mientras que la densidad de canales es mayormente homogénea en toda la extensión de la corteza del juvenil, la misma decrece gradualmente hacia la periferia en el adulto (Fig. III 5D-F). Los canales son principalmente longitudinales, aunque en el adulto también se observan radiales y circunferenciales. Algunos de los canales longitudinales del adulto están organizados en osteonas primarias. En el juvenil se reconoce una capa circunferencial interna formada por tejido lamelar. En este individuo también se aprecian dos amplios espacios vasculares, posiblemente correspondientes a canales nutricios. Se observan espacios de reabsorción en la corteza interna del adulto. Se evidencian 4 marcas de crecimiento en el juvenil, y entre 11 y 13 en el



adulto (Tabla III 2; Fig. III 5F). La distancia relativa entre las marcas disminuye hacia la corteza externa.

Metáfisis distal. La cavidad medular es amplia y está circundada por una corteza de hueso compacto (Tabla III 1). Ésta última posee un grosor homogéneo en el juvenil, pero tiende a reducirse en las áreas lateral y medial en el adulto. La matriz primaria en el juvenil parece ser entretrejida dada la forma y la distribución espacial de las lagunas de osteocitos y el grado de vascularización. Dicha caracterización tipológica no concuerda con las propiedades ópticas de la matriz, la cual es mayormente birrefringente (Fig. III 5G). Por su parte, el adulto posee una matriz de tipo pseudolamelar cruzado en el cual el grado de organización de las fibras aumenta hacia la corteza externa (Fig. III 5I). Dicho cambio de la organización no se observa en el juvenil. En ambos ejemplares se evidencia tejido secundario de tipo esponjoso compactado en toda la región perimedular (Fig. III 5H e I). Este tejido presenta mayor grosor en las áreas lateral y media, donde incluso contacta con el margen subperiosteal en el caso del juvenil. Se observan líneas de reabsorción orientadas diagonalmente respecto al margen subperiosteal en el juvenil (Fig. III 5H). La densidad de los canales vasculares (longitudinales, radiales y circunferenciales) es más elevada en el juvenil respecto del adulto. Mientras que en el primero, la densidad es homogénea en toda la corteza, en el segundo la misma disminuye hacia la corteza externa y hacia las áreas lateral y medial (Fig. III 5G-I). Algunos de los canales longitudinales de la corteza interna del adulto están organizados en osteonas primarias. Abundantes espacios de reabsorción son evidenciados en la región perimedular. Si bien en el juvenil no se observan claramente las fibras de Sharpey, éstas se distinguen en la corteza interna del adulto. Dichas fibras son delgadas y poseen una densidad variable. Mientras que el juvenil carece de marcas de crecimiento, el adulto exhibe entre 6 y 8 de éstas (Tabla III 2). Dichas marcas disminuyen su distancia relativa hacia la corteza externa.

III.2.1.11- Ulna

La cavidad medular está reducida (Tabla III 1), carece de hueso trabecular y está circundada por una corteza cuyo espesor es homogéneo en el juvenil y variable en el adulto (menor en el área lateral). La matriz es de tipo lamelar en el área medial de ambos ejemplares, (Fig. III 5J). En el resto de la corteza del juvenil la matriz es entretrejida, aunque el nivel de organización de las fibras en algunas regiones es mayor que en otras (Fig. III 5K). Por su parte, el adulto tiene una matriz mayormente de tipo pseudolamelar y pseudolamelar cruzado (Fig. III 5L), aunque en la corteza interna las fibras están pobremente organizadas. Las fibras intrínsecas del adulto tienden a estar más organizadas hacia la corteza externa (Fig. III 5L). Las lagunas de osteocitos varían entre redondeadas y



alargadas y su distribución espacial es variable en ambos ejemplares (p.ej., homogénea en la corteza media y externa del adulto y errática en el juvenil). En la región perimedular se identifica una capa circunferencial interna y tejido esponjoso compactado en ambos ejemplares (Fig. III 5J y K). En esta misma región se observan espacios de reabsorción. Los canales vasculares son longitudinales en el juvenil y se distribuyen homogéneamente en las áreas posterior, anterior y lateral de la corteza, alcanzando incluso el margen subperiosteal en algunos sectores. En el adulto, la vascularización está conformada por canales longitudinales y radiales. El grado de vascularización en este individuo tiende a decrecer hacia la corteza externa, sin embargo, algunos pocos canales alcanzan el margen subperiosteal. En el área posterior del adulto los canales se encuentran alineados entre sí. Si bien las fibras de Sharpey sólo poseen una única orientación en el juvenil, las mismas tienen una o varias orientaciones en el adulto. Se observan 4 posibles marcas de crecimiento en el juvenil y entre 9 y 13 en el adulto (annuli y líneas de crecimiento detenido) (Tabla III 2). La distancia entre dichas marcas decrece hacia la corteza externa.

III.2.1.12- Radio

La cavidad medular está reducida (Tabla III 1) y no contiene hueso trabecular. La corteza tiene el mismo grosor en toda la circunferencia. La caracterización de la matriz del juvenil es compleja ya que el grado de organización de las fibras y de densidad de los canales vasculares es muy variable. En general se observa que las fibras están más organizadas en la corteza interna que en la externa (Fig. III 5M). Este cambio en la organización de las fibras coincide con la presencia de una hilera de canales vasculares longitudinales alineados entre sí (Fig. III 5M). Si bien el patrón observado en el juvenil en relación con la organización de las fibras se repite en el adulto, tal variación es menos notoria en este último (Fig. III 5N). Mientras que las fibras son mayormente concéntricas al eje del radio en el juvenil, las mismas son paralelas en el adulto. La morfología de las lagunas de osteocitos es tanto redondeada como alargada y su distribución espacial es errática en el área antero-lateral en ambos ejemplares. La densidad y organización de los canales vasculares varía en ambos ejemplares, fenómeno que se acentúa aún más en el juvenil. Los canales son radiales y longitudinales en ambos individuos y su mayor densidad se encuentra en el área lateral, siendo el área posterior prácticamente avascular. Los canales vasculares en el juvenil, los cuales son simples, están organizados en hileras concéntricas y contactan con el margen subperiosteal (Fig. III 5M). Por su parte, en el adulto se observan tanto canales simples como osteonas primarias, cuya densidad disminuye hacia la corteza externa (Fig. III 5N). La cavidad medular de ambos ejemplares está revestida por una capa circunferencial interna. Dicha capa está formada por tejido lamelar secundario depositado en más de un episodio de reabsorción y nueva depositación (Fig. III 5M). Se distingue tejido esponjoso



compactado en la región perimedular del adulto. Se reconocen abundantes fibras de Sharpey, las cuales poseen una única orientación. Se observan 6 posibles marcas de crecimiento en el juvenil. Por su parte, el adulto posee entre 9 y 10 marcas de crecimiento (annuli y líneas de crecimiento detenido) (Tabla III 2). La distancia relativa entre marcas de crecimiento sucesivas tiende a disminuir hacia la corteza externa (Fig. III 5N).

III.2.1.13- Ilion

La cavidad medular es amplia y está formada por trabéculas óseas (Tabla III 1). La corteza de tejido compacto es delgada y mantiene un grosor relativamente constante. Si bien la importante densidad de fibras de Sharpey imposibilita la caracterización tipológica de la matriz, la misma parece variar entre entretejida (área ventro-lateral; Fig. III 5O) y lamelar (área dorso-lateral). Por su parte, en el adulto predomina un tejido primario de tipo pseudolamelar (Fig. III 5P). Las lagunas de osteocitos poseen forma tanto alargada como redondeada y la predominancia de una sobre la otra varía a lo largo del corte. Se evidencia tejido secundario de tipo esponjoso compactado en la región perimedular de ambos ejemplares (Fig. III 5O), alcanzando éste el borde subperiosteal del área dorsal en el juvenil. En las áreas lateral y medial de la corteza del juvenil se distinguen canales vasculares longitudinales, algunos de los cuales contactan con el margen subperiosteal. Contrariamente, la corteza del adulto es avascular. Se observan abundantes espacios de reabsorción. Las fibras de Sharpey penetran en una o en varias direcciones y alcanzan el margen perimedular sólo en algunos sectores (Fig. III 5P y Q). Las fibras extrínsecas son particularmente abundantes (densidad alta) en el área medial de ambos ejemplares. No se observan marcas de crecimiento en el juvenil. Por su parte, se contabilizaron entre 4 y 5 marcas de crecimiento en el adulto, dos de las cuales son annuli (Tabla III 2; Fig. III 5P).

III.2.1.14- Pubis

Mientras que la región medular no exhibe hueso trabecular en el juvenil, la misma está invadida por tejido esponjoso en el adulto. La matriz es pseudolamelar en el juvenil y lamelar en el adulto (Fig. III 6A y B). Las fibras intrínsecas están orientadas paralelas al eje principal del pubis en el juvenil y paralelas y concéntricas en el adulto. Las lagunas de osteocitos son mayormente redondeadas y su distribución espacial es homogénea (Fig. III 6A y B). La corteza externa del adulto exhibe un semicírculo concéntrico de tejido caracterizado por una importante densidad de lagunas osteocíticas distribuidas de forma caótica (Fig. III 6B). El mismo está acompañado por una serie de canales vasculares longitudinales alineados entre sí (Fig. III 6B). En el área antero-dorsal del juvenil se observa tejido esponjoso compactado. Se distinguen abundantes espacios de reabsorción en el adulto, los cuales se distribuyen hasta la corteza media. El grado de vascularización del



juvenil es elevado en comparación con el adulto. La orientación de los canales vasculares presentes es principalmente longitudinal, aunque también se evidencian canales radiales (Fig. III 6A). Las fibras de Sharpey se distribuyen en toda la corteza y poseen densidad media-alta en el juvenil y varía de media a media-alta en el adulto. Según la región, las fibras tienen una o varias direcciones según la región en ambos ejemplares. En el juvenil se observa que los canales radiales están orientados paralelos a las fibras de Sharpey y en el adulto se observa una relación con el semicírculo antes mencionado. Se reconocieron entre 1 y 3 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 12 y 14 en el adulto (Tabla III 2). La distancia entre las marcas de crecimiento del adulto decrece hacia la corteza externa.

III.2.1.15- Isquion

En ambos ejemplares la cavidad medular, formada por hueso trabecular, es amplia y está circundada por una corteza sumamente delgada. Mientras que la matriz del juvenil varía entre entretejida (área postero-medial) y pseudolamelar (área lateral), la misma es íntegramente de tipo pseudolamelar en el adulto (Fig. III 6C y D). Las fibras intrínsecas están orientadas paralelas y concéntricas al eje principal del isquion. Si bien las lagunas en el juvenil son alargadas o redondeadas, las mismas son mayormente redondeadas en el adulto. En ambos ejemplares la distribución espacial de las lagunas varía de homogéneo a desigual. Mientras que la corteza del adulto es avascular, la misma posee canales longitudinales, circunferenciales y radiales en el juvenil (Fig. III 6C). Los canales de este último contactan con el margen subperiosteal. En ambos ejemplares se evidencian abundantes espacios de reabsorción y tejido esponjoso compactado en la región perimedular. Las fibras de Sharpey se encuentran sólo en el área anterior del juvenil y en prácticamente toda la corteza del adulto (Fig. III 6D). Dichas fibras se orientan en una única dirección en el juvenil y en una o varias direcciones en el adulto, según la región. Se logran distinguir entre 2 y 3 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 10 y 13 en el adulto (Tabla III 2). La distancia entre dichas marcas disminuye gradualmente hacia la corteza externa en el adulto (Fig. III 6D).

III.2.1.16- Fémur

Metáfisis proximal. La cavidad medular está formada por hueso trabecular y está rodeada por abundantes espacios de reabsorción. La profusa densidad de fibras de Sharpey imposibilita la caracterización tipológica de la matriz (Fig. III 6E y F). La morfología y densidad de las lagunas de osteocitos es altamente diversa, estando estos parámetros también condicionados por la densidad y orientación de las fibras de Sharpey. En la corteza interna se observa tejido esponjoso compactado. Los canales vasculares son mayormente longitudinales en ambos ejemplares, reconociéndose además canales radiales en el adulto.



Mientras que la densidad de canales vasculares se mantiene constante en el juvenil, la misma disminuye hacia la corteza externa del adulto (Fig. III 6E y F). Las fibras de Sharpey aparecen en las áreas anterior y medial del juvenil y en prácticamente toda la corteza del adulto. Dichas fibras penetran en una (44° - 61° , \bar{x} : 53° en el área medial-anterior; 68° - 85° , \bar{x} : 75° en el área medial, Fig. III 6F; 29° - 80° , \bar{x} : 54° en el área medial-posterior; 40° - 96° , \bar{x} : 75° en el área antero-medial) o en múltiples direcciones (área lateral). En este último caso, además de ser oblicuas a la superficie externa son subparalelas al eje principal del fémur (área postero-lateral). En ambos ejemplares, la mayor densidad (densidad alta) de fibras se evidencia en el área anterior. Las marcas de crecimiento contabilizadas fueron entre 2 y 3 en el juvenil y entre 8 y 12 (cuatro annuli) en el adulto (Tabla III 2; Fig. III 6F). La distancia entre dichas marcas decrece hacia la corteza externa.

Diáfisis. La cavidad medular está reducida en ambos ejemplares y está circundada por una corteza de grosor homogéneo (Tabla III 1). En el juvenil, la matriz primaria es de tipo pseudolamelar, donde las fibras intrínsecas son concéntricas al eje mayor del elemento en algunos sectores (Fig. III 6G y H). Por otro lado, en el adulto se observa una posible matriz fibrolamelar en la corteza interna y pseudolamelar en el resto de la corteza (Fig. III 6I). Las fibras intrínsecas se encuentran orientadas mayormente de forma concéntrica y su grado de organización aumenta hacia la corteza externa. Las lagunas de osteocitos son tanto redondeadas como alargadas, predominando las primeras en la corteza media. En ambos ejemplares se observa una capa circunferencial interna formada por tejido lamelar. En el adulto se evidencian abundantes espacios de reabsorción en la corteza interna (Fig. III 6I). Aunque presentes, dichos espacios son menos abundantes en el juvenil. Los canales vasculares del juvenil son longitudinales, circunferenciales y radiales, y los del adulto son sólo longitudinales y radiales. La densidad de canales es mayor en el juvenil que en el adulto. Mientras que la corteza externa es prácticamente avascular en el adulto, la densidad de canales es más bien homogénea en el juvenil (Fig. III 6G-I). La cantidad relativa de canales abiertos a la superficie subperiosteal es mayor en el juvenil que en adulto. En el adulto se identifican algunas osteonas primarias. Mientras que en el juvenil no se observan fibras de Sharpey, las mismas están presentes y poseen una o varias orientaciones en distintas regiones de la corteza en el adulto. Se observaron 6 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 8 y 12 en el adulto. Las mismas están más distanciadas entre sí en la corteza media y más próximas en la corteza externa (Tabla III 2; Fig. III 6I).

Metáfisis distal. La cavidad medular es amplia (Tabla III 1), está formada por hueso trabecular y circundada por una corteza, la cual posee su máximo grosor en el área posterior del juvenil y en el área anterior y posterior del adulto. Se observan distintos tipos



de matrices en la corteza del juvenil (p.ej., entretejido en las áreas anterior y posterior, pseudolamelar en las áreas postero-lateral y antero-medial; Fig. III 6J y K). Por su parte, en el adulto predominan los tejidos pseudolamelar y pseudolamelar cruzado (Fig. III 6L). Las fibras están orientadas tanto de forma paralela como concéntrica al eje principal del fémur. Las lagunas de osteocitos varían en forma y distribución espacial en el juvenil. Particularmente en algunas regiones donde se observan fibras de Sharpey, las lagunas son alargadas en sentido paralelo a las fibras. Por otro lado, en el adulto, las lagunas son mayormente redondeadas salvo en el área posterior, donde son alargadas. La distribución espacial de las mismas se evidencia que es homogénea en las áreas anterior y posterior y errática en el resto. Se aprecia tejido esponjoso compactado en las áreas postero-medial y antero-lateral del juvenil y en casi toda la región perimedular del adulto, teniendo éste un mayor espesor en las áreas lateral y medial. En las áreas medial y lateral del juvenil, se observa que el tejido esponjoso compactado está seguido de una línea de reabsorción que se encuentra diagonal respecto del margen subperiosteal (Fig. III 6K). La densidad y orientación de los canales vasculares no exhibe mayor variación en la corteza del juvenil. Por otro lado, en el adulto, los canales son principalmente longitudinales y su densidad es mayor en el área posterior, aunque tiende a disminuir globalmente hacia la corteza externa (Fig. III 6J-L). En el ejemplar juvenil se reconocen abundantes fibras de Sharpey, especialmente en las áreas lateral y medial. En el adulto, las fibras se encuentran en prácticamente toda la corteza y varían en cuanto a la densidad, orientación y ubicación. Las fibras de Sharpey poseen dos orientaciones en las áreas anterior, antero-lateral y postero-medial (Fig. III 6L), y una orientación en el área lateral y posterior (24° - 56° , \bar{x} : 39° , 72° - 96° , \bar{x} : 84° respectivamente). Tienen la máxima densidad (alta) en las áreas antero-lateral y postero-medial. Las fibras se extienden desde el margen subperiosteal a la cavidad medular en las áreas anterior y posterior, y no contactan con el margen subperiosteal en las áreas antero-lateral y postero-medial. Particularmente en el área postero-lateral, las fibras extrínsecas cambian su orientación en un ángulo de 50° desde el margen subperiosteal a la cavidad medular. No se evidenciaron marcas de crecimiento en el juvenil. Por su parte, el adulto posee entre 5 y 11 marcas, las cuales disminuyen su distancia relativa hacia la corteza externa (Tabla III 2).

III.2.1.17- Fíbula

La cavidad medular está reducida (Tabla III 1), carece de trabéculas y está circundada por una corteza compacta. El grosor de la corteza es homogéneo en el juvenil. En el adulto, el grosor de la corteza más elevado en el área postero-medial. Si bien la matriz que predomina es de tipo pseudolamelar/lamelar, el grado de organización espacial de las fibras y el grado de vascularización varía a lo largo de la circunferencia de la fíbula en ambos ejemplares



(Fig. III 6M). Las fibras intrínsecas están orientadas mayormente de forma concéntrica al eje principal de la fibula, aunque en algunas regiones son paralelas a éste en ambos ejemplares. Llamativamente, en la corteza interna del área antero-medial, anterior y antero-lateral del adulto se aprecia un semicírculo donde se observa una notoria variación en cuanto a la organización y la densidad de las fibras intrínsecas, canales vasculares y lagunas de osteocitos. Dicha variación resulta en la formación de tres “capas” concéntricas (Fig. III 6N). Por su parte, el área antero-medial del juvenil exhibe variación de la distribución espacial de las lagunas de osteocitos y al grado de vascularización. Conformando un patrón “trilaminar”. Los canales vasculares son en general longitudinales, radiales y concéntricos en ambos ejemplares. Algunos canales alcanzan el margen subperiosteal de la corteza en el ejemplar juvenil. Solo se reconocen algunas osteonas primarias en el adulto. Se aprecia una capa circunferencial interna en ambos ejemplares. Se evidencian fibras de Sharpey distribuidas en parches de baja densidad y con una o dos direcciones según la región. Se distingue 4 posibles marcas de crecimiento en el juvenil y 15 en el adulto (Tabla III 2). La distancia relativa de las marcas varía según el área, sin embargo, en general disminuye hacia la corteza externa.

III.2.1.18- Tibia

La cavidad medular está reducida y es abierta (i.e., carece de tejido óseo) en ambos ejemplares (Tabla III 1). Si bien la matriz que predomina en ambos ejemplares es de tipo pseudolamelar, se reconocen dentro de la corteza variaciones en cuanto a este parámetro (p.ej., lamelar en la corteza interna del área antero-medial del juvenil; Fig. III 6O). Las fibras intrínsecas son mayormente paralelas en el juvenil y tanto paralelas como concéntricas en el adulto (Fig. III 6O y P). La morfología de las lagunas y su distribución espacial es altamente variable en ambos ejemplares (p.ej., alargadas y homogéneas en la corteza interna del juvenil y en la externa del adulto). Los espacios de reabsorción son abundantes en la región perimedular del adulto y escasos en el juvenil. Se observan numerosos canales vasculares, mayormente longitudinales. El juvenil posee una densidad de canales homogénea, los cuales contactan con el margen subperiosteal. Por su parte, si bien la densidad de canales vasculares decrece hacia la corteza externa en el adulto, algunos contactan con el margen subperiosteal (Fig. III 6O y P). La capa circunferencial interna está presente en ambos individuos. Se observan fibras de Sharpey en parches discretos, las cuales varían en el ángulo de penetración y en la densidad. Se identifican 5 posibles marcas de crecimiento en el juvenil y entre 7 y 9 en el adulto (Tabla III 2).



III.2.1.19- Osteoderms nucales

Ambos osteoderms son planos y poseen ciertas irregularidades en el margen superficial, el cual corresponde a la ornamentación de los mismos. Dicha ornamentación está más pronunciada en el adulto. Una corteza compacta formada por tejido pseudolamelar/lamelar encierra un núcleo interno formado por hueso esponjoso en el adulto y por espacios de reabsorción en el juvenil (Fig. III 7A y B). Las fibras intrínsecas están dispuestas de forma paralela a la región superficial y profunda del osteodermo. Mientras que las lagunas de osteocitos son principalmente alargadas en la región profunda y redondeadas en la región superficial del juvenil, las mismas son tanto alargadas como redondeadas en todo el osteodermo del adulto. Además, en el adulto se observan lagunas alargadas en sentido paralelo a las fibras de Sharpey. En ambos ejemplares, la distribución espacial de las lagunas es errática. La densidad de canales vasculares (mayormente longitudinales) es más alta en el juvenil. Las fibras de Sharpey se encuentran en parches en los laterales del osteodermo y en las regiones superficial y profunda. Se identifican entre 2 y 3 marcas de crecimiento en el juvenil y 6 en el adulto (Tabla III 2). En el adulto las marcas se distinguen en la región superficial y profunda.

III.2.1.20- Osteoderms dorsales

Ambos osteoderms son planos y poseen ciertas irregularidades en el margen superficial, el cual corresponde a la ornamentación de los mismos. Poseen una corteza compacta formada por tejido pseudolamelar/lamelar, la cual encierra un núcleo interno formado por hueso esponjoso en el adulto y por espacios de reabsorción en el juvenil. Las fibras intrínsecas están dispuestas de forma paralela a la región profunda (Fig. III 7C y D). La morfología de las lagunas de células óseas es principalmente alargada en la región profunda y redondeadas en la región superficial del juvenil. Por su lado, el adulto posee lagunas alargadas y redondeadas, las cuales se distribuyen en distintas regiones del osteodermo sin seguir un patrón claro. Mientras que el juvenil posee canales longitudinales y circunferenciales, el adulto es prácticamente avascular. Las fibras de Sharpey se encuentran en parches en los laterales del osteodermo y en las regiones superficial y profunda. Se identifican 3 marcas de crecimiento en el juvenil y aproximadamente 6 en el adulto (Tabla III 2). En el adulto las marcas se distinguen en la región superficial y profunda.

III.2.2- Osteohistología de *Caiman yacare*

A continuación se presentan las descripciones histológicas de los elementos postcraneales de los ejemplares analizados, MLPR-6772 (juvenil) y MACN-48841 (adulto). Dichas descripciones están realizadas de forma comparativa por lo que solo se detallan, en el caso



de que existan, las diferencias encontradas entre juvenil y adulto. De la misma forma, en los casos donde se estudiaron varios elementos de un mismo tipo de hueso, solo se detallan las diferencias encontradas entre elementos. Asimismo, en las tablas III.1-III.4 se presentan los resultados cuantitativos en relación con la expansión medular, esqueletocronología, retrocalculación y tasas de crecimiento de cada individuo. Cabe recordar que en el ejemplar adulto no se han recuperado los osteodermos, por lo que las descripciones de los mismos corresponden solo al ejemplar juvenil (Ver materiales y metodos, Capítulo I)

III.2.2.1- Vértebras cervicales I y II

Cuerpo vertebral. La cavidad medular es amplia (Tabla III 1), está invadida por trabéculas óseas y circundada por una delgada corteza de tejido compacto. Los cuerpos vertebrales del adulto tienen el mismo patrón microanatómico que los del juvenil. El tipo de matriz y el grado de organización de las fibras intrínsecas es altamente variable (p.ej., lamelar en el área dorsal, entretrejido con cierto grado de ordenamiento en el área ventral; Fig. III 8A y B). La orientación de las fibras es tanto concéntrica como paralela al eje principal de las vértebras. Al comparar el grado de organización de las fibras entre ambos ejemplares se evidencia que éste es mayor en el adulto. Si bien las lagunas de osteocitos son mayormente redondeadas o amorfas y se distribuyen de forma errática, las mismas tienden a ser alargadas y a distribuirse homogéneamente en el área dorso-lateral. Se aprecia tejido esponjoso compactado en la región perimedular del área dorsal. Los canales vasculares son mayormente longitudinales y radiales (Fig. III 8A y B). Dichos canales contactan con el borde subperiosteal sólo en el juvenil (Fig. III 8A). En algunas regiones de las vértebras del juvenil, los canales longitudinales se encuentran organizados en hileras concéntricas. Se observan fibras de Sharpey en prácticamente toda la corteza, las cuales poseen una única orientación (Fig. III 8A). La densidad de las fibras varía entre baja y media según la región. Se distingue una marca de crecimiento en el juvenil y 2 en el adulto (Tabla III 2). Las marcas del adulto se encuentran una en la corteza interna y otra en la externa.

Espina neural. La cavidad medular está formada por tejido trabecular. El grosor de la corteza es delgado y relativamente homogéneo. La matriz es de tipo pseudolamelar con las fibras orientada paralelas al eje principal de las espinas neurales de las vertebras. La morfología y el patrón de distribución de las lagunas es altamente variable en ambos ejemplares. En algunas regiones de la corteza del adulto se distinguen lagunas de osteocitos alargadas y paralelas a las fibras de Sharpey. Se evidencia escaso tejido secundario de tipo esponjoso compactado en la región perimedular (Fig. III 8C). Mientras que la corteza del juvenil es avascular, la misma en el adulto está vascularizada por algunos pocos canales longitudinales (Fig. III 8D). Se reconocen fibras de Sharpey en toda la



corteza, las cuales poseen una o varias orientaciones según la región (Fig. III 8C). La densidad de las fibras varía entre media y alta. Si bien las fibras normalmente se extienden desde el margen subperiosteal a la región perimedular, las mismas no contactan con el margen subperiosteal en algunas regiones. Se contabilizan 3 marcas de crecimiento en el juvenil, y entre 3 y 4 en el adulto (Tabla III 2). Dichas marcas se distribuyen de forma equidistante en ambos individuos. La tercera marca del adulto es doble (Fig. III 8D).

III.2.2.2- Vértebras troncales I y II

Cuerpo vertebral. La microanatomía del cuerpo de las vértebras troncales es esencialmente la misma que el de las vértebras cervicales. Poseen una amplia cavidad medular formada por trabéculas óseas y una reducida corteza (Tabla III 1). Si bien ambos ejemplares poseen una matriz con cierto grado de ordenamiento, el cual en algunos sectores tiende a reducirse, en el adulto la organización de las fibras tiende a ser mayor (Fig. III 8E y F). Las fibras son tanto paralelas como concéntricas al eje de los cuerpos de las vértebras. La morfología y distribución espacial de las lagunas de osteocitos varía según la región. Se identifican abundantes canales vasculares longitudinales y radiales. Tanto los canales radiales como los longitudinales contactan con el margen subperiosteal y el perimedular en el juvenil. Por su parte, dicho contacto en el adulto sólo ocurre con los canales radiales (Fig. III 8E y F). Se distinguen fibras de Sharpey en toda la corteza, las cuales poseen una única orientación y una densidad de baja a media. Se contabilizan 2 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 1 y 2 en el adulto, las cuales se encuentran en la corteza externa y en la interna (Tabla III 2; Fig. III 8E y F).

Espina neural. La cavidad medular está circundada por una delgada corteza. La matriz ósea es de tipo pseudolamelar/lamelar con fibras tanto paralelas como concéntricas según la región (Fig. III 8G - J). Si bien en ambos ejemplares las lagunas de osteocitos son tanto alargadas como redondeadas, estas morfologías se encuentran distribuidas de manera sectorizada en el juvenil y dispersas en el adulto. En la región perimedular se evidencia tejido secundario de tipo esponjoso compactado, el cual se observa más desarrollado en el adulto (Fig. III 8G - I). Mientras que la corteza del juvenil es avascular, la del adulto posee algunos canales longitudinales en el área posterior. Estos últimos se encuentran anastomosados con canales circunferenciales. En la corteza media de ambos ejemplares se evidencia una línea de reabsorción. Se evidencian fibras de Sharpey en prácticamente toda la corteza, las cuales poseen una densidad media-alta. Dichas fibras se orientan en una o varias direcciones según la región (Fig. III 8J). Se distinguen 3 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 2 y 3 en el adulto (Tabla III 2).



III.2.2.3- Vértebras caudales I y II

Cuerpo vertebral. Se observa una cavidad medular amplia y rellena por hueso trabecular (Tabla III 1). Mientras que la matriz varía de entretejida a pseudolamelar/lamelar en el juvenil, la misma lo hace entre pseudolamelar y pseudolamelar cruzada en el adulto (Fig. III 9A-D). En los casos donde la matriz es de tipo pseudolamelar, las fibras se orientan de forma concéntrica al cuerpo vertebral. Las lagunas de osteocitos son tanto alargadas y redondeadas en ambos ejemplares. Si bien las lagunas no poseen un patrón de distribución homogéneo en el juvenil, la distribución de las mismas varía de homogénea a azarosa según la región en el adulto. Los canales vasculares son tanto longitudinales como radiales. Estos últimos contactan tanto con el margen perimedular y como con el subperiosteal (Fig. III 9A-C y E). Las fibras de Sharpey se encuentran en toda la corteza y tienen una densidad media. Las fibras poseen una o más orientaciones según la región (Fig. III 9A, C y E). Se contabilizaron entre 1 y 2 marcas de crecimiento en el juvenil y 5 en el adulto (Tabla III 2).

Espina neural. La cavidad medular está formada por trabéculas óseas. El tejido primario es de tipo pseudolamelar en el juvenil y pseudolamelar cruzado en el adulto. Si bien las fibras intrínsecas son mayormente paralelas en el juvenil, las mismas son concéntricas al eje de la espina en el adulto (Fig. III 9F y G). Mientras que la morfología de las lagunas de osteocitos es principalmente redondeada en el juvenil, la misma es tanto alargada como redondeada en el adulto. Se distingue una capa circunferencial interna formada por tejido lamelar en el juvenil (Fig. III 9G). Si bien la corteza del juvenil es prácticamente avascular, esta posee canales vasculares longitudinales en el adulto (Fig. III 9H). En este último, algunos canales contactan con el margen subperiosteal. Se observan abundantes fibras de Sharpey en toda la circunferencia (Fig. III 9F y G), las cuales no siempre contactan con el margen subperiosteal en el juvenil, pero siempre lo hacen en el adulto. Las fibras se encuentran en una, dos o más direcciones según la región. Se distingue 3 marcas de crecimiento en el juvenil y 5 en el adulto (Tabla III 2; Fig. III 9H). La distancia entre las marcas es variable.

III.2.2.4- Costillas Cervicales I y II

La región medular está reducida y carece de tejido óseo (Tabla III 1). El hueso cortical está compuesto principalmente por una matriz de tipo pseudolamelar, sin embargo, en algunas regiones la matriz posee ciertas variaciones. La orientación de las fibras varía entre concéntrica y paralela al eje principal de la costilla según la región. Las lagunas de osteocitos poseen mayor variación en cuanto a su morfología y distribución espacial en el juvenil que en el adulto. Mientras que la corteza del juvenil es avascular, la misma posee canales longitudinales en el adulto (Fig. III 9I y J). Dichos canales se encuentran anastomosados con canales circunferenciales. Se reconocen algunas osteonas



secundarias. La densidad de fibras de Sharpey es mayor en el juvenil. Dichas fibras poseen una única orientación en el adulto y una o varias según la región en el juvenil (Fig. III 9I). Se distinguen 3 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 3 y 5 en el adulto (Tabla III 2). La distancia relativa de las marcas es prácticamente homogénea. La segunda marca en el juvenil es doble.

III.2.2.5- Costillas troncales I y II

Porción proximal. La cavidad medular está más reducida en el adulto que en el juvenil (Tabla III 1) y en ambos está revestida por tejido lamelar. El grosor de la corteza es relativamente homogéneo en toda la circunferencia. Si bien la matriz es pseudolamelar en ambos ejemplares, las fibras intrínsecas del juvenil tienen un grado más alto de organización espacial (Fig. III 9K y L). Las fibras intrínsecas se orientan mayormente de forma concéntrica al eje mayor de las costillas. Mientras que las lagunas de osteocitos tienen forma redondeada y están distribuidas de forma homogénea en la corteza del juvenil, la morfología y patrón de distribución varían considerablemente en el adulto. Los canales vasculares son de tipo longitudinal en el juvenil y tanto longitudinal como radial en el adulto. En este último, algunos canales contactan con el margen subperiosteal. Mientras que el juvenil sólo posee canales vasculares simples, el adulto exhibe tanto canales simples como osteonas primarias (Fig. III 9M). Las fibras de Sharpey tienen una única orientación (Fig. III 9K y M) y su densidad varía entre baja a media según la región. Se distinguen entre 4 y 5 marcas de crecimiento en el juvenil y 3 en el adulto (Tabla III 2).

Porción distal. La región medular carece de tejido óseo. Si bien la matriz primaria es de tipo pseudolamelar/lamelar en ambos ejemplares, sus fibras intrínsecas poseen un mayor grado de ordenamiento espacial en el juvenil. Las fibras intrínsecas están orientadas tanto de forma paralela como concéntrica al eje principal de la costilla según la región. Las lagunas de osteocitos son mayormente redondeadas y están distribuidas de forma homogénea en la corteza (Fig. III 9N). En la región perimedular se evidencia tejido secundario de tipo esponjoso compactado. Si bien ambos ejemplares poseen canales vasculares longitudinales, los mismos son más abundantes en el adulto. Las fibras de Sharpey se distribuyen en prácticamente toda la corteza, orientándose en una o varias direcciones según la región (Fig. III 9O). Se distinguen entre 2 y 3 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 3 y 4 en el adulto (Tabla III 2). La distancia relativa entre las marcas es homogénea en ambos ejemplares.



III.2.2.6- Chevrone I y II

No se observa cavidad medular, ya que la muestra es compacta. Mientras que la matriz en el juvenil varía de pseudolamelar (en los laterales de los chevrones) a entretrejido (en el centro; Fig. III 9P), la misma es de tipo pseudolamelar en todos los elementos en el adulto. Las fibras intrínsecas están orientadas paralelas al eje principal de los chevrones. Las lagunas de osteocitos poseen una morfología redondeada en toda la corteza. La vascularización, conformada por canales longitudinales y radiales, es más densa en el centro de los huesos que en los laterales. Los canales contactan con el margen subperiosteal en ambos ejemplares (Fig. III 9P y Q). En el adulto, sólo los canales longitudinales están organizados en osteonas primarias. Se evidencian abundantes fibras de Sharpey, las cuales penetran tanto en una (Fig. III 9L) como en varias direcciones según la región. Se identifican entre 2 y 3 marcas de crecimiento en el juvenil y 3 en el adulto, las cuales son equidistantes entre sí (Tabla III 2; Fig. III 9Q).

III.2.2.7- Escápula

La cavidad medular está invadida por algunas trabéculas óseas. El grosor de la corteza es relativamente homogéneo. Mientras que la matriz del juvenil es de tipo pseudolamelar cruzado, la misma es pseudolamelar/lamelar en el adulto (Fig. III 9S). En el juvenil, las lagunas de osteocitos poseen una morfología redondeada y alargada, están distribuidas de forma irregular y su densidad es elevada. Por su parte, en el adulto éstas son redondeadas, están distribuidas de forma homogénea y se encuentran en baja densidad (Fig. III 9R y S). Además, en el área medial de la corteza del juvenil, las lagunas son alargadas y están orientadas de forma paralela a las fibras de Sharpey. Se aprecian espacios de reabsorción en la región perimedular del juvenil, y en la corteza interna del área anterior del adulto, donde también se reconoce tejido esponjoso compactado. La densidad de canales vasculares es mayor en el juvenil y su forma y distribución varía en distintos sectores de la corteza. La mayor densidad de canales vasculares se observa en el área cortical posterior de ambos ejemplares. Los canales son tanto radiales (áreas anterior y posterior) como longitudinales (áreas medial y lateral) en el juvenil. Dichos canales se anastomosan de manera ocasional. Por su parte, los canales en el adulto son principalmente longitudinales, aunque también hay radiales. Algunos canales contactan con el margen subperiosteal en ambos ejemplares. Las fibras de Sharpey penetran en toda el área posterior, anterior y parte del área medial de la corteza de ambos ejemplares. La densidad de estas fibras varía de media a media-alta (Fig. III 9R y S) y su orientación es tanto en una única dirección o en varias según la región. Se distinguen entre 5 y 9 marcas de crecimiento en el juvenil, cuya distancia relativa es homogénea. Además, se observa un posible *annulus* en formación. Por su parte, el adulto posee 10 marcas (Tabla III 2; Fig. III 9R y S), cuya distancia es variable.



III.2.2.8- Coracoides

La cavidad medular contiene tejido esponjoso. El grosor de la corteza es prácticamente el mismo en toda la circunferencia. Si bien la matriz que predomina es de tipo pseudolamelar y pseudolamelar cruzado, la misma no puede ser definida claramente en toda la circunferencia. Dicha dificultad radica en que las fibras intrínsecas poseen cierto grado de desorganización en algunas regiones, además de una gran presencia de fibras extrínsecas (Fig. III 9T). Las lagunas de osteocitos son principalmente redondeadas y su distribución espacial varía, siendo homogénea en algunas regiones e irregular en otras. Se evidencia tejido esponjoso compactado en la corteza interna del área lateral del juvenil. Dicho tejido no se observa en el adulto. Los canales vasculares son longitudinales, radiales y circunferenciales en ambos ejemplares y su densidad disminuye hacia el área lateral. Los canales radiales suelen contactar con el margen subperiosteal (Fig. III 10A). Los canales varían entre simples y organizados en osteonas primarias. Se distinguen abundantes fibras de Sharpey en prácticamente toda la corteza (Fig. III 9T) las cuales poseen una única dirección. La densidad de dichas fibras varía entre media y alta, y no siempre contactan con el margen subperiosteal. Se reconocieron entre 3 y 5 marcas de crecimiento en el juvenil. La distancia relativa entre dichas marcas decrece levemente hacia la corteza externa. Por su parte, en el adulto la mayor cantidad de marcas (11 líneas de crecimiento detenido) se observa en el área antero-lateral. Cabe aclarar que en dicha región la matriz posee un máximo grado de organización, con lo cual la diferenciación entre marcas de crecimiento y fibras intrínsecas es compleja. Por otro lado, en el área medial se reportan 2 o 3 annuli, los cuales están asociados a 2 o 3 líneas de crecimiento detenido (Tabla III 2; Fig. III 10A).

III.2.2.9- Húmero

Metáfisis proximal. La cavidad medular es amplia y está rellena por trabéculas óseas (Tabla III 1). El grosor de la corteza es menor en las áreas lateral, anterior y antero-medial. Si bien la matriz es principalmente entretejida, la misma varía a pseudolamelar en algunas regiones (p.ej., corteza externa; Fig. III 10B-E). La orientación de las fibras intrínsecas es concéntrica y paralela respecto al eje principal del húmero y el grado de organización de las mismas aumenta hacia la corteza externa. Mientras que la morfología de las lagunas de osteocitos varía en el juvenil, las mismas son principalmente redondeadas en el adulto. La distribución espacial de las mismas varía de irregular (corteza interna) a homogénea (corteza externa). Se evidencia tejido esponjoso compactado en la región perimedular. Dicho tejido se extiende y contacta con el margen subperiosteal en el área postero-medial. Se distinguen espacios de reabsorción mayormente en la región perimedular del juvenil, aunque se aprecian algunos en la corteza externa. Los canales vasculares son simples u organizados como osteonas primarias. En cuanto a su orientación espacial, éstos son



mayormente longitudinales y se encuentran anastomosados con canales oblicuos y circunferenciales (Fig. III 10D-E). Algunos de los canales contactan con el margen subperiosteal. Es posible reconocer osteonas secundarias en el adulto (Fig. III 10C-E). Las fibras de Sharpey exhiben una densidad alta en toda la corteza. Dichas fibras poseen una única o varias direcciones según la región. Se aprecian entre 3 y 4 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 5 y 7 en el adulto (Tabla III 2; Fig. III 10E).

Diáfisis. La cavidad medular está reducida y circundada por una corteza cuyo grosor es homogéneo (Tabla III 1). La matriz que predomina en el hueso compacto es de tipo pseudolamelar en la corteza media y lamelar en la externa (Fig. III 10F y H). Las fibras intrínsecas se orientan concéntricamente en ambos ejemplares y poseen un mayor grado de organización espacial en el adulto. Las lagunas de osteocitos son tanto redondeadas como alargadas en toda la corteza. El margen perimedular se encuentra circundado por una capa circunferencial interna formada por tejido lamelar. Se observan espacios de reabsorción en la corteza interna, los cuales son especialmente abundantes en el juvenil. La vascularización es elevada en ambos ejemplares, pudiendo distinguirse canales radiales, longitudinales, circunferenciales y oblicuos, muchos de los cuales contactan con el margen subperiosteal (Fig. III 10F y H). Algunos de los canales longitudinales están organizados en osteonas primarias en el adulto. Si bien las marcas de crecimiento no se distinguen claramente, se pueden observar entre 4 y 5 marcas en el juvenil y entre 6 y 8 en el adulto (Tabla III 2; Fig. III 10G y H). Las últimas dos marcas observadas en el juvenil están próximas entre sí y próximas al margen subperiosteal. Por su parte, el adulto posee cinco posibles annuli distribuidos de forma equidistante y una línea de crecimiento detenido en la corteza externa.

Metáfisis distal. La cavidad medular está ampliamente expandida y está formada por trabéculas óseas (Tabla III 1). El grosor de la corteza es menor en las áreas lateral y medial. Mientras que el tejido primario es de tipo pseudolamelar en el juvenil, el mismo es de tipo fibrolamelar en el adulto. La matriz es de tipo lamelar hacia la corteza externa de ambos ejemplares (Fig. III 10I y J). Las fibras intrínsecas están organizadas principalmente en forma concéntrica al eje mayor del elemento. La morfología de las lagunas de osteocitos y su distribución espacial varía desde la corteza interna (redondeadas y orientadas de forma azarosa) hacia la externa (alargadas y organizadas de forma paralela entre sí). En ambos ejemplares se evidencia tejido secundario de tipo esponjoso compactado en toda la región perimedular. Este tejido es más abundante en las áreas lateral y medial, alcanzando el margen subperiosteal. En algunas regiones se observa una línea de reabsorción que limita entre el esponjoso compactado y el tejido primario. Esta línea se ubica diagonalmente



respecto del margen subperiosteal. Contiguo a dicha línea y hacia la corteza externa se observan canales vasculares ordenados de forma paralela a la línea de reabsorción (Fig. III 10K). La densidad de los canales es mayor en el juvenil. Por su parte, en el adulto algunos canales longitudinales ubicados en la corteza interna están organizados en osteonas primarias. A pesar de que la densidad de canales decrece hacia la corteza externa, algunos de éstos contactan con el margen subperiosteal (Fig. III 10I). Se identifican abundantes espacios de reabsorción en la región perimedular. Las fibras de Sharpey se encuentran principalmente en las áreas postero-medial y postero-lateral penetrando en una (30° - 50° , \bar{x} : 43°) o dos direcciones (oblicua y subparalela) en el juvenil. Debido a inconvenientes surgidos durante la preparación de la sección delgada del adulto, la misma sufrió alteraciones por lo que no se pudieron observar las fibras de Sharpey, ni las marcas de crecimiento. Se contabilizaron entre 3 y 4 marcas de crecimiento en las áreas anterior y posterior del juvenil (Tabla III 2). La distancia relativa entre dichas marcas es variable.

III.2.2.10- Ulna

La cavidad medular es reducida y está circundada por una corteza cuyo grosor es levemente menor en las áreas lateral y medial (Tabla III 1). Si bien la cavidad medular posee trabéculas óseas en formación en el juvenil, la misma está abierta en el adulto. El nivel de organización de las fibras intrínsecas varía, presentando su máximo grado de organización en las áreas lateral y medial (matriz pseudolamelar/lamelar; Fig. III 10M). Dichas fibras se disponen principalmente de forma concéntrica al eje de la ulna. Las lagunas de osteocitos son mayormente redondeadas, aunque algunas exhiben un aspecto más alargado. La distribución espacial de las lagunas es irregular en las áreas anterior y posterior. Se distingue una capa circunferencial interna sólo en el adulto. Los canales vasculares poseen diversas orientaciones (p.ej., longitudinal, radial, circunferencial). Mientras que la densidad de los mismos es más bien homogénea en el juvenil, ésta tiende a incrementarse en las áreas anterior y posterior del adulto. Los canales contactan con el margen subperiosteal en ambos ejemplares. Mientras que las fibras de Sharpey penetran en una única dirección en las áreas anterior, posterior y lateral, las mismas poseen varias direcciones en el área postero-medial. Se reconocen 3 posibles marcas de crecimiento en el juvenil y 9 en el adulto (Tabla III 2). Las marcas del adulto parecen corresponder con annuli.

III.2.2.11- Radio

La cavidad medular está reducida y carece de tejido en su interior (Tabla III 1). La corteza exhibe, en términos generales, el mismo grosor en toda la circunferencia. El grado de organización espacial de las fibras intrínsecas es variable. Por ejemplo, el mismo es mayor hacia la corteza externa en ambos ejemplares, aunque también en el área antero-lateral del



adulto (Fig. III 10N y O). Las fibras intrínsecas están orientadas paralelas y concéntricas al eje mayor del radio según la región. Las lagunas de osteocitos son en su mayoría redondeadas, aunque también hay alargadas. Si bien la distribución de estas lagunas es más errática en el juvenil que en adulto, las mismas poseen una distribución homogénea en el área antero-lateral de ambos ejemplares. Se distinguen dos tipos de tejido secundario, esponjoso compactado (región perimedular del área anterior y lateral) y una capa circunferencial interna (extendida en toda la circunferencia y con mayor grosor en el área anterior; Fig. III 10N y O). Se distinguen espacios de reabsorción asociados al tejido esponjoso compactado. La vascularización está dominada por canales principalmente longitudinales (adulto y juvenil) y radiales (sólo en el juvenil) (Fig. III 10N). Algunos de los canales longitudinales están anastomosados con canales circunferenciales u oblicuos. Si bien la densidad de canales tiende a disminuir hacia la corteza externa, algunos contactan con el margen subperiosteal. Mientras que en el área anterior de la corteza del juvenil la densidad de canales disminuye, la misma región es avascular en el adulto. Las fibras de Sharpey poseen una o dos direcciones según la región. La mayor densidad de fibras (media-alta) se observa en el área antero-lateral, donde también contactan con la región perimedular. Se registran entre 4 y 5 marcas de crecimiento en el juvenil y 8 en el adulto (Tabla III 2). La distancia relativa entre las marcas disminuye levemente hacia la corteza externa (Fig. III 10N).

III.2.2.12- Ilion

La cavidad medular es relativamente amplia, está rellena por hueso trabecular y se encuentra rodeada por una delgada corteza (Tabla III 1). La matriz es mayormente de tipo pseudolamelar/lamelar (Fig. III 10P), con las fibras organizadas tanto paralelas como concéntricas al eje mayor del elemento. La morfología de las lagunas de osteocitos es variable y en general su distribución es irregular. Estas lagunas son en algunas regiones alargadas y se orientan en paralelo a las fibras de Sharpey. Se distinguen abundantes espacios de reabsorción en la región perimedular. Los canales vasculares son escasos, aunque se observa una mayor densidad de los mismos en el área lateral del juvenil, y lateral y medial del adulto. Predominan los canales vasculares longitudinales. Es común distinguir canales contactando con el margen subperiosteal de la corteza. Las fibras de Sharpey se encuentran en prácticamente toda la corteza y se orientan en una única o en varias direcciones según la región (Fig. III 11A). Salvo en algunos sectores, las fibras se extienden desde el margen subperiosteal a la región perimedular. La densidad de las fibras varía de media-alta a alta. Se reconocieron 3 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 3 y 5 posibles marcas en el adulto (Tabla III 2). La distancia relativa entre las marcas decrece levemente hacia la corteza externa.



III.2.2.13- Pubis

La cavidad medular posee escasas trabéculas en formación. El grosor de la corteza es menor en el área medial. Si bien la matriz principal es de tipo pseudolamelar/lamelar, el grado de organización de las fibras varía, aumentando hacia la corteza externa (Fig. III 11B). Las fibras están orientadas principalmente de forma paralela al eje mayor del elemento, aunque en algunas regiones lo hacen de forma concéntrica. Las lagunas de osteocitos son mayormente redondeadas y su distribución es variable a lo largo de la corteza. Los canales vasculares son tanto radiales como longitudinales (Fig. III 11C), los cuales ocasionalmente se anastomosan con canales oblicuos y en algunos casos contactan con el margen subperiosteal. Si bien la densidad de canales es mayor en el adulto, se reporta una disminución de canales hacia la corteza externa en ambos ejemplares. Los canales se organizan en una hilera concéntrica en las áreas postero-ventral, lateral y antero-dorsal del juvenil (Fig. III 11B). Se observan abundantes espacios de reabsorción en la región perimedular. La cavidad medular está rodeada por una capa circunferencial interna. Las fibras de Sharpey son abundantes en la mayor parte de las secciones transversales y están orientadas en una única o varias direcciones según la región. En general la orientación de las fibras es continua desde el margen subperiosteal a la cavidad medular, salvo en el área postero-ventral del juvenil donde cambian el ángulo de orientación (Fig. III 11B). Se registran entre 6 y 7 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 6 y 8 en el adulto (Tabla III 2). La distancia entre las marcas disminuye hacia la corteza externa observándose entre dos o tres marcas próximas entre sí y proximal al margen subperiosteal (Fig. III 11B y C).

III.2.2.14- Isquion

La cavidad medular contiene por hueso trabecular y está circundada por una delgada corteza. Si bien la matriz predominante es de tipo pseudolamelar cruzada, existen zonas donde las fibras están más desorganizadas asemejándose a una matriz de tipo entretejida. Las lagunas de osteocitos son principalmente redondeadas y están distribuidas de forma azarosa. Las lagunas se distribuyen de forma homogénea y su densidad disminuye hacia la corteza externa. Se observan espacios de reabsorción principalmente en la región perimedular del área antero-lateral. Mientras que en el juvenil los canales son mayormente longitudinales, los mismos son tanto longitudinales como radiales en el adulto (Fig. III 11D y E). Si bien muchos canales contactan con el margen subperiosteal, existen regiones donde la densidad de los mismos decrece hacia la corteza externa (Fig. III 11E). Las fibras de Sharpey tienen múltiples orientaciones, y su densidad varía de baja a alta en el juvenil y de media a alta en el adulto. Se identifican entre 5 y 7 marcas de crecimiento en el juvenil y 5



en el adulto (Tabla III 2). La distancia entre las marcas no posee un patrón de disminución claro (Fig. III 11D).

III.2.2.15- Fémur

Metáfisis proximal. La cavidad medular está formada por tejido trabecular y está circundada por una corteza delgada. El tipo de matriz predominante varía entre pseudolamelar y entretejido según la región (Fig. III 11F y G). Las fibras intrínsecas son mayormente paralelas al eje mayor del hueso, aunque también las hay concéntricas. Las lagunas de osteocitos poseen diversas morfologías y en general están distribuidos de forma errática. Se evidencia tejido esponjoso compactado en toda la región perimedular de ambos ejemplares. Este tejido alcanza el margen subperiosteal en el área lateral del adulto. Se distinguen algunos espacios de reabsorción en la corteza media del área posterior. Los canales vasculares son principalmente longitudinales y algunos están anastomosados con canales oblicuos (Fig. III 11F y G). Mientras que los canales contactan con el margen subperiosteal en el juvenil, los mismos son escasos en la corteza externa del adulto. En el adulto, algunos canales están organizados en osteonas primarias (Fig. III 11G). Las fibras de Sharpey se orientan en una (18° - 66° , \bar{x} : 37° en el área postero-medial del juvenil; 37° - 51° , \bar{x} : 44° en el área antero-lateral del juvenil; 35° - 92° , \bar{x} : 62° área antero-lateral del adulto; 19° - 44° , \bar{x} : 34° postero-medial del adulto) o en varias direcciones según la región. La densidad de las fibras varía entre media y alta. La mayor parte de las fibras contactan con la región perimedular. Se reportan 3 posibles marcas de crecimiento en el juvenil y 3 y 5 en el adulto (Tabla III 2). La distancia relativa entre las fibras es variable.

Diáfisis. La cavidad medular está circundada por una corteza cuyo grosor es mayormente homogéneo en ambos ejemplares. Mientras que la cavidad medular del adulto es abierta, en la del juvenil se evidencian trabéculas en formación. El tejido primario es principalmente de tipo pseudolamelar (Fig. III 11H e I). Mientras que las fibras de éste tendrían el mismo grado de organización en toda la extensión de la corteza del adulto, dicho parámetro se incrementa hacia la corteza externa del juvenil (Fig. III 11H). La morfología de las lagunas de los osteocitos es tanto redondeada como alargada. Se evidencia una capa circunferencial interna formada por tejido lamelar en ambos ejemplares. En la región perimedular del juvenil se aprecian abundantes espacios de reabsorción (Fig. III 11H). La vascularización está dada por canales radiales, longitudinales, circunferenciales y oblicuos (Fig. III 11H e I). Si bien la densidad de los canales vasculares se mantiene constante en toda la corteza del adulto, la misma tiende a disminuir hacia la corteza externa del juvenil. Diversos canales contactan con el margen subperiosteal. Las fibras de Sharpey se distribuyen formando parches de densidad media, las cuales se extienden y contactan con



la región perimedular. Se contabilizan 4 marcas de crecimiento en el juvenil (2 annuli y 2 líneas de crecimiento detenido) y 6 en el adulto (5 annuli y 1 línea de crecimiento detenido) (Tabla III 2).

Metáfisis distal. La cavidad medular es amplia y está invadida por hueso trabecular (Tabla III 1). El grosor de la corteza es mayor en las áreas anterior y posterior. La matriz ósea es mayormente de tipo pseudolamelar (Fig. III 11J y K). Sus fibras de intrínsecas están dispuestas de forma concéntrica al eje mayor y aumentan su grado de organización hacia la corteza externa. Las lagunas de osteocitos tienen aspecto alargado o redondeado, y su distribución es irregular en la corteza interna y homogénea en la externa. Se evidencia tejido esponjoso compactado en las áreas medial y lateral. Dicho tejido contacta con el margen subperiosteal en el juvenil. Se distinguen canales vasculares longitudinales principalmente en las áreas anterior y posterior (Fig. III 11J). Aunque en términos generales la densidad de canales disminuye hacia la corteza externa de ambos ejemplares, algunos canales alcanzan el margen subperiosteal sólo en el juvenil. Se observan fibras de Sharpey que penetran en una única dirección (áreas lateral, antero-lateral y medial del juvenil; y áreas medial y anterior del adulto). Además, se evidencian fibras subparalelas en el área anterior del juvenil (Fig. III 11J). La densidad de las fibras es alta en ambos ejemplares. Se registraron entre 1 y 2 posibles marcas de crecimiento en el juvenil y 2 en el adulto (Tabla III 2). Dichas marchas se encuentran en la corteza media y externa.

III.2.2.16- Fíbula

La cavidad medular está reducida y carece de hueso trabecular (Tabla III 1). El grosor de la corteza es relativamente homogéneo. La matriz ósea es pseudolamelar en el juvenil y entretejida en el adulto, aunque en ambos ejemplares se observa tejido lamelar en la corteza externa del área medial (Figs. III 11L III 12A). Además, en la corteza interna del área anterior se observa un semicírculo de tejido lamelar, el cual está más desarrollado en el adulto (Fig. III 12A). Las fibras de la matriz primaria se orientan de forma paralela o concéntrica al eje mayor del elemento según la región. Las lagunas de osteocitos son principalmente redondeadas y exhiben una distribución espacial homogénea. Se evidencia una capa circunferencial interna en ambos ejemplares, la cual está más desarrollada en el adulto (Fig. III 12A). En el juvenil se observan espacios de reabsorción en la corteza interna del área anterior y lateral. Los canales vasculares son principalmente longitudinales, aunque en el adulto también se reconocen canales radiales (Figs. III 11L y III 12A). El área anterior de ambos ejemplares está pobremente vascularizada, siendo el adulto prácticamente avascular. Si bien se observa una disminución de la vascularización hacia la corteza externa, algunos canales contactan con el margen subperiosteal. Las fibras de Sharpey son



abundantes y se extienden hasta la región perimedular sólo en el área postero-medial. La densidad de fibras es principalmente media en ambos ejemplares. Las fibras poseen una única o varias orientaciones según la región. Se identificaron 6 marcas de crecimiento en el juvenil y 12 en el adulto (Tabla III 2).

III.2.2.17- Tibia

La cavidad medular es más amplia en el adulto que en el juvenil (Tabla III 1). La corteza es relativamente gruesa y su espesor es más bien homogéneo en ambos ejemplares. Mientras que el tejido primario en el juvenil es de tipo pseudolamelar, el mismo es de tipo entretrejido en la corteza interna y pseudolamelar en la media y externa del adulto (Fig. III 12B y C). El grado de organización de las fibras intrínsecas aumenta hacia la corteza externa donde las mismas tienden mayormente a disponerse de forma concéntrica. Las lagunas de osteocitos son en general redondeadas y su distribución varía de irregular (corteza interna) a homogénea (corteza externa). Además, en la corteza externa del juvenil las lagunas son alargadas. Si bien el tejido secundario observado en el juvenil comprende tanto tejido esponjoso compactado y una capa circunferencial interna, en el adulto sólo se evidencia la capa circunferencial interna. Los espacios de reabsorción sólo se distinguen en la región perimedular del juvenil (Fig. III 12B). Los canales vasculares son longitudinales y circunferenciales en ambos ejemplares, reconociéndose también algunos radiales en el adulto. La densidad de canales disminuye hacia la corteza externa (Fig. III 12B y C). Las fibras de Sharpey presentan una única orientación y contactan con el margen perimedular. Se contabilizaron 4 marcas de crecimiento en el juvenil y entre 3 y 6 en el adulto (Tabla III 2).

III.2.2.18- Osteoderms nucal y troncal

Ambos osteoderms son planos y poseen ciertas irregularidades en el margen superficial, correspondiente a la ornamentación de los mismos. Exhiben una corteza compacta formada por tejido pseudolamelar/lamelar, encerrando un núcleo interno formado por hueso esponjoso compactado en el caso del osteodermo nucal y tejido esponjoso en el osteodermo troncal (Fig. III 12D). Las fibras intrínsecas están dispuestas de forma paralela a la región superficial y profunda de ambos osteoderms. La morfología de las lagunas de osteocitos es principalmente alargada en la región profunda, sin embargo, las mismas también son redondeadas en la región superficial. Mientras que el osteodermo nucal es avascular, el troncal posee escasos canales longitudinales, circunferenciales, radiales y oblicuos (Fig. III 12F). Las fibras de Sharpey se encuentran en parches en los sectores laterales del osteodermo y en las regiones dorsal y ventral. Se identifican 4 marcas de crecimiento en el osteodermo nucal y 5 en el troncal (Tabla III 2; Fig. III 12E y F).



III.2.3- Osteohistología de *Caiman* sp.

A continuación se presentan las descripciones histológicas de los elementos postcraneales de los 5 ejemplares analizados, MLP 41-XII-13-1035 (vértebra cervical), MLP 41-XII-13-1036 (vértebra caudal), MLP 41-XII-13-1041 (costilla troncal), MACN-Pv-5687 y MACN-Pv-5688 (húmeros). Asimismo, en las tablas III 5 y III 6 se presentan los resultados cuantitativos en relación a las tasas de crecimiento y retrocalculación de cada individuo

III.2.3.1- Vértebra cervical

Cuerpo vertebral. La cavidad medular es amplia y está formada por tejido trabecular, el cual está circundado por una delgada corteza de tejido compacto. El tejido primario presente varía entre pseudolamelar cruzado y lamelar (Fig. III 13A). El grado de organización de las fibras de la matriz aumenta levemente hacia la corteza interna y externa. Las lagunas de osteocitos son mayormente alargadas, salvo en algunas regiones de la corteza media donde también son globosas. Las lagunas de dichas regiones exhiben una distribución espacial irregular. Mientras que en el área dorsal predominan canales vasculares radiales y longitudinales, en el área ventral tienden a prevalecer los circunferenciales (Fig. III 13A). Los canales radiales contactan con el margen subperiosteal en el área dorsal (Fig. III 13A). Se evidencian numerosos espacios de reabsorción. En la sutura neurocentral se evidencian fibras extrínsecas. Abundantes fibras de Sharpey, con orientación oblicua, se aprecian en las áreas ventro-lateral, ventral y dorso-lateral (Fig. III 13A). Se contabilizaron un total de 3 marcas de crecimiento detenido en el área ventral y 5 en el área dorsal. La distancia relativa entre estas no exhibe mayor variación.

III.2.3.2- Vértebra caudal

Cuerpo vertebral. La cavidad medular contiene tejido trabecular. La matriz cortical es de tipo lamelar/pseudolamelar, cuyas fibras presentan mayor grado de organización espacial en el área ventral. Mientras que en el área dorso-lateral las lagunas de osteocitos son alargadas y están organizadas, éstas son globosas y están desorganizadas en las áreas ventro-lateral y ventral. Los canales vasculares son de tipo longitudinal y radial en toda la corteza, presentándose una mayor densidad en el área ventral. Algunos canales radiales contactan con el margen subperiosteal. En el área ventro-lateral se observan osteonas primarias alineadas y fibras intrínsecas con orientación radial (Fig. III 13B y C). Se distinguen abundantes espacios de reabsorción. Se aprecian fibras extrínsecas a la unión neurocentral de la vértebra. Se reconocieron entre 8 y 11 marcas de crecimiento detenido en el área dorsal y lateral respectivamente. La distancia relativa entre estas es más bien homogénea.



III.2.3.3- Costilla troncal

Porción proximal. La cavidad medular es amplia y posee hueso trabecular. El grosor de la corteza es relativamente homogéneo en toda la circunferencia. El tejido primario es de tipo lamelar con las fibras orientadas de forma paralela al eje mayor del hueso. Las lagunas de osteocitos tienen forma globosa y su organización y densidad es mayor en la corteza interna. La costilla es prácticamente avascular, pudiendo reconocerse algunas pocas osteonas primarias en la corteza interna. Los espacios de reabsorción son más abundantes en la corteza interna. En varios sectores se reconocen parches de fibras de Sharpey, los cuales tienen una densidad relativamente baja de éstas. Las fibras extrínsecas penetran en una o varias direcciones según la región. Se contabilizaron entre 12-13 marcas de crecimiento detenido, cuya distancia relativa disminuye hacia la región cortical externa. Sin embargo, dicha disminución no es gradual (Fig. III 13D). Se reconocen algunas marcas de crecimiento dobles. Se observa una capa circunferencial externa.

Porción distal. La cavidad medular es amplia y contiene hueso trabecular. El grosor de la corteza es relativamente homogéneo. La matriz primaria es de tipo lamelar, con fibras orientadas de forma paralela al eje mayor de la costilla. Las lagunas de osteocitos tienen forma globosa. La corteza es avascular. Las fibras de Sharpey se distribuyen en toda la corteza, orientándose en una o varias direcciones según la región (Fig. III 13E). Se registraron 19 marcas de crecimiento detenido cuya distancia relativa tiende a disminuir gradualmente hacia la corteza externa.

III.2.3.4- Húmero

Diáfisis. La sección exhibe una amplia cavidad medular, la cual está rellena de hueso trabecular y está rodeada por una corteza de grosor homogéneo. La matriz cortical primaria es de tipo pseudolamelar/lamelar cuyas fibras están dispuestas de forma concéntrica al eje de la diáfisis (Fig. III 13F). Las lagunas de osteocitos son principalmente globosas en la corteza interna y alargadas en la externa. Se reconoce tejido esponjoso compactado en el área anterior del ejemplar MACN-Pv-5687. La región perimedular presenta abundantes espacios de reabsorción. Los canales vasculares exhiben orientaciones longitudinal, radial, reticular y circunferencial. La densidad de éstos disminuye hacia la corteza externa. Este rasgo es más evidente en MACN-Pv-5687. La matriz exhibe un patrón diferente de organización en la corteza externa de las áreas medial y anterior de MACN-Pv-5687. Las lagunas de osteocitos en dichas regiones son globosas y su distribución espacial es azarosa, las fibras intrínsecas se orientan radialmente y hay abundantes canales vasculares circunferenciales. Dichos canales están ubicados en la porción más interna (Fig. III 13G). Este tejido ocupa un área concéntrica que tiene forma de media luna, estando su grosor



máximo en el área anterior. En esta área, pero en la región perimedular, se aprecia el mismo tejido, aunque mucho menos desarrollado. Se pudieron detectar al menos 16 marcas de crecimiento detenido en MACN-Pv-5687 y 17 en MACN-Pv-5688, cuya distancia relativa disminuye hacia la corteza externa en ambos ejemplares.

III.3- UNIONES MUSCULARES Y FIBRAS DE SHARPEY

Al igual que en tortugas, para poder interpretar los patrones fibras de Sharpey se analizó la musculatura a través de disecciones de los miembros anterior y posterior (Fig. III 14). A partir de estas disecciones, se registraron las zonas y tipos de unión de cada músculo (Tabla III 7; Fig. III 15). En esta sección se describe brevemente la región de unión (origen o inserción) de los músculos vinculados a las metáfisis proximal y distal del húmero y fémur. Se detalla el tipo de anclaje (tendinoso, carnoso o ambos), así como el tipo de movimiento inferido para cada músculo. En relación con la presencia de fibras de Sharpey, en las regiones de anclaje de cada músculo, se utilizaron los mismos patrones de distribución, orientación y densidad de fibras que fueron determinados a partir del análisis en tortugas (Capítulo II) (Tabla III 7). Las disecciones y el reconocimiento de las áreas de unión muscular fueron realizadas solo en ejemplares de *Caiman yacare*, y extrapoladas a *Caiman latirostris*.

III.3.1- Músculos anclados a la metáfisis proximal y distal del húmero

M. pectoralis. Este músculo tiene aspecto de una extensa lámina y es el más prominente de la superficie ventral de la cintura escapular. Su función principal es la aducción y ayuda a la retracción del húmero (Meers, 2003; Romão et al., 2013; Klinkhamer et al., 2017). Se inserta en el húmero, sobre la superficie medial de la cresta deltopectoral (Figs. III 14B y III 15B). Si bien su inserción está dada por un importante tendón, también se observan pequeñas regiones de unión de tipo carnosa. Este tipo de inserción mixta no se evidenció en otras especies de cocodrilos (Meers, 2003; Klinkhamer et al., 2017). Solo en *Caiman latirostris* se evidenciaron fibras de Sharpey en la unión de este músculo (Tabla III 7; Fig III 15C).

M. deltoideus clavicularis. Este músculo se inserta de forma carnosa en toda la superficie proximal de la cresta deltopectoral, distal a la inserción del m. *supracoracoides* (Fig. III 14A, B). Es un poderoso protractor del húmero y contribuye a la estabilización de la articulación del hombro (Meers, 2003; Klinkhamer et al., 2017). En relación con su sitio de fijación, se evidenciaron fibras de Sharpey en las dos especies (Tabla III 7; Fig III 15C).



M. coracobrachialis brevis ventralis. Es un músculo extremadamente ancho y en forma de abanico. Su inserción es extensa y carnosa, y se extiende sobre la superficie ventral de la metafisis proximal del húmero (Fig. III 15B). Este músculo actúa como un flexor a nivel de la articulación del estilopodio con la cintura (hombro) y como retractor y aductor del húmero (Meers, 2003; Romão et al., 2013). Con relación a la unión de este músculo, se evidenciaron fibras de Sharpey en las dos especies (Tabla III 7; Fig III 15C).

M. triceps. Este músculo está conformado por cinco cuerpos (*triceps longus lateralis*, *triceps longus caudalis*, *triceps brevis cranialis*, *triceps brevis intermedio* y *triceps brevis caudalis*), de los cuales, sólo tres (*cranialis*, *intermedio* y *caudalis*) poseen parte de su origen en el húmero, en su metafisis proximal y distal (zona donde se realizaron las secciones delgadas; Figs. III 14 A, B, III 15 A y B). Este músculo actúa extendiendo el codo (o la articulación entre el estilopodio y el zeugopodio; Meers, 2003). El *m. triceps brevis cranialis* tiene un origen carnoso en el húmero, sobre su superficie proximal y dorsal y un origen tendinoso (aponeurosis) sobre su superficie dorso-lateral, y se extiende hasta el primer tercio de la diáfisis del húmero. El *m. triceps brevis intermedio* tiene un origen carnoso en el húmero sobre gran parte de su superficie dorsal y se extiende proximo-distalmente sobre la diáfisis del húmero. Es un músculo profundo que se extiende al ras del húmero. Distalmente envuelve, parcialmente la circunferencia del húmero. El *m. triceps brevis caudalis* tiene un origen carnoso en el húmero sobre su superficie ventral y medial. Ambas especies exhibieron fibras de Sharpey en la unión *m. triceps brevis cranialis*. Los sectores correspondientes a la unión *m. triceps brevis intermedio* y *m. triceps brevis caudalis* exhibieron fibras extrínsecas sólo en *Caiman latirostris* (Tabla III 7; Fig III 15C y D).

M. latissimus dorsi + m. teres major. Estos músculos se insertan mediante un tendón común en el húmero, sobre su superficie dorso-lateral y proximal (Fig. III 15A). Actúan como un extensor, retractor y elevador del húmero (Meers, 2003; Romão et al., 2013). En la unión de estos músculos, se evidenciaron fibras de Sharpey en las dos especies (Tabla III 7; Fig III 15C).

III.3.2- Músculos anclados a la metafisis proximal y distal del fémur

M. caudofemoralis longus. Se inserta mediante un importante tendón en la mayor parte de la superficie del cuarto trocánter y anterior al sitio de inserción de *m. caudofemoralis brevis* (Figs. III 14C y III 15E). En el sitio de fijación de este músculo, se evidenciaron fibras de Sharpey en las dos especies (Tabla III 7; Fig III 15G).



M. caudofemoralis brevis: La inserción de este músculo se ubica posterior al sitio de inserción del *m. caudofemoralis longus*, ocupando la cara posterior del cuarto trocánter (Figs. III 14C y III 15E). Además, su inserción está compuesta por dos partes: tendinosa proximalmente y carnosa distalmente. Este músculo actúa junto con el *m. caudofemoralis longus*. Ambos músculos son retractores del fémur y contribuyen a la aducción y rotación del fémur (Otero et al., 2010). En la unión de este músculo se evidenciaron fibras de Sharpey en las dos especies (Tabla III 7; Fig III 15G).

M. pubo-ischio-femoralis internus 1. Este músculo se inserta en la región proximal del fémur, ocupando un área amplia, anterior y distal al sitio de inserción del *m. caudofemoralis longus* (Fig. III 15E). Su inserción es carnosa proximalmente y tendinosa distalmente. Actúa como un rotador del fémur y ayuda en la aducción y protracción del miembro (Otero et al., 2010). Se evidenciaron fibras de Sharpey en la región de unión de este músculo en las dos especies (Tabla III 7; Fig III 15G).

M. pubo-ischio-femoralis internus 2. Este músculo se inserta mediante un tendón en la superficie anterior de la metáfisis proximal del fémur; proximal a la inserción de la *m. iliofemoralis* (Fig. III 15F). Al igual que el *M. pubo-ischio-femoralis internus 1*, actúa como un protractor y en parte rotador del miembro y ayuda en aducción (Otero et al., 2010). En el anclaje de este músculo, se evidenciaron fibras de Sharpey en las dos especies (Tabla III 7; Fig III 15G).

M. femorotibialis. Este es un músculo voluminoso compuesto por dos cuerpos de origen que se extienden en la mayor parte de la diáfisis del fémur (Figs. III 14D, III 15E y F). Actúa como un extensor de la articulación de la rodilla (o unión femorotibial; Otero et al., 2010). El *m. femorotibialis internus* se origina en las superficies medial y anterior de la diáfisis del fémur. La mayor parte del origen de este músculo es carnosa, excepto a nivel de la línea intermuscular craneal, que es tendinosa. El *m. femorotibialis externus* se origina en la superficie lateral y posterior del eje femoral. Se evidenciaron fibras de Sharpey en la región de unión de este músculo en las dos especies (Tabla III 7; Fig III 15G y H).

M. iliofemoralis. Este músculo actúa como abductor del fémur y se inserta de forma carnosa en la superficie lateral de la diáfisis del fémur, entre las dos cabezas del *m. femorotibialis* y debajo de la inserción de *m. puboischiofemoralis internus 2* (Figs. III 14D y III 15F). Este músculo actúa como un abductor del fémur (Otero et al., 2010). En relación al



sitio de fijación de este músculo, se evidenciaron fibras de Sharpey sólo en *Caiman latirostris* (Tabla III 7; Fig III 15G).

III.4- DISCUSIÓN

Como resultado de los análisis osteohistológicos y microanatómicos realizados en este capítulo, se obtuvieron datos tanto cualitativos (p.ej., caracterización de la matriz) como cuantitativos (p.ej., porcentaje ocupado por la cavidad medular), los cuales serán a continuación discutidos en función de los distintos objetivos/hipótesis de esta tesis. Cabe aclarar, que dado el bajo n de individuos por especie utilizada en este trabajo, los resultados se analizaron buscando tendencias generales.

III.4.1- Variación microanatómica y osteohistológica

Como fue mencionado anteriormente en otros capítulos, las variaciones de distintos parámetros histológicos son importantes, ya que pueden brindar información relevante relacionada con la historia de vida de los organismos. En esta sección se evalúan parámetros microanatómicos y microestructurales de *Caiman latirostris* y *Caiman yacare* que mostraron variación intraelemental, ontogenética e interespecífica, y se discuten las posibles causas vinculadas con dicha variación.

En cuanto a la microanatomía, particularmente a la organización de los tejidos dentro de la cavidad medular, en los de caimanes analizados se evidenciaron distintos patrones, los cuales corresponden a dos de los tres patrones clasificados previamente en los ejemplares de tortugas estudiados en esta tesis (Capítulo II): PM 1- una cavidad medular abierta, revestida por tejido lamelar, PM 3- una región medular invadida completamente por tejido esponjoso. La ocurrencia de los distintos tipos de organización de la región medular no parece estar vinculada a cambios ontogenéticos ni a variaciones interespecíficas. En su lugar, las diferencias microanatómicas parecen estar más relacionadas con variaciones interelementales. El patrón caracterizado por la presencia de tejido esponjoso (PM 3) se observó en las metáfisis del húmero y fémur, en los elementos de las cinturas pélvica y pectoral y en los cuerpos y espinas vertebrales, en ambos estadios ontogenéticos de ambas especies estudiadas. Independientemente del tipo de patrón, en las diáfisis de los huesos largos de ambas especies se observó una menor expansión de la región medular que en los huesos de las cinturas y en las vértebras. De esta manera, el menor porcentaje ocupado por la región medular se registró en los huesos del estilopodio y el zeugopodio de ambas especies (p.ej., de 4% a 14%, aproximadamente; Tabla III 1). Sin embargo, en ciertos ejemplares (p.ej., MACN-48841, ejemplar adulto de *Caiman yacare*), la región medular de la



tibia ocupó un alto porcentaje del elemento en sección (21%) en comparación con el mismo hueso en los otros ejemplares (Tabla III 1). Por otro lado, el porcentaje que ocupa la región medular en distintos estadios ontogenéticos de ambas especies es similar en la mayoría de los huesos (Tabla III 1). La única diferencia importante en cuanto a este parámetro se reportó sólo en el ilion de ambas especies, entre ejemplares juveniles y adultos. Cabe resaltar que, mientras que en *Caiman latirostris* el mayor porcentaje ocupado por la región medular se observó en los huesos del adulto, en *Caiman yacare* el mayor porcentaje se observó en los del juvenil.

La distribución de los distintos tipos de tejido óseo (ya sea regional dentro de un mismo hueso, entre huesos de un mismo esqueleto o entre individuos) y su resultante combinación en distintos tipos de matrices, está determinada por diversos factores a los que están sujetos los huesos de los tetrápodos (p.ej., la tasa de crecimiento, la modelación de cada hueso durante su crecimiento, etc.; Enlow, 1962). De esta manera, el tipo de tejido primario observado varía ampliamente en ambas especies de *Caiman*. Si bien en algunos huesos, o en regiones de los mismos, se distinguen las matrices normalmente descritas como lamelar, pseudolamelar y entretejida (p.ej., costillas, escápula, región posterior del radio, corteza externa de la tibia, etc.), en otros huesos o regiones de los mismos, la caracterización tipológica de la matriz no coincide con las clasificaciones tradicionales (p.ej., cuerpos vertebrales, coracoides, metáfisis de fémur y húmero, etc.). Por lo tanto, para dichos casos se observó la existencia de un tejido pseudolamelar con una organización variable de las fibras intrínsecas (Figs. III 9J y 10A), o un hueso entretejido con cierto grado de organización de las fibras (Fig. III 8A y B). De la misma forma, en trabajos previos se han realizado caracterizaciones de matrices como pseudolamelar con fibras pobremente organizadas (“poorly organized parallel-fibred bone”; Klein et al., 2009), pseudolamelar laxo (“loosely parallel fibered tissue”; Woodward et al., 2014), pseudolamelar cruzado (“crossed parallel fibered bone”; Cerda et al., 2018), o fibrolamelar poco desarrollado (“weakly developed fibro-lamellar bone”; Botha-Brink y Smith, 2011), como para citar algunos ejemplos. En concordancia con lo que plantean autores como Klein et al. (2009), Werning (2013), Woodward et al. (2014), se concluye que estas variaciones registradas vinculadas a las clasificaciones tradicionales indicarían que estas últimas deberían ser revisadas y eventualmente ampliadas, teniendo siempre en cuenta la unificación criterios. Dicha revisión no sólo debería limitarse a la caracterización de los tejidos, sino también a la interpretación biológica de los mismos.

La presencia de una mayor variación en la organización de las matrices podría estar indicando que la dinámica de crecimiento de los crocodrilomorfos es más variable que la considerada tradicionalmente. Sin embargo, como se mencionó previamente, en numerosas secciones analizadas en esta tesis, se observaron matrices que se ajustan a las



clasificaciones tradicionales. Un caso interesante es la evidencia de tejido fibrolamelar o entretejido en la corteza interna y/o media de los huesos de ambas especies de caimanes (p.ej., metáfisis de fémur y de húmero, ulna e isquion). En estudios realizados en arcosauromorfos basales y avanzados, se ha descrito la presencia de tejidos con un bajo grado de organización, (p.ej., entretejido, entretejido poco desarrollado, fibrolamelar, fibrolamelar poco desarrollado; de Ricqlès et al., 2003; Montes et al., 2010; Botha-Brick y Smith, 2011). Dicho tejido, también ha sido reportado en *Caiman yacare* (Andrade et al., 2018) y en algunos otros cocodrilos, juveniles y adultos, ya sea en ejemplares en cautiverio, silvestres o con alguna patología (p.ej., *Acynodon sp.*; *Alligator mississippiensis*, *Crocodylus sp.*, *Crocodylus johnstoni*, *Crocodylus porosus*, *Leidyosuchus*, *Terrestrisuchus*; Enlow, 1969; Chabreck y Joanen, 1979; Horner et al., 2001; de Ricqlès et al., 2003; Chinsamy y Hillenius, 2004; Padian et al., 2004; Tumarkin-Deratzian, 2007; Werning, 2013; Woodward et al., 2014; Company y Pereda-Suberbiola, 2017). Como resultado del estudio osteohistológico realizado en esta tesis, se corrobora la presencia de tejido fibrolamelar y entretejido en caimanes. La presencia de matrices desorganizadas ha sido postulada como relacionada a tasas de crecimiento elevadas y a posibles tasas metabólicas elevadas, que, en el caso de cocodrilos actuales, se interpretan como características “retenidas de formas más primitivas de arcosaurios” (Farmer y Sanders, 2010; Cubo et al., 2012; Legendre et al., 2013; Woodward et al., 2014). No obstante, dado que los caimanes son organismos ectotermos, la presencia de tejido fibrolamelar o entretejido no sería una evidencia directa de algún tipo particular de termofisiología.

En cuanto a la vascularización de la corteza de los huesos de caimanes analizados en esta tesis, predominan mayormente los canales vasculares longitudinales (p.ej., costilla troncal, metáfisis del fémur); lo cual también fue reportado por otros autores para cocodrilos (*Alligator mississippiensis*, Lee, 2004; Klein et al., 2009; Woodward et al., 2014 y *Caiman yacare*, Andrade et al., 2018). En algunos huesos (p.ej., hoja escapular y ulna del adulto de *Caiman latirostris*), los canales vasculares longitudinales están alineados entre sí formando hileras concéntricas. Dicha organización se observó en tortugas (p.ej., *Stigmochelys pardalis*; Botha y Botha, 2019, *Phrynops hilarii*, esta tesis) y, así como en otros cocodrilos (*Alligator mississippiensis*; Klein et al., 2009). Por otro lado, en huesos como el radio, la hoja escapular y los cuerpos vertebrales, se evidenciaron canales radiales y longitudinales en las dos especies de caimanes aquí estudiadas. La densidad relativa de canales vasculares no es homogénea en todos los ejemplares, ya que en algunos casos tiende a reducirse hacia la región más periférica de la corteza. Dicha reducción, no implica que los canales vasculares no contacten la superficie subperiosteal en todos los ejemplares. Si bien el hecho de que los canales vasculares se extiendan hasta la corteza externa indicaría que los individuos no alcanzaron la madurez somática, su disminución en la densidad indica una disminución en



su tasa de crecimiento (Klein y Sander, 2007; Company y Pereda-Suberbiola, 2017). Notablemente, en algunos huesos del adulto de *Caiman yacare* se observa una elevada cantidad de canales vasculares radiales, los cuales atraviesan toda la corteza (desde el margen perimedular al subperiosteal, Fig. III 8F). Como se mencionó en el capítulo II, los canales vasculares radiales podrían estar vinculados a una mayor tasa de osteogénesis o la presencia de fibras de Sharpey (de Margerie et al., 2004; Stein et al., 2013; Botha y Botha, 2019). La ocurrencia de canales vasculares radiales en los huesos de caimanes estudiados estaría principalmente vinculada a mayores tasas de crecimiento, ya que no se evidenció una importante relación entre dichos canales y la presencia de fibras de Sharpey. Esto coincide, a su vez, con las tasas de crecimiento aquí calculadas para esta especie, las cuales fueron más elevadas (ver más adelante). Los canales vasculares organizados en osteonas primarias fueron observados en muy pocos huesos de las dos especies, mayormente en la corteza interna y media de los mismos. La presencia de osteonas primarias en distintos elementos óseos se ha registrado, también, en otros taxones de cocodrilos (p.ej., *Caiman yacare*, Andrade et al., 2018 y en *Alligator mississippiensis*, Lee, 2004; Woodward et al., 2014). Los cocodrilos estudiados tanto aquí como por otros autores poseen osteonas primarias con orientación mayormente longitudinal, las cuales se encuentran en los primeros ciclos de formación (hasta el cuarto ciclo en *Caiman yacare*, Andrade et al., 2018). Dichos resultados reflejarían mayores tasas de formación ósea en los estadios juveniles (Chinsamy-Turan, 2005).

Acercas de los tejidos secundarios, estos están representados por hueso esponjoso compactado, capa circunferencial interna y/u osteonas secundarias. En la mayoría de los casos la distribución de estos tejidos no es homogénea dentro de una misma sección transversal. El tejido esponjoso compactado estuvo muy desarrollado, incluso contactando con la región más externa de la corteza, en la metafisis proximal del húmero en ambas especies. Dicho patrón estaría vinculado al proceso de modelación que sufren los huesos largos a medida que los mismos crecen en longitud (Enlow, 1963). Considerando a la capa circunferencial interna, sólo en el radio del ejemplar adulto de *Caiman latirostris* se observaron dos sucesos de deposición de ésta, la cual en general estuvo formada por un único episodio de reabsorción y posterior osteogénesis. Además, se observó una variación en la orientación de las lagunas de osteocitos en la capa circunferencial interna en el cuerpo de la vértebra caudal del juvenil de *Caiman latirostris*. Aunque dicho patrón ha sido reportado por otros autores (p.ej., fémur de *Aepyornis maximus*, Chinsamy et al., 2020), no existe una clara explicación de su origen.

En relación a las marcas de crecimiento, si bien predominaron las líneas de crecimiento detenido, también se observaron annuli. Dependiendo de la especie, el estadio ontogénico y el elemento óseo, la cantidad de marcas de crecimiento reconocibles es



altamente variable (Tabla III 2). Si bien los elementos óseos del esqueleto apendicular (p.ej., fibula, radio, húmero, fémur, coracoides, pubis y hoja escapular) registran mayor cantidad de marcas de crecimiento, en algunos casos, las costillas troncales, espinas vertebrales y osteodermos también presentaron un buen registro de marcas de crecimiento (Tabla III 2). En cuanto al esqueleto apendicular, mientras que la fibula, pubis y diáfisis del húmero fueron los huesos con mejor registro de marcas de crecimiento en el adulto de *Caiman latirostris*, en el juvenil fueron diáfisis del fémur, el radio y la tibia. Por su parte, en *Caiman yacare*, mientras que en el adulto los elementos con mejor registro fueron la fibula, el coracoides y la hoja escapular, en el juvenil fueron la hoja escapular, el isquion y el pubis (Tabla III 2). Asimismo, en ambos estadios ontogenéticos de *Caiman latirostris*, se observó que las marcas de crecimiento de algunos de los huesos con mejor registro están completas en más de un 50% de la sección transversal. Por otro lado, los huesos de los ejemplares de *Caiman yacare* que poseen más del 50% de las marcas completas no fueron los que presentaban el mejor registro para estimar edad (Tabla III 2). En algunos casos, las marcas de crecimiento son reabsorbidas de forma total o parcial debido a la expansión de la cavidad medular (Tabla III 2). De esta forma, en algunos huesos de los caimanes estudiados (fibula, radio, ulna y diáfisis del húmero) se observó una correlación entre la baja expansión medular y el elevado registro de marcas de crecimiento. Sin embargo, varios elementos de la cintura pectoral y pélvica (p.ej., pubis, coracoides, hoja escapular), a pesar de exhibir mayores porcentajes de expansión medular, poseen igualmente buenos registros de marcas de crecimiento. El hecho de que la cantidad de marcas no sea homogénea en todo el esqueleto de un mismo individuo y que las mismas no siempre estén completas, es algo que ya se ha observado en numerosos taxones (p.ej., Klein y Sander, 2007; Woodward et al., 2014). Cabe destacar que, al igual que lo reportado aquí para *Caiman latirostris*, el radio resultó también ser un elemento útil para realizar esqueletocronología en individuos juveniles *Alligator mississippiensis* (Woodward et al., 2014).

Al realizar estimaciones de edad mediante retrocálculaciones en los ejemplares estudiados aquí, y siguiendo el método de máximo grosor del primer ciclo de crecimiento, se obtuvieron resultados diferentes según el hueso analizado. Basado en el cálculo realizado en la radio y fémur, se estima una edad de 13 o 21 años respectivamente en el adulto de *Caiman latirostris*. Por su parte según los cálculos realizados en el fémur y radio, se estima una edad de 6 o 14 años respectivamente en el adulto de *Caiman yacare* (Tabla III 3). Cabe destacar que al ser tan variables los valores, el rango de edad que se puede estimar en cuanto a las retrocálculaciones es muy amplio, indicando que las metodologías utilizadas para este tipo de análisis deben ser revisadas. Según las curvas de crecimiento realizadas para *Caiman latirostris*, un ejemplar de una LHC de 80-90 cm tendría una edad de 25 años aproximadamente (Moulton et al., 1999). Dado que el ejemplar de *Caiman latirostris* aquí



estudiado posee una LHC de 90 cm aproximadamente, y si bien se evidencia una gran variación de la edad estimada según el elemento óseo, el cálculo realizado en el fémur sería el que proporciona una edad más próxima a la esperada (Tabla III 3).

En síntesis, los resultados aquí discutidos sobre variación microanatómica y microestructural en caimanes son congruentes con estudios previos en este campo, revelando además patrones de variación no reportados previamente. En cuanto a la microanatomía, al igual que lo observado en tortugas, el aumento de tejido esponjoso no está directamente relacionado con la ontogenia, sino que la organización de la cavidad medular varía entre distintos elementos de un mismo esqueleto. En relación a la microestructura, al igual que ha sido reportado previamente en varios taxones de arcosauromorfos, se observó una gran variedad de tejidos óseos primarios. Las matrices varían desde lamelar a entretejido, con una amplia gama de patrones intermedios entre ambos. Por lo tanto, sería importante lograr revisar y ampliar la nomenclatura de las matrices presentes en estos grupos de vertebrados. Asimismo, y al igual que en otros taxones de cocodrilos (p.ej., Woodward et al., 2014; Klein et al., 2009), en los ejemplares de caimanes aquí estudiados se reporta la presencia de tejidos con bajo grado de organización (i.e., entretejido, fibrolamelar). La ocurrencia (e implicancias biológicas) de este tipo de tejidos, considerados tradicionalmente ausentes en *Crocodylomorpha*, debería ser reevaluada en este linaje y estudiada en una mayor diversidad de taxones actuales y fósiles.

Finalmente, considerando la esqueletocronología, se observó que si bien varios elementos del postcráneo resultaron ser buenos indicadores para establecer las edades mínimas, estos no fueron los mismos en las dos especies, ni en todos los estadios ontogenéticos. Sin embargo, los huesos apendiculares mostraron los mejores registros para ambas especies. La variación interelemental en cuanto al número de marcas de crecimiento preservadas (y su potencial importancia en estudios esqueletocronológicos) ha sido explorada en muy pocos taxones, siendo este un nuevo aporte a la temática. Cabe destacar que, en estudios previos realizados en *Caiman yacare*, se observó una correlación entre la presencia de marcas de crecimiento y factores tales como la fluctuación entre lluvias y sequías y la disponibilidad de alimento (Andrade et al., 2018). Queda aún por dirimir, de qué manera estas variables influyen en el tipo marca formada (i.e., líneas de crecimiento detenido o annuli) y en la extensión del cese y/o ralentización del crecimiento.

III.4.2- Dinámica de crecimiento

Como fue mencionado en el capítulo anterior, una de las formas más utilizadas para analizar la dinámica de crecimiento en formas actuales y fósiles se basa en calcular las



tasas de crecimiento relativas o absolutas, a partir del tipo de la matriz ósea o de las tasas de osteogénesis. Esto también puede servir para identificar variaciones de crecimiento dentro del mismo esqueleto, lo cual podría aportar datos sobre posibles alometrías en el crecimiento.

Considerando únicamente los datos cualitativos (i.e., el grado de vascularización tisular y la organización de fibras extrínsecas), en algunos elementos del esqueleto axial de los caimanes aquí estudiados (p.ej., costillas troncales y en las espinas vertebrales), se observaron tasas de crecimiento relativas bajas, dado el nivel de organización de la matriz y la escasa vascularización. Por el contrario, otras regiones del postcraneo (p.ej., metafisis proximales de húmero y fémur y chevrones), poseen tasas de crecimiento relativas más elevadas, representadas por tejidos pseudolamelar y entretejido, y una elevada densidad de canales vasculares. En cuanto a los huesos apendiculares, se evidenciaron diferencias en las tasas de crecimiento absolutas entre éstos. Si bien, en algunos huesos se observó una relación directa entre el tamaño del elemento óseo y su tasa de crecimiento, dicho patrón no se evidenció en todos los huesos de los cuatro individuos. Al respecto, si bien la longitud de los huesos del estilopodio y zeugopodio de los miembros posteriores es superior a la de los anteriores en las dos especies de caimán aquí analizadas (Tabla I 2), las tasas de crecimiento no siempre coinciden con dicho parámetro osteológico. Ejemplo de esto son las tasas de crecimiento del fémur en comparación con las del húmero de *Caiman latirostris* y las tasas de crecimiento de la fíbula en comparación con las del radio de prácticamente todos los ejemplares (Tabla. III 4). Estudios realizados en individuos juveniles de *Alligator mississippiensis* han reportado tasas de crecimiento anuales más elevadas en el húmero, fémur y tibia, que en fíbula, radio y ulna (Woodward et al., 2014). Este patrón se repite en los ejemplares de caimanes aquí estudiados, excepto en el adulto de *Caiman latirostris*, cuyo fémur posee tasas de crecimiento relativamente bajas. La diferencia observada en el fémur de este ejemplar podría deberse a la destrucción, mediante la expansión de la cavidad medular, de los períodos de osteogénesis más elevados en dicho elemento. Respecto de las retrocalculaciones, se estima que en el fémur de este individuo se reabsorbieron aproximadamente la mitad de las marcas de crecimiento que depositó en toda su vida, las cuales corresponden a los primeros periodos del desarrollo, caracterizado por elevadas tasas de osteogénesis. Por lo tanto, al solo contar con el registro del crecimiento de la última mitad de vida de este individuo, las tasas de osteogénesis corresponderían al momento de menor velocidad de crecimiento, lo cual explicaría los valores relativamente bajos para este parámetro.

Por otro lado, en algunos huesos (p.ej., radio, coracoides, fíbula, ulna) se observan asimetrías en la vascularización y en la organización de las fibras intrínsecas a lo largo de la sección transversal. Estas asimetrías se vieron reflejadas también en variaciones en las



tasas de crecimiento a lo largo de la sección transversal (Tabla III 4). Dichas regiones coinciden en los cuatro individuos aquí analizados, y también coinciden con las reportadas en las figuras del trabajo de Woodward et al. (2014) sobre *Alligator mississippiensis*, y con las del trabajo de Andrade et al. (2018) sobre *Caiman yacare*. Estas asimetrías observadas en algunos casos estarían vinculadas a procesos de drift y modelación que sufren los huesos a lo largo de su crecimiento (Hutton, 1986; Enlow, 1963; Francillon-Vieillot et al., 1990b). La correspondencia de tales asimetrías en los mismos elementos de distintas especies sugiere que los patrones de modelación para dichos elementos serían sumamente conservativos.

Los cocodrilos se caracterizan por tener un crecimiento relativamente lento, aunque su dinámica de crecimiento sigue un patrón general, caracterizado por un crecimiento rápido (en términos relativos) hasta que alcanzan la madurez sexual, el cual disminuye gradualmente (Grigg y Kirshner, 2015). La dinámica de crecimiento de ambas especies de caimanes aquí analizadas presentó variaciones en relación a las tasas de crecimiento, absolutas y relativas, a lo largo de la ontogenia. En algunos casos, las variaciones en la microestructura ósea (tasas de crecimiento relativas) se correlacionaron con las variaciones en la tasa de crecimiento absolutas. En los ejemplares juveniles, en el fémur y la tibia del ejemplar de *Caiman latirostris* y en la fíbula de *Caiman yacare*, se registran tasas de crecimiento relativamente bajas en los primeros ciclos de crecimiento (entre 0,118 mm/año - 0,546 mm/año Tabla III 4; Fig. III 16B y D). Estas tasas se elevan (entre 1,304 mm/año - 1,625 mm/año) y vuelven a bajar (entre 0,134 mm/año - 0,445 mm/año) formando un pico entre el 3° o 4° ciclo de crecimiento, según el hueso. Contrariamente, en el resto de los huesos, las tasas de crecimiento revelan valores relativamente constantes (p.ej., entre 0,409 mm/año - 0,604 mm/años en el húmero de *Caiman latirostris*) o son altas en los primeros ciclos y luego decaen (p.ej., 1,039 mm/años - 0,065 mm/año en el húmero de *Caiman yacare*; Tabla III 4; Fig. III 16B y D). Estas variaciones en las tasas de crecimiento absolutas se vieron reflejadas también en las tasas de crecimiento relativas, ya que en algunos casos se evidenció tejido lamelar o pseudolamelar en los primeros ciclos de crecimiento, y un tejido con un mayor grado de desorganización en los siguientes ciclos. Algo semejante fue reportado en aligatorioideos cretácicos (*Acynodon* sp.) y actuales (*Alligator mississippiensis*), donde se evidenció una osteogénesis lenta en las primeras etapas de crecimiento (Ricqlès et al., 2001; Woodward et al., 2014; Company y Pereda-Suberbiola, 2017). Esta diferencia observada en la dinámica de crecimiento en algunos huesos podría estar relacionada con el cambio de dieta que poseen estas especies a lo largo de su desarrollo. Según estudios realizados en la dieta de *Caiman yacare* y *Caiman latirostris*, ambas especies ingieren los mismos ítems alimentarios durante el primer año de vida (invertebrados), y a partir del segundo año comienzan a incorporar vertebrados a su



dieta (Coutinho et al., 2013; Farias et al., 2013; Chistianini y Cestari, 2019). El valor nutricional de los vertebrados es mayor que el de los invertebrados, por lo tanto se esperaría observar variaciones en el crecimiento en ambas especies, luego del primer año de vida (Santos et al., 1996).

Concerniente a los estadios adultos, en el ejemplar de *Caiman latirostris*, si bien se evidencian diversos picos (altos y bajos) en los primeros estadios ontogenéticos, las tasas de crecimiento son relativamente más altas (entre 0,147 mm/años - 0,925 mm/años) que en los últimos estadios en los cuales se observa una disminución paulatina de las tasas de crecimiento (entre 0,019 mm/años - 0,125 mm/años; Tabla III 4; Fig. III 17). Dicha disminución se ve además reflejada en un aumento de la organización de las fibras hacia la corteza externa y una disminución en la densidad de canales vasculares (Fig. III 5F). Esta disminución de la vascularización hacia la corteza externa también se reporta en varios grupos de saurópsidos (Klein y Sander, 2007; Company y Pereda-Suberbiola, 2017). Por su parte, las tasas de crecimiento del adulto de *Caiman yacare* tienden a mantenerse elevadas (entre 0,212 mm/año - 1,510 mm/año) y constantes durante más ciclos de crecimiento, ya que no reveló los mismos picos observado en *Caiman latirostris*. Cabe destacar que las tasas de crecimiento de en *Caiman yacare* experimentan una caída más abrupta que la reportada para *Caiman latirostris* (Tabla III 4; Fig. III 18).

Considerando el promedio de las tasas de crecimiento relativas y absolutas de todos los huesos estudiados, se evidenciaron diferencias entre especies. Se observó un mayor grado de vascularización y menor cantidad de marcas de crecimiento en la mayoría de los huesos de *Caiman yacare*. Esto indicaría mayores tasas de crecimiento relativas para esta especie. Por otro lado, si bien las tasas de crecimiento promedio son prácticamente iguales en los estadios juveniles de ambas especies, las mismas son levemente diferentes en los adultos, siendo mayor en *Caiman yacare* (0,38 mm/año en el juvenil y 0,20 mm/año en el adulto de *Caiman latirostris*; 0,39 mm/año en el juvenil y 0,41 mm/año en el adulto de *Caiman yacare*; Tabla III 4). De esta forma, las diferencias en las tasas de crecimiento promedio podrían deberse a variación de los tamaños de las especies, ya que estas especies han sido reportadas con distintos tamaños finales (*Caiman latirostris* posee un largo total de entre 1,5 m y 2,0 m y *Caiman yacare* posee un largo total de entre 2 m y 2.5 m; Brazaitis, 1973; Micucci y Waller, 1995; Verdade et al., 2010; Grigg y Kirshner, 2015). No obstante, cabe aclarar que dichos extremos serían más bien poco comunes, dado que en la naturaleza ambas especies exhiben dimensiones equivalentes, con ejemplares adultos con cráneos de un largo anteroposterior entre 30 y 35 cm aproximadamente (p.ej., *Caiman latirostris* MACNV- 1420 y BMNH 94-3-22-6, *Caiman yacare* FMNH 12366; Bona y Desojo 2011, figura 2; Brochu, 1999, figuras 6 y 7). Por ello, no existiría una diferencia de tamaño tan importante como para considerar que existe una relación causal entre la tasa de



crecimiento y el tamaño. Por otro lado, debe recordarse que los ejemplares adultos de ambas especies aquí estudiadas corresponden a individuos de distintos sexos, siendo el ejemplar de *Caiman latirostris* una hembra y el de *Caiman yacare* un macho. De esta forma, la explicación más plausible sería vincular las diferencias en las tasas de crecimiento al dimorfismo sexual, ya que los machos de los cocodrilos suelen ser más grandes que las hembras (p.ej., Werning, 2013; Chabreck y Joanen, 1979).

En suma, en el estudio de las tasas de crecimiento relativas y absolutas y las interpretaciones de la dinámica de crecimiento, se reflejaron diferencias interelementales, ontogenéticas y posiblemente interespecíficas. Las tasas de crecimiento relativas a nivel interelemental varían según el hueso o la región del mismo, ya que por ejemplo el cuerpo vertebral y la espina neural revelaron matrices con tasas de osteogénesis disimiles. Por otro lado, en relación con las tasas de crecimiento absolutas calculadas en el estilopodio y zeugopodio, se observó que algunos de los huesos más grandes (p.ej., fémur, tibia) poseen mayores tasas que los más pequeños (p.ej., húmero, ulna). Por otro lado, existe un claro patrón de asimetrías relacionado a la vascularización y la organización de las fibras intrínsecas en ciertos huesos (p.ej., fíbula). Puesto que dichos patrones pueden vincularse a procesos de modelación, se establece que dichos procesos son altamente conservativos no sólo en caimanes, sino también en otros cocodrilos, tal como revelan los datos publicados.

Las dinámicas de crecimiento inferidas a partir de los juveniles de ambas especies revelaron trayectorias de crecimiento similares. Contrariamente, la dinámica de crecimiento inferida a partir de los adultos de ambas especies presentó diferencias (reflejadas en las tasas de crecimiento tanto relativas como absolutas). Esto estaría sugiriendo que la dinámica de crecimiento en caimanes presenta rasgos más conservativos durante los primeros estadios ontogenéticos, divergiendo más tardíamente.

Finalmente, el dimorfismo sexual es un tópico poco abordado desde un análisis osteohistológico, situación que no deja de ser llamativa dado que dicho carácter está ampliamente distribuido en cocodrilos. Los datos histológicos aquí aportados indican que los cambios en cuanto a la dinámica de crecimiento que existen entre miembros de distintos sexos estarían vinculados a variaciones histológicas particulares (p.ej., machos con menor grado de organización espacial de las fibras intrínsecas, mayor vascularización y tasas de crecimiento absolutas más elevadas) de los caimanes aquí estudiados. Para poder verificar tal correlación es necesario, realizar estudios histológicos de ambos sexos por especie y efectuar análisis comparativos en individuos de un mismo género.



III.4.3- Edad y maduración

El estudio de la dinámica de crecimiento de los cocodrilos nos aporta información en relación a la madurez y longevidad de los mismos (Dodson, 1975). En cocodrilos, los momentos relacionados con la maduración sexual y somática están asociados a notables cambios en las tasas de crecimiento (Grigg y Kirshner, 2015). El momento en el cual se producen dichos eventos de la historia de vida de los organismos puede ser determinado a partir del análisis tanto de las curvas de crecimiento como de las variaciones en la microestructura ósea.

El momento en el cual los cocodrilos alcanzan la madurez sexual puede variar según la especie (p.ej., las especies más pequeñas crecen un poco más rápido y maduran a menor edad) o según las temperatura y disponibilidad de alimento (p.ej., individuos de *Alligator mississippiensis* que habitan en Luisiana alcanzan la madurez sexual ocho años antes que los que habitan en Carolina del Norte; Lance, 2003, Grigg y Kirshner, 2015). Pese a esto, existen al menos dos pautas generales para el grupo: 1- las hembras maduran a menor edad y tamaño que los machos (generalmente las hembras alcanzan la madurez sexual entre los 8 y 10 años, y los machos entre los 12 y 15 años; 2- especies que viven en ambientes templados poseen una maduración sexual más tardía que las que habitan en ambientes más cálidos (Chabreck y Joanen, 1979; Magnusson y Lima, 1991; Magnusson y Sanaïotti, 1995; Tucker et al., 2006; Grigg y Kirshner, 2015).

Según la bibliografía, el momento en el que machos y hembras de *Caiman latirostris* alcanzan la madurez sexual varía según la latitud. Mientras que las hembras de Brasil maduran sexualmente a los 10 y 13 años y a un tamaño (LHC) aproximado de 80 cm (Verdade y Sarkis, 1998; Moulton et al., 1999); las del norte de Argentina lo hacen a los 6 años y a un tamaño (LHC) de 60-70 cm, aproximadamente (Micucci y Waller, 1995). Por su parte, en *Caiman yacare*, el momento en el que se alcanza la madurez sexual no varía geográficamente (entre 9 y 10 años), pero sí el tamaño corporal para cada sexo. Asimismo, los tamaños corporales (LHC) son de 90 cm en el macho y 80 cm la hembra para las poblaciones de Brasil (Coutinho, 2000) y de 60-70 cm (LHC) para las poblaciones de Argentina (Micucci y Waller, 1995).

Considerando las muestras aquí analizadas y teniendo en cuenta sólo las variaciones de las tasas de crecimiento absolutas, se evidencia una variación en cuanto al momento en el que las distintas especies alcanzan la madurez sexual. En cuanto a esto, en los huesos largos del miembro anterior y posterior de la hembra de *Caiman latirostris*, la disminución en las tasas de crecimiento ocurrió, según los valores obtenidos a partir de uno de los métodos de retrocalculación (máximo grosor de la primera marca de crecimiento), entre los 11 y 15 años de vida. En el caso del macho de *Caiman yacare*, dicha disminución



habría ocurrido entre los 11 y 12 años (Tabla III 4; Figs. III 17 y III 18). Estos valores son, a grandes rasgos, coincidentes con aquellos reportados en la bibliografía. Cabe aclarar que para el caso de *Caiman yacare* solo se pudo realizar dicha estimación basada en las tasas de crecimiento del fémur y ulna, ya que en el resto de los huesos no se puede determinar un momento claro de disminución de las tasas de crecimiento. Dichos resultados estarían sustentados con los estudios de Woodward et al. (2014), quienes plantean que sólo algunos huesos (en general los de mayores tamaños) de un mismo individuo son más informativos para realizar análisis de las dinámicas de crecimiento. Por otro lado, cabe señalar que, según los datos publicados, la edad a la que *Caiman latirostris* alcanza la madurez sexual varía entre las poblaciones de Brasil y de Argentina, siendo de 10-13 y 6 años respectivamente. Los resultados obtenidos en la estimación de madurez sexual basada en esqueletocronología para el ejemplar de *Caiman latirostris* aquí estudiado serían coincidentes con la información biológica publicada sobre las poblaciones de caimanes de Brasil (Verdade y Sarkis, 1998; Moulton et al., 1999; Coutinho, 2000). No obstante, estos resultados difieren de lo reportado para las poblaciones de caimanes de Argentina (Micucci y Waller, 1995). Esta incongruencia de los resultados obtenidos para *Caiman latirostris* podría estar reflejando una variación vinculada momento en el cual las poblaciones de Argentina alcanzan la madurez sexual. Dicha variación intraespecífica debería ser corroborada mediante estudios de campo en poblaciones con individuos de edad conocida. Asimismo, los resultados obtenidos podrían no reflejar una variación intraespecífica verdadera, sino más bien una falencia en del método de retrocálculo. Por ello, futuros trabajos deberían incluir el muestreo de una serie ontogenética para efectuar superposición de secciones (p.ej., Castanet y Baez 1991; Woodward et al., 2014) y/o la inclusión de algoritmos matemáticos recientemente implementados para estimación de edad y reconstrucción de curvas de crecimiento (p.ej., Lee y O'Connor, 2013).

Si bien el crecimiento de los cocodrilos ha sido considerado como indeterminado en el pasado, nuevos datos basados en distintas fuentes de información no sustentan esta idea, revelando que el crecimiento de éstos se detiene al alcanzar un tamaño específico (p.ej., Jacobsen y Kushlan, 1989; Wilkinson y Rhodes, 1997; Tucker et al., 2006; Woodward et al., 2011). Como fue mencionado anteriormente, la presencia de un sistema fundamental externo es un indicador del alcance de la madurez somática. Dado que en ninguno de los ejemplares se evidencio dicho sistema, se podría inferir que no habían alcanzado la madurez somática. Este resultado estaría validado por el hecho de que los tamaños máximos registrados para cada especie son mayores al presente en los individuos aquí estudiados (Tabla I 1).

Teniendo en cuenta los resultados y la bibliografía presente en este grupo, se evidenciaron algunos casos donde la información osteohistología coincide con la biológica.



En primer lugar, en cuanto a la madurez sexual, los resultados obtenidos son mayormente coincidentes en el caso de *Caiman yacare*, aunque son más altos de los esperados en *Caiman latirostris*. Estos resultados pueden interpretarse como evidencia de una verdadera variación intraespecífica en las poblaciones de Argentina o bien posibles falencias en cuanto al método de retrocálculo aquí empleado. Por ellos, es importante efectuar un ajuste futuro de la metodología de retrocálculo para esta especie. Este tipo de ajustes cobra mayor importancia si se considera que las metodologías (y su rango de confianza) para realizar estudios paleobiológicos en formas fósiles se derivan de los estudios y ajustes efectuados en formas actuales, tal como ocurre en esta tesis. Finalmente, referente a la madurez somática, los resultados indicarían que ninguno de los ejemplares había alcanzado la misma al momento de morir. Esta inferencia estaría validada con el hecho de que el tamaño máximo registrado para cada especie es mayor al calculado para cada uno de los individuos aquí estudiados. Si bien como se mencionó previamente, existen estudios biológicos y osteohistológicos en cocodrilos, la diversidad de taxones estudiados es escasa. En cuanto a la gran variabilidad en cuanto al crecimiento y madurez sexual que existen en los cocodrilos, es evidente la necesidad de aumentar los estudios osteohistológicos en numerosas especies, y en diferentes poblaciones de la misma especie.

III.4.4- Correlato entre la musculatura apendicular y las fibras de Sharpey

Como se mencionó en los capítulos previos, las fibras musculares o tendinosas penetran en el tejido óseo y se calcifican, formando las denominadas fibras extrínsecas o fibras de Sharpey. Estas se observaron en prácticamente todas (91%) las secciones transversales realizadas en los huesos del postcráneo de caimanes. La mayor parte de las áreas de anclaje de los músculos relacionados con la movilidad del estilopodio de ambas especies se encuentran en las metafisis proximal y distal del húmero y del fémur. Se observó que la orientación, densidad y extensión de las fibras de Sharpey en la unión muscular es variable dentro y/o entre áreas de anclaje (Tabla III 7; Fig. III 15). Si bien se postula que las áreas de unión tendinosas poseen mayor densidad de fibras de Sharpey (Jones y Boyde, 1974), en este estudio se observó que tanto las uniones tendinosas como las carnosas pueden tener densidad de fibras media o alta (tipo B o C).

Si bien el porcentaje de correlación entre fibras de Sharpey y área de unión muscular en muchos casos es alto, existen casos en donde no hay fibras de Sharpey y casos donde las fibras están ubicadas en parches. De la misma forma, se han encontrado regiones con presencia de fibras de Sharpey pero las mismas no poseen un correlato con una unión muscular (“falsos positivos”, según Petermann y Sander, 2013). El anclaje de músculos como el *m. triceps brevis intermedio*, el *m. triceps brevis caudalis* y el *m.*



pectoralis no presentó un correlato de fibras de Sharpey en *Caiman yacare*. Asimismo, se evidenció que la distribución de fibras de Sharpey no es un parámetro para determinar los límites exactos de una unión muscular (Hieronymus, 2006; Petermann y Sander, 2013). En *Caiman latirostris* se observó mayor cantidad de fibras distribuidas en parches que en *Caiman yacare*. Por otro lado, se observó que las fibras en relación a la unión de los músculos *m. latissimus dorsi* + *m. teres major* y *m. triceps brevis cranealis*, se encuentran distribuidas de forma continua en ambas especies.

En relación a lo reportado para otros cocodrilos (p.ej., *Alligator mississippiensis*, Petermann y Sander, 2013), en los caimanes aquí estudiados se encontraron algunas diferencias en cuanto a los patrones presentes en las fibras de Sharpey. Las fibras de Sharpey que se ubican en la región de unión del *m. caudofemoralis brevis*, *m. caudofemoralis longus* se encuentran distribuidas en parches tanto en *Alligator mississippiensis* como en *Caiman yacare* y *Caiman latirostris*. Sin embargo, las fibras poseen una orientación predominante en *Alligator mississippiensis* y en *Caiman latirostris* y poseen dos tipos de orientaciones (tipo I y II) en *Caiman yacare*. Por otro lado, mientras que las fibras en la región de unión del *m. femorotibialis* en la metafisis distal del fémur poseen una distribución continua en *Alligator mississippiensis*, las mismas se distribuyen en parches en *Caiman yacare* y *Caiman latirostris*. Sin embargo, las fibras en relación al anclaje de dicho músculo poseen una o dos orientaciones (patrón cruzado, según Petermann y Sander, 2013) en las tres especies, e incluso más de dos orientaciones en *Caiman latirostris* (Tabla III 7). De esta forma se puede observar que músculos importantes para la locomoción terrestre de los cocodrilos como son los *m. caudofemoralis* y *m. femorotibialis* poseen correlatos de fibras de Sharpey que presentan al menos un mismo patrón en las tres especies estudiadas al momento.

Algunas uniones musculares presentan marcas macro-osteológicas como estrías o crestas. De los músculos estudiados aquí, la unión del *m. latissimus dorsi* + *m. teres major*, *m. pectoralis*, *m. caudofemoralis brevis*, *m. caudofemoralis longus* dejan marcas macro-osteológicas evidentes. Por otro lado, la unión muscular del *m. femorotibialis* posee una línea intermuscular que podría ser considerada como un correlato osteológico. Estas mismas marcas también se han encontrado en la unión muscular de estos músculos en dinosaurios avianos y no avianos (Otero, 2018). Las fibras de Sharpey observadas en las regiones de unión de músculos del miembro anterior (*m. latissimus dorsi* + *m. teres major*, *m. pectoralis*) poseen una distribución continua, una densidad media (tipo B) y mayormente un patrón de orientación tipo I. Por su parte, las fibras relacionadas a los músculos del miembro posterior (*m. caudofemoralis brevis*, *m. caudofemoralis longus*) se encuentran distribuidos en parches, poseen densidad media (tipo B) y mayormente poseen orientación de tipo I y II. Particularmente, en el área donde se encontraría la línea intermuscular del *m.*



femorotibialis, las fibras de Sharpey poseen un patrón de orientación tipo III. Estos resultados estarían indicando que las fibras de Sharpey vinculadas a los músculos que presentan marcas macro-osteológicas en el miembro posterior presentan mayores alteraciones respecto de las orientaciones de las mismas. Esta amplia diversidad en los patrones de las fibras podría estar vinculada a que la superficie de anclaje presenta mayores irregularidades (crestas o estrías) y por lo tanto induciría a que las fibras presenten mayores puntos de unión y a su vez, que los mismos generen orientaciones diferentes. Este aumento de la superficie podría aumentar la eficiencia de anclaje muscular.

El m. *pectoralis* y el m. *triceps* de los cocodrilos son músculos que actúan venciendo la fuerza de gravedad y manteniendo la postura durante la caminata o el galope (Meers, 2003; Cuff et al., 2019). Mientras que en *Caiman latirostris* se encontraron fibras de Sharpey en relación al anclaje de estos músculos, en *Caiman yacare* solo se observaron fibras en relación a la unión del m. *triceps brachii cranialis*. El m. *triceps brachii cranialis* posee una densidad alta de fibras de Sharpey, una única orientación predominante y una distribución continua en ambas especies. Por su parte, el m. *pectoralis* posee varios tipos de orientación de las fibras (tipo I y II), una densidad media y una distribución continua en *Caiman latirostris*. Por otro lado, m. *puboischiofemoralis internus 1* y el m. *caudofemoralis longus*, junto con otros músculos del miembro posterior, son los principales aductores que actúan cuando los cocodrilos poseen las extremidades mantenidas lateralmente al cuerpo; y durante la fase de oscilación el m. *femorotibialis* actúa como extensor, mientras que el m. *caudofemoralis longus*, m. *caudofemoralis brevis*, m. *puboischiofemoralis internus 1* y 2 y el m. *iliofemoralis* actúan como retractores, protractores y abductores del miembro posterior (p.ej., Reilly y Blob, 2003; Otero et al., 2010; Cuff et al., 2019). Las fibras de Sharpey en relación a estos músculos poseen mayormente una distribución en parches, una orientación de tipo I (aunque también hay una importante presencia de orientación de tipo II) y una densidad entre media y alta. Dados estos resultados se podría estimar de forma preliminar que densidades de fibras de Sharpey medias y altas, así como varias orientaciones de las mismas, son los patrones que predominarían en los músculos involucrados en la locomoción terrestre de los caimanes.

Las extremidades de los cocodrilos son cortas y están proyectadas lateralmente. Los miembros posteriores son más grandes que los anteriores, la cola es pesada, y el centro de gravedad está justo delante de las patas traseras, por lo que estas soportan la mayor parte del peso del cuerpo y generan la fuerza propulsora (Willey et al., 2004). La postura de los cocodrilos es “esparrancada”, con miembros de tipo horizontal (i.e., estilopodio paralelo al piso y autopodio dirigido hacia adelante, p.ej., Liem et al., 2001), aunque en determinadas situaciones, son capaces de lograr posturas más erguidas (extremidades mantenidas) (Blob, 2000; Blob y Biewener, 2001; Otero, 2010). En su locomoción terrestre, los cocodrilos



utilizan una amplia diversidad de patrones de locomoción (p.ej., marcha ondulada, caminar erguidos, brincar y galopar; Parrish, 1987; Reilly y Elias, 1998, Reilly et al., 2005; Allen et al., 2014; Hutchinson et al., 2019). Dependiendo de la velocidad, los Crocodylia pueden desarrollar marchas tanto asimétricas (marcha lateral) como simétricas (trote) (Gatesy, 1991; Reilly y Elias, 1998). Como fue mencionado anteriormente, si bien hay músculos importantes relacionados con la postura y la movilidad del húmero y del fémur (p.ej., *m. caudofemoralis*, *m. pectoralis*) que presentan marcas macroscópicas en sus zonas de unión al estilopodio (crestas, estrías), los patrones de fibras de Sharpey a nivel microanatómico son variables en estas zonas de unión muscular.

En síntesis, se observó que al igual que en las tortugas analizadas, la presencia o ausencia de fibras de Sharpey en el húmero y en el fémur de los caimanes no siempre es indicadora directa de la ocurrencia o no de una unión muscular. La implicancia biomecánica relacionada con la fuerza ejercida por el músculo sobre la superficie de unión, en el caso de unión mediante fibras en parche o continua, debería ser evaluada en un marco morfofuncional. Por otra parte, si bien, las fibras se encontraron en relación a anclajes musculares carnosos y/o tendinosos, no revelaron una relación directa entre el tipo anclaje y la densidad de las fibras. Por otro lado, se observó que los músculos que cumplen las principales funciones durante la locomoción terrestre poseen una o dos orientaciones principales (tipo I y/o II) y una densidad entre media y alta. Si bien existen escasos trabajos donde se estudia el correlato entre la musculatura y las fibras de Sharpey, como se mencionó para tortugas, puede considerarse a este tópico como una línea de investigación prometedora. Existe una necesidad tanto de ajustar la zona de corte en relación al anclaje muscular como comprender la relación entre los patrones presentes en las fibras de Sharpey y la fuerza ejercida por cada músculo. Además de contribuir al conocimiento general sobre la microestructura ósea su relación con la musculatura en formas actuales, este tipo de análisis también servirá para disminuir el grado de especulación en las inferencias efectuadas en grupos fósiles.

III.4.4.1- Variación ontogenética de los patrones de fibras de Sharpey

Como fue mencionado en otros capítulos, la posición relativa de los músculos y su anclaje no varía en la ontogenia (p.ej., aves; Grant et al., 1980). Partiendo de ese supuesto y en relación con el Obj. 6 (ver Capítulo I), se analizó la variación, entre ejemplares juveniles y adultos, de la distribución, orientación y densidad de fibras Sharpey en las zonas de anclaje de los distintos músculos asociados a las metafisis del húmero y fémur de las dos especies de *Caiman*. En el anclaje de algunos músculos se evidenciaron variaciones tanto la presencia en las fibras de Sharpey como de los patrones en cuanto a distribución, orientación y densidad de las mismas a lo largo de la ontogenia (Tabla III 8).



Las fibras presentes en la unión del *m. latissimus dorsi* + *m. teres major* de *Caiman latirostris* y algunos músculos del miembro posterior (*m. puboischiofemoralis internus 1*, *m. puboischiofemoralis internus 2* y *m. femorotibialis*) y *m. triceps brachii cranialis* de *Caiman yacare* presentaron los mismos patrones de fibras (distribución, orientación y densidad) en ambos estadios ontogenéticos de cada especie. En cuanto a las uniones musculares que exhibieron variaciones ontogenéticas con respecto a la distribución de fibras, se puede mencionar al *m. puboischiofemoralis internus 1*, en *Caiman latirostris*, y al *m. caudofemoralis brevis* de *Caiman yacare*, los cuales se disponen de manera continua en el juvenil y en parches en el adulto. Considerando de la orientación de las fibras y en relación al anclaje de algunos músculos como el *m. coracobrachialis brevis ventralis*, mientras que las fibras poseen una o varias orientaciones (tipo I y II) en los adultos de ambas especies, los juveniles de *Caiman latirostris* poseen una orientación (tipo I) y los de *Caiman yacare* poseen dos orientaciones (tipo II). Por otro lado, ambos estadios ontogenéticos de *Caiman latirostris* poseen mayormente los mismos tipos de orientación, salvo en relación a la unión de *m. caudofemoralis brevis*, *m. femorotibialis* y *m. triceps brachii cranialis*, donde las fibras presentan distintos tipos de orientación en el juvenil. Si bien, la densidad de las fibras es igual en ambos estadios ontogenéticos de *Caiman yacare*, la misma es diferente en ambos estadios ontogenéticos de *Caiman latirostris*.

Tanto *Caiman latirostris* como *Caiman yacare* poseen los mismos hábitos locomotores entre las especies y lo largo de la ontogenia de cada especie. Por lo tanto, a priori sería de esperar que los patrones de las fibras de Sharpey relacionados a los músculos apendiculares no presenten variaciones a lo largo de la ontogenia. Sin embargo, fueron escasos los músculos que presentaron idénticas características en cuanto a los patrones de distribución, densidad y orientación de fibras de Sharpey. Cabe destacar que en ambas especies, el parámetro más conservativo en la mayoría de los músculos y a lo largo de la ontogenia fue el relacionado con la distribución de las fibras (i.e., parches o continuas). Por el contrario, la orientación de las fibras (tipo I, II y III) exhibió un alto grado de variación. El hecho de que las variaciones radiquen principalmente en la orientación de las fibras de Sharpey, podría estar vinculado a cambios en la orientación de la fuerza de tracción de los músculos durante la ontogenia. Sin embargo este tipo de inferencias debe ser analizado teniendo en cuenta el grado de desarrollo de la musculatura, así como los posibles cambios en las fuerzas ejercidas por la musculatura apendicular a lo largo de la ontogenia en ambas especies.



III.4.5- Inferencias basadas en la osteohistología de forma fósiles

Basado en los resultados obtenidos en las especies actuales de *Caiman*, y con el objetivo de poner a prueba las hipótesis paleobiológicas (Objs. 7 y 8, H10 y 11, ver Capítulo I), en esta sección se discute la relación entre el tamaño corporal de las formas gigantes de caimanes fósiles y la dinámica de crecimiento. Dicha discusión se plantea considerando además el contexto paleoambiental de las formas fósiles.

En cuanto a la organización del tejido primario de los elementos del esqueleto axial (vértebras cervical y caudal y costilla cervical), los ejemplares actuales y fósiles estudiados exhiben un patrón osteohistológico similar. Salvo en el juvenil de *Caiman latirostris*, donde se evidencia principalmente una matriz de tipo entretejido, el resto de los ejemplares de *Caiman* poseen mayormente una matriz de tipo lamelar o pseudolamelar. Sin embargo, en la sección transversal de algunos huesos de dichos taxones (p.ej., cuerpo de la vértebra cervical) existen regiones con matrices levemente más desorganizadas. La vascularización en todos los ejemplares es en términos generales semejante, sin embargo existen algunas diferencias dependiendo del hueso que se tome en consideración. Por ejemplo, el cuerpo de la vértebra cervical, el adulto de *Caiman latirostris* posee una corteza avascular, mientras que *Caiman yacare* y *Caiman* sp., poseen cortezas bien vascularizadas. En relación con la costilla troncal, tanto el ejemplar de *Caiman* fósil como el adulto de *Caiman latirostris* poseen cortezas avasculares y el resto de los ejemplares poseen cortezas con abundantes canales vasculares. En el cuerpo de la vértebra caudal del ejemplar de *Caiman* sp. fósil y del adulto de *Caiman yacare*, se evidenciaron osteonas primarias con orientación longitudinal.

En cuanto a la organización del tejido primario en los húmeros, se observó un patrón osteohistológico similar, aunque con algunas diferencias importantes. El tipo de matriz y el patrón de vascularización cambian de manera abrupta tanto en la corteza interna como en la externa del ejemplar de *Caiman* sp. MACN-Pv-5688. Estas regiones están caracterizadas por la orientación radial de las fibras intrínsecas y con un entramado de canales vasculares especialmente denso. Asimismo, la forma y distribución de las lagunas de osteocitos es altamente irregular. Este tipo de tejido aparece en la corteza interna y media del ejemplar MACN-Pv-5688, reflejando dos periodos de crecimiento rápido en la vida de este individuo.

Los tres taxones poseen un crecimiento cíclico, interrumpido por marcas de crecimiento a lo largo de su vida. Basado en el análisis esqueletocronológico realizado en *Caiman latirostris* y *Caiman yacare* se observó que los huesos apendiculares son los elementos más informativos para realizar estimaciones de edad mínima. Asimismo, en el ejemplar adulto de *Caiman latirostris* se observó que la porción distal de la costilla troncal es también informativa. Por lo tanto, el conteo de marcas de crecimiento realizado en los



húmeros y costilla troncal de los ejemplares de *Caiman* fósil (17 marcas de crecimiento en el húmero de MACN-Pv-5687, 16 en el húmero de MACN-Pv-5688, 19 en la porción distal de la costilla troncal de MLP-41-XII-13-1041) serían confiables para las estimaciones de edad mínima de cada individuo. Las marcas de crecimiento evidenciadas en los ejemplares fósiles de *Caiman* sp. poseen una marcada disminución de su distancia relativa hacia los últimos estadios del crecimiento. Incluso en la porción proximal de la costilla troncal del ejemplar MLP-41-XII-13-1041 se observó un sistema fundamental externo. La presencia de este sistema, como se ha mencionado anteriormente, evidencia que al menos este ejemplar había alcanzado la madurez somática.

Considerando las tasas de crecimiento absolutas calculadas en los húmeros de los ejemplares actuales y fósiles de *Caiman*, se evidencia que las mismas son superiores en las formas extintas (Tabla III 5). Particularmente si se comparan las tasas de crecimientos mínimas y máximas de los adultos de las especies actuales, que es de 0,03 - 0,92 mm/año (*Caiman latirostris*) y de 0,43 - 0,89 mm/año (*Caiman yacare*) con las de los ejemplares fósiles 0,07 - 1,84 mm/año (MACN-Pv-5888) y 0,09 - 2,17 mm/año (MACN-Pv-5887) (Tablas III 4 y III 5; Fig. III 19). A su vez, la curva de crecimiento trazada basada en las tasas de crecimiento de los ejemplares fósiles es levemente distinta para cada uno. En el ejemplar MACN-Pv-5688, se observa un periodo de crecimiento rápido registrado durante varios años de su vida (aproximadamente durante 7 años donde las tasas de crecimiento varían entre 0,8 - 1,70 mm/año; Fig. III 19). Sin embargo este periodo de crecimiento acelerado es más corto en el ejemplar MACN-Pv-5687 (aproximadamente 3 años, donde las tasas de crecimiento varían entre 0,9 - 2,17 mm/año; Fig. III 19). Esto último podría deberse a la mayor expansión de la cavidad medular observada en el ejemplar MACN-Pv-5687, la cual derivó en una mayor reabsorción del tejido óseo y sus marcas de crecimiento. Cabe señalar que en este ejemplar se evidencia un pico elevado de la tasa de crecimiento, que coincide con el cambio abrupto en la microestructura de la corteza (formación repentina de hueso entretejido), pico que no fue observado en el ejemplar MACN-Pv-5688 (que a su vez carece de hueso entretejido). Este aumento abrupto de la tasa de crecimiento en el ejemplar MACN-Pv-5687 podría deberse a un aumento esporádico del crecimiento producido en respuesta a condiciones ambientales favorables poco usuales (ver más adelante).

Considerando los valores de las tasas de crecimiento absolutas y edad obtenidos mediante retrocálculo en ejemplares fósiles, se pudo estimar que éstos alcanzarían la madurez sexual entre los 10 y 11 años de vida (Tablas III 5 y III 6; Fig. III 19). Estos resultados coinciden con el momento en que las formas actuales de *Caiman yacare* alcanzan la madurez sexual (según los datos biológicos reportados en la bibliografía y los resultados osteohistológicos encontrados en esta tesis). Este dato estaría indicando que más allá del tamaño adulto de los caimanes (cabe recordar que los especímenes fósiles



aquí estudiados tienen aproximadamente el doble en tamaño que los actuales), no existen diferencias sustanciales en cuanto a la edad a la cual alcanzan la madurez sexual. Esto es relevante ya que es congruente con el patrón reportado para formas actuales, donde no hay una correlación entre el tamaño adulto de cada especie y la edad a la que se alcanza la maduración sexual (p.ej., Chabreck y Joanen, 1979; Magnusson y Lima, 1991; Tucker et al., 2006; Grigg y Kirshner, 2015). Si bien los taxones fósiles de *Caiman* aquí estudiados alcanzarían la madurez sexual a tallas superiores que las actuales, esto ocurriría a raíz de una mayor tasa de crecimiento en los primeros y no a un retardo en el momento de maduración.

Basado en estas comparaciones se puede concluir que, tanto los caimanes actuales como los fósiles poseen dinámicas de crecimiento semejantes, pero las tasas de crecimiento eran más elevadas para las formas miocenas. Estas diferencias en las tasas de crecimiento serían coincidentes con lo propuesto por Case (1978), quien plantea que dentro de un clado los vertebrados más pequeños crecen más lentamente que aquellos de mayor porte. Estos resultados se contraponen con los estudios osteohistológicos realizados en osteodermos en cocodrilos (p.ej., el cocodrilo ante *Deinosuchus*, Erickson y Brochu, 1999); los cuales proponen que formas gigantes alcanzaban sus tallas características no por un incremento en la tasa de crecimiento, sino más bien por una prolongación en el tiempo de crecimiento activo.

Los tamaños corporales de los saurópsidos ectotermos están relacionados directamente con sus planes corporales, la historia de vida y las condiciones ambientales (clima, oferta alimentaria, etc.; Klein y Sander, 2007). En el caso de los crocodylomorfos, Godoy et al. (2019), plantean que, a lo largo de la evolución del grupo, en las formas acuáticas (p.ej., cocodrilos marinos o de hábitos anfibios) se evidencia una predominancia de tamaños grandes. Estos autores proponen que dicha tendencia en estos crocodylomorpha ectotermos está vinculada con la termorregulación, ya que la conductividad térmica en ambientes acuáticos es mayor a la del aire, y las formas con mayor volumen mantienen más fácilmente la temperatura corporal que las más pequeñas (p.ej., Vogel, 2005). De esta forma Godoy et al. (2019) postulan que el enfriamiento global ocurrido durante el Cenozoico habría sido desfavorable para las formas de cocodrilos acuáticos de pequeño tamaño, y habría “seleccionado” formas de gran tamaño, reduciendo la disparidad de tamaños corporales y la distribución geográfica del grupo. Particularmente, en el registro fósil sudamericano de cocodrilos existe una gran diversidad de tamaños corporales y morfologías. Las especies de caimanes del Mioceno de Argentina en particular, y de América del Sur en general, eran mucho más grandes que las especies que existen en la actualidad (Bona et al., 2013). Sin embargo cabe destacar que los cocodrilos fósiles del Mioceno registrados en Paraná (esto es más al sur de la Pan-Amazonia) son más pequeños



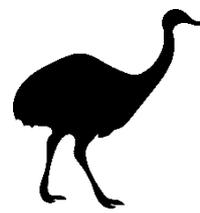
que las especies coetáneas registradas en latitudes menores en América del Sur. Esta disparidad latitudinal de tamaños corporales para taxones de un mismo linaje ha sido vinculada a los gradientes de las paleotemperaturas en el neotrópico, para esos intervalos de tiempo (ver, Head et al., 2009).

A principios del Mioceno, el enfriamiento se inició como consecuencia de las glaciaciones en la Antártida y el levantamiento de los Andes (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006; Zachos et al., 2001, 2008). Durante el Mioceno temprano, las temperaturas globales comenzaron a subir, con un óptimo en el Mioceno medio (p.ej., Zachos et al., 2001). Este aumento de temperatura produjo modificaciones ambientales y, en consecuencia, en la composición de la flora y fauna. Después de este óptimo climático, las temperaturas globales comenzaron a descender muy rápidamente. Las diferencias en los tamaños corporales de las formas fósiles y actuales de caimanes y la presencia de tasas de crecimiento más elevadas en los fósiles, podría tener una vinculación con los óptimos climáticos registrados para el Mioceno, ya que las tasas de crecimiento en los cocodrilos se relacionan directamente con las temperaturas, disponibilidad de alimento, entre otros (Grigg y Kirshner, 2015). En el marco de las investigaciones aquí realizadas, se considera que las óptimas condiciones paleoambientales del Mioceno habrían influenciado positivamente las tasas de crecimiento en las poblaciones de *Caiman*, lo cual habría derivado en la posibilidad de alcanzar grandes tamaños, tales como el reportado aquí para el ejemplar *Caiman* sp. MACN-Pv-5688. Si bien los ejemplares de *Caiman* sp. fósiles evidenciaron una dinámica de crecimiento similar a la de las formas actuales (aunque no así las tasas absolutas de osteogénesis), cabe destacar que ambos ejemplares exhibieron algunos eventos esporádicos de crecimiento acelerado a lo largo de su ontogenia. Esto podría estar vinculado a la plasticidad que presentan los cocodrilos frente a variaciones de las condiciones ambientales. Cabe destacar que la presencia de tejidos considerados como resultantes de una osteogénesis inusualmente acelerada ocurrida en algunos momentos del crecimiento de los saurópsidos ha sido considerada como el resultado de patologías óseas (Cubo, 2017; Gonzalez et al., 2017).

Finalmente, si bien los estudios sobre microestructura ósea en cocodrilos neosuquios son relativamente numerosos en comparación con otros cocodrilos, el muestreo dentro de cada linaje (p.ej., *Crocodylia*) sigue siendo escaso. La gran diversidad de formas y tamaños corporales registrada en cocodrilos brinda un escenario interesante para analizar los procesos que operaron en la historia evolutiva de cada linaje (p.ej., heterocronías). De esta forma, estudiar la dinámica de crecimiento de cocodrilos actuales y fósiles de distinto tamaño corporal permitirá, por ejemplo, comprender los mecanismos subyacentes a la evolución del gigantismo dentro de cada clado, poniendo a prueba las hipótesis desprendidas de este trabajo. Otro aspecto interesante para analizar es el momento en el



cual los individuos alcanzan la maduración sexual. Pese a su relevancia en estudios paleobiológicos, la maduración sexual en cocodrilos fósiles ha sido muy poco estudiada, siendo su relación con el tamaño corporal un tópico no explorado hasta el momento.



CAPÍTULO IV:
AVES



CAPÍTULO IV AVES

IV.1- INTRODUCCIÓN

IV.1.1- Sistemática y distribución del grupo de estudio, actuales y fósiles

Las aves “modernas” (Neornithes) poseen una gran diversidad de especies y su distribución es cosmopolita (Claramunt y Cracraft, 2015). Si bien las Neornithes se originaron a principios del Cretácico Superior en los continentes occidentales de Gondwana, su importante diversificación ocurrió luego del Cretácico-Paleogeno (Claramunt y Cracraft, 2015). Las aves “modernas” se agrupan dentro del clado Ornithurae, y se dividen en dos grupos principales: Palaeognathae y Neognathae (Fig. IV 1). Las Palaeognathae (ratites y inambues) son generalmente reconocidos como grupos monofiléticos y basales dentro de las Neornithes (p.ej., García-Moreno et al., 2003). Las ratites actuales son aves no voladoras, generalmente de gran tamaño y poseen una distribución principalmente gondwánica. Las relaciones filogenéticas dentro del grupo de las ratites es controversial, ya que, si bien tradicionalmente son consideradas un grupo monofilético, estudios anatómicos, moleculares y genómicos sugieren que son un grupo parafilético (p.ej., Baker et al., 2014; Mitchell et al., 2014; Fux et al., 2017; Braun et al., 2019). En América del Sur se encuentran los Rheiformes, el cual es un grupo monofilético que incluye a los Rheidae (ver, Gasparri, 2016). Esta familia incluye varios taxones extintos y algunas especies vivientes, entre las cuales se encuentra a *Rhea americana* (Tambussi y Noriega, 1996; Agnolin y Noriega, 2012; Agnolin, 2016). Esta especie es endémica de la Región Neotropical y su distribución geográfica comprende a Bolivia, Paraguay, Uruguay, Brasil y Argentina (Fernández, 1998; Tambussi y Acosta Hospitaleche, 2002; Gasparri, 2016; Fig. IV 2).

En cuanto al registro fósil, la familia Rheidae se conoce desde el Paleoceno medio de Brasil y Argentina (Chubut) y del Neógeno de Chile (Tambussi y Noriega, 1996; Martínez et al., 2009; Agnolin y Noriega, 2012). Los hallazgos más antiguos de *Rhea americana* se remontan a unos 10.000 años en diversas localidades de Brasil, Argentina y Uruguay (Gasparri, 2016). Particularmente, los materiales de *Rhea* analizados en esta tesis provienen de las siguientes localidades argentinas: Olivera, Comarca de Luján, provincia de Buenos Aires (Lujanense, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano; Cione et al., 2015; Picasso, 2016); barrancas del Río Paraná, en las cercanías de Paraná, provincia de Entre Ríos (“Conglomerado osífero” o “Mesopotamiense”, Mioceno tardío; Agnolin y Noriega, 2012); barrancas del Río Quequén Salado en las cercanías de Molino La Rosa, provincia de



Buenos Aires y La Lagunita, provincia de San Luis (Bonaerense Pleistoceno tardío; Cione et al., 2015).

IV.1.2- Microestructura ósea de aves actuales y fósiles

Uno de los primeros estudios osteohistológicos en aves fue el de Foote (1911) y el de Enlow y Brown (1957b), que describen la microestructura de huesos postcraneales de varios taxones de aves actuales (p.ej., Anseriformes, Galliformes, Columbriformes). Particularmente en relación a las ratites, existen algunos trabajos en la bibliografía donde se reportan estudios osteohistológicos, tanto en formas fósiles como actuales, mayormente descriptivos (p.ej., Bourdon et al., 2009; Turvey et al., 2005; Legendre et al., 2014; de Ricqlès et al., 2016) o con interpretaciones relacionadas con los aspectos reproductivos y el dimorfismo sexual (p.ej., Chinsamy et al., 2020)

Normalmente, las aves voladoras se caracterizan por tener una corteza delgada, amplias cavidades medulares y en algunos casos por la presencia de espacios de reabsorción. Por el contrario, las aves no voladoras poseen una corteza gruesa y escasos espacios de reabsorción. En el caso de las aves que son voladoras y nadadoras se evidencia una situación intermedia a la descrita (p.ej., Anseriformes, Chinsamy et al., 1998).

En todos los casos, la microestructura de la corteza de los huesos largos de las aves “modernas” en general sigue un patrón y está conformada por tres capas de tejido óseo: dos capas circunferenciales, externas e internas (generalmente de tejido lamelar), que rodean a una capa intermedia (normalmente de tejido fibrolamelar). En los adultos, la capa de tejido fibrolamelar sufre remodelación secundaria y la consecuente formación de tejido haversiano. Esta triple capa de tejido óseo también se evidenció en algunos ejemplares de aves por fuera de Neornithes, como por ejemplo en el ave cretácica *Confuciusornis* (Starck y Chinsamy, 2002; de Ricqlès et al., 2003; Ponton et al., 2004; Chinsamy-Turan, 2005; de Ricqlès et al., 2016; Watanabe, 2018; Chinsamy et al., 2019).

Las marcas de crecimiento no son muy comunes en Neornithes. La presencia de marcas de crecimiento en las aves es un tópico frecuentemente estudiado y discutido en los últimos años, ya que han sido reportadas en algunas especies de aves actuales y en algunas fósiles (Chinsamy et al., 1998; Bourdon et al., 2009; Chinsamy et al., 2019). De manera general, se considera que las aves no-Ornithurae poseen marcas de crecimiento (Chinsamy et al., 1994; Starck y Chinsamy, 2002; Chinsamy et al., 2014; Chinsamy-Turan, 2005; Cambra-Moo et al., 2006) y que las aves Ornithurae (que incluye, entonces a las aves actuales), no poseen marcas de crecimiento o, en algunos casos estas son escasas y normalmente restringidas a la corteza más externa (en el sistema fundamental externo o SFE; Lewis, 1979; Nelson y Bookhout, 1980; Chinsamy et al., 1998; Starck y Chinsamy,



2002; Chinsamy-Turan, 2005; Chinsamy et al., 2020). Si bien en algunos taxones se postula que las marcas de crecimiento poseen una ciclicidad anual, en otros casos se comprobó que no son anuales (p.ej., Lewis, 1979; Nelson y Bookhout, 1980). La ausencia de marcas de crecimiento y la presencia de un tejido fibrolamelar está vinculado a un crecimiento rápido e ininterrumpido (característico de las aves Ornithurae, incluyendo a la mayoría de las especies de aves actuales), el cual ocurre generalmente antes del primer año de vida (Enlow, 1963; Chinsamy et al., 1994; Starck y Chinsamy, 2002; Castanet, 2006). Sin embargo, especies extintas, como las enantiornithes (no-Ornithurae), poseen un periodo de crecimiento rápido en las primeras etapas de la ontogenia y luego un crecimiento lento (caracterizado por una matriz pseudolamelar y la presencia de líneas de crecimiento detenido; Cambra-Moo et al., 2006). Sin embargo, en algunos taxones de aves (p.ej., Dinornithidae, Apterygidae, Aepyornithidae), sí se evidenciaron marcas de crecimiento, las cuales se encontraron tanto en el SFE como en la capa intermedia de la corteza (Turvey et al., 2005; Bourdon et al., 2009; Chinsamy et al., 2020). Las especies que registran marcas de crecimiento en la corteza media alcanzarían el tamaño adulto luego del primer año de vida (p.ej., 5-6 años en *Apteryx*, Bourdon et al., 2009). Diversos autores han postulado la existencia de un correlato entre la tasa de depositación ósea u osteogénesis y el tipo de tejido primario en aves, considerando principalmente la orientación de los canales vasculares (de Margerie et al., 2004; Castanet et al., 2000). Sin embargo, en el estudio realizado por Starck y Chinsamy (2002) reportaron un amplio rango de variación y solapamiento en cuanto a las tasas de osteogénesis exhibidas por los distintos tipos de tejidos primarios, lo cual imposibilita efectuar inferencias directas considerando estos parámetros.

En rasgos generales, existe en aves una coincidencia cronológica en los momentos en los cuales la maduración somática y sexual son finalmente alcanzadas (p.ej., Chinsamy y Dodson, 1995; Chinsamy-Turan, 2005). Sin embargo, existen especies en donde la madurez somática se alcanza antes de la madurez sexual (p.ej., ver Fernández, 1998) o incluso luego de la madurez sexual (luego de varios años de vida, como en *Confuciusornis*; Chinsamy et al., 1994; 1995; Chinsamy et al., 2013; Chinsamy et al., 2019; Turvey et al., 2005; Bourdon et al., 2009; Chinsamy et al., 2014; de Ricqlès et al., 2016).

Como se mencionó en otros capítulos de esta tesis, la relación entre rasgos histológicos particulares (i.e., presencia, densidad y orientación de fibras de Sharpey) y las uniones musculares comprende un área de investigación poco explorado, el cual puede brindar información relevante sobre diferentes aspectos, tales como los hábitos de locomoción (ver H6, Capítulo I). Respecto de las aves y al igual que en los cocodrilos, es escasa la información en la literatura relacionada con el estudio de fibras de Sharpey y las



zonas de unión de la musculatura. Entre estos, cabe mencionar el estudio realizado en *Meleagris gallopavo f. domestica* (Petermann y Sander, 2013).

En los últimos años se han realizado numerosos estudios osteohistológicos en aves actuales y fósiles. Dado que las aves son los únicos dinosaurios vivientes, una gran proporción de los análisis osteohistológicos publicados han tenido como objeto el de su comparación con sus antecesores extintos. En este contexto, las aves no voladoras de gran porte son las más estudiadas. Se han realizado algunos estudios en huesos largos (fémur, tibiotarso, tarsometatarso, húmero, radio, cúbito, fémur, tibiotarso, tarsometatarso, falanges, coracoides), de diferentes especies de Aepyornithidae, Apterygidae, Dinornithidae, Emeidae, Casuariidae, Dromaiidae, Rheidae, Struthionidae y Tinamidae (p.ej., Castanet et al., 2000; Bourdon et al., 2009; Turvey et al., 2005; Legendre et al., 2014; de Ricqlès et al., 2016; Chinsamy et al., 2020). Llamativamente y pese a esto, son escasos los trabajos realizados particularmente en rheiformes (fémur, tibiotarso de Rheidae; Legendre et al., 2014). En este trabajo de tesis se analizan ejemplares actuales y fósiles de *Rhea*, ofreciendo un importante escenario en donde se pueden evaluar aspectos paleobiológicos basados en la información obtenida en los ejemplares actuales. Restos óseos fragmentarios de aves extintas, principalmente de las patas traseras son los componentes esqueléticos más frecuentes en sitios paleontológicos (p.ej., Agnolin y Noriega, 2012; Picasso y Barbeito, 2018). La histología ósea de dichos restos puede proporcionar información sobre la paleobiología y la historia de vida de las aves fósiles (Chinsamy y Dodson, 1995). Complementariamente, el estudio osteohistológico de distintos estadios ontogenéticos de las aves actuales puede proporcionar información precisa sobre la variación de los patrones histológicos a lo largo de la ontogenia de estos animales. El conocimiento de la edad o etapa ontogenética a la cual un resto esquelético aviano pueda pertenecer tiene gran importancia en inferencias paleobiológicas de aves extintas (Tumarkin-Deratzian et al., 2006; Picasso et al., 2011)

En este capítulo se describe la histología ósea y microanatomía de *Rhea americana* según los objetivos e hipótesis de trabajo planteados para este estudio (ver Capítulo I). Se presentan los principales resultados del estudio de la variación interelemental, ontogenética e interespecífica de la microanatomía e histología realizado en esta especie y en los materiales fósiles asignados a *Rhea* (Objs.1 y 2; Capítulo I). Además, a fin de reconocer marcas osteohistológicas vinculadas a tejidos blandos (tendones y ligamentos; Obj. 6; Capítulo I), se describe la miología del estilopodio y su correlato con estructuras histológicas (fibras de Sharpey). Los resultados obtenidos en formas actuales fueron utilizados para interpretar la historia de vida de los ejemplares fósiles aquí estudiados (Obj. 8).



IV.2- DESCRIPCIONES OSTEOHISTOLÓGICAS

IV.2.1- Osteohistología de *Rhea americana*

A continuación se presentan las descripciones histológicas de los elementos postcraneales de los ejemplares analizados, MLP-897, MLP-975, MLP-160 (juveniles) y MLP-650, MLP-962 (adulto). Dichas descripciones están realizadas de forma comparativa por lo que solo se detallan, en el caso de que existan, las diferencias encontradas entre juvenil y adulto. Asimismo, en la tabla IV.1 se presentan los resultados con relación a la expansión medular de cada individuo. Cabe recordar que en el ejemplar juvenil MLP-160 no se ha preservado el miembro anterior, por lo que las descripciones de la cintura, estilopodio y zeugopodio corresponden sólo a los ejemplares MLP-897, MLP-975 (juveniles), MLP-650 y MLP-962 (adultos). En el caso de MLP-897, no fue posible obtener secciones delgadas de la cintura pectoral de este individuo. Sólo en el ejemplar juvenil MLP-897 se ha preservado la cintura pélvica, por lo que las descripciones del pubis e isquion corresponden a este ejemplar. En el ejemplar juvenil MLP-975 no se ha preservado el miembro posterior, por lo que las descripciones del estilopodio y zeugopodio corresponden sólo a los ejemplares juveniles y adultos MLP-897, MLP-160, MLP-650 y MLP-962.

IV.2.1.1- Escápula

La siguiente descripción corresponde al ejemplar juvenil MLP-975 y a los ejemplares adultos MLP-650 y MLP-962. La cavidad medular es abierta en el juvenil y en los adultos está invadida por escasas trabéculas óseas. El grosor de la corteza es relativamente homogéneo a lo largo de cada sección transversal. Mientras que el tejido primario sólo se observa en algunas regiones de la corteza del juvenil, el mismo ha sido completamente remodelado en los adultos (Fig. IV 3A y B). La matriz en el juvenil es de tipo fibrolamelar (Fig. IV 3A). Las lagunas de osteocitos son principalmente globosas, aunque se vuelven de aspecto más alargado hacia la corteza externa. En el margen subperiosteal del adulto MLP-650 se observa un tejido de tipo pseudolamelar/lamelar (posible sistema fundamental externo), el cual varía su grosor a lo largo de la circunferencia (Fig. IV 3B). Sólo en los adultos se observa una capa circunferencial interna (Fig. IV 3B). La mayor parte de los canales vasculares observados en el juvenil están organizados en osteonas primarias y tienen orientación longitudinal, circunferencial y radial (Fig. IV 3B). Dados estos patrones de vascularización se puede observar una organización de tipo laminar (corteza media del área posterior, ventral y dorsal) y reticular (corteza externa del área posterior). Las fibras de Sharpey están embebidas en las áreas ventral, dorsal y posterior de la matriz del juvenil. Dichas fibras poseen baja densidad y no contactan con el margen perimedular. Se



evidencia una posible marca de crecimiento en la corteza externa del adulto MLP-650 y en la corteza media del juvenil MLP-975.

IV.2.1.2- Coracoides

La siguiente descripción corresponde al ejemplar juvenil MLP-975 y a los ejemplares adultos MLP-650 y MLP-962. La región medular posee trabéculas óseas en todos los ejemplares. La corteza posee un grosor relativamente homogéneo en toda la circunferencia. El tejido primario de tipo fibrolamelar se observa en prácticamente toda la corteza del juvenil. Los adultos poseen mayormente tejido secundario y sólo en la corteza externa se observa tejido lamelar, sobre todo en el ejemplar MLP-650 (Fig. IV 3C y D). En el juvenil, las lagunas de osteocitos tienen formas variables y no poseen un patrón de distribución homogéneo (Fig. IV 3C). En los adultos tienden a ser globosas en la corteza media y alargadas en la externa, exhibiendo en general un alto grado de organización espacial (Fig. IV 3D). La capa circunferencial interna, formada por tejido lamelar, se identifica en todos los ejemplares (Fig. IV 3D). Las osteonas secundarias presentes en el juvenil están circunscritas a la región interna de las áreas posterior y ventral. Por su parte, las osteonas secundarias de los adultos poseen distinto grado de desarrollo y conforman un tejido haversiano (Fig. IV 3D). Los canales vasculares observados en la corteza del juvenil tienen orientación circunferencial (corteza media y longitudinal) y oblicua (corteza externa; Fig. IV 3C). Algunos de estos canales están organizados en osteonas primarias. En el juvenil se evidencian fibras de Sharpey, las cuales poseen una única orientación predominante. Estas fibras están espaciadas entre sí y rara vez alcanzan la región perimedular. En los adultos no se observaron fibras de Sharpey. Se reconoce una posible marca de crecimiento en la corteza media del juvenil MLP-975.

IV.2.1.3- Húmero

La siguiente descripción corresponde a los ejemplares juveniles MLP-975 y MLP-897 y a los adultos MLP-650 y MLP-962.

Metáfisis proximal. La cavidad medular contiene hueso trabecular en todos los ejemplares. Mientras que el espesor de la corteza es mínimo en el área ventral de MLP-650, el mismo es homogéneo en el resto de los individuos. El tejido primario de los dos individuos juveniles no se puede caracterizar ya que la orientación predominante de las fibras es altamente variable en las distintas regiones del húmero (p.ej., subparalelas en el área dorso-lateral de MLP-897, perpendiculares al subperiosteos en el área lateral de MLP-975; Fig. IV 3E). Por su parte, en los adultos se observa tejido secundario (capa circunferencial interna y tejido haversiano) en prácticamente toda la corteza, salvo en la región externa donde se observa tejido lamelar primario (Fig. IV 3F). En la región donde se observa tejido lamelar en los



adultos, las fibras son concéntricas y paralelas al eje principal del húmero. La capa circunferencial interna, formada por tejido lamelar, se identifica en todos los ejemplares. Si bien se aprecian osteonas secundarias en todos los ejemplares, las mismas son escasas en los juveniles. Los canales vasculares tienen orientación circunferencial, longitudinal, radial y oblicua en los juveniles. Los canales contactan tanto con el margen subperiosteal como con el perimedular en los juveniles. En el ejemplar adulto MLP-962 se evidencia una importante densidad de espacios de reabsorción. Se identifican fibras de Sharpey tanto en los juveniles como en el adulto MLP-650. Debido a problemas surgidos durante la confección de la sección correspondiente al adulto MLP-962, no fue imposible identificar las fibras de Sharpey en el mismo. Las fibras de Sharpey se encuentran en parches dispersos y poseen una orientación predominante según la región en el resto de los ejemplares. Las fibras sólo se observan en la corteza externa y poseen densidad alta. No se distinguen marcas de crecimiento en ningún individuo.

Diáfisis. La cavidad medular es abierta en todos los individuos. El tejido primario es fibrolamelar altamente vascularizado. Las lagunas de osteocitos tienen forma globosa (Fig. IV 3G y H). En todos los ejemplares se observa tejido secundario (capa circunferencial interna y hueso haversiano) con distinto grado de desarrollo. La capa circunferencial interna en el juvenil MLP-897 circunda completamente la cavidad medular, estando más desarrollada en el área lateral. En los otros ejemplares, por el contrario, dicha capa circunda sólo de forma parcial a la cavidad medular. En cuanto a la remodelación secundaria, la misma es considerablemente más profusa en los adultos que en los juveniles (Fig. IV 3H). Los canales vasculares se encuentran internamente revestidos por tejido lamelar, conformando osteonas primarias (Fig. IV 3G). Dichas osteonas se organizan en patrones plexiforme, laminar y reticular, siendo este último el más común en los ejemplares juveniles. Cabe aclarar, que en los ejemplares existe una mayor proporción de osteonas longitudinales en la corteza externa. Sólo se observan espacios de reabsorción en el área lateral del juvenil MLP-987. Se reconocen fibras de Sharpey embebidas en el área dorsal. Éstas tienen una única orientación en prácticamente todos los ejemplares. Se observaron tres posibles marcas de crecimiento en la corteza externa del adulto MLP-650.

Metáfisis distal. La cavidad medular contiene escasas trabéculas óseas y está circundada por una corteza cuyo grosor es relativamente homogéneo en toda la circunferencia. El hueso primario es mayormente entretejido y fibrolamelar en los juveniles y en el adulto MLP-962. Por su parte, en el adulto MLP-650 se observa tejido secundario (capa circunferencial interna y hueso haversiano) en prácticamente toda la corteza, salvo en la región externa, donde se observa tejido lamelar primario (sistema fundamental externo) (Fig. IV 3J). En el



adulto MLP-650, las fibras del tejido lamelar son tanto concéntricas como paralelas al eje principal del elemento. La capa circunferencial interna, formada por tejido lamelar, se identifica en todos los ejemplares. Además, se evidencia tejido esponjoso compactado en distintas regiones en los juveniles. Si bien las osteonas secundarias se reconocen en todos los ejemplares, las mismas son menos abundantes en los juveniles y en el adulto MLP-962. Los canales vasculares tienen orientación circunferencial, longitudinal, radial y oblicua. Los canales contactan tanto con el margen subperiosteal como con el perimedular en el ejemplar MLP-897 y sólo con el margen subperiosteal en el ejemplar MLP-975. Sólo en el adulto MLP-962 se evidencia una importante densidad de espacios de reabsorción. Se identifican fibras de Sharpey en todos los ejemplares. Las mismas poseen una única orientación (66° - 87° ; \bar{x} : 79° y 33° - 90° ; \bar{x} : 61° en el área lateral del juvenil MLP-975 y adulto MLP-650 respectivamente; Fig. IV 3I). Mientras que los ejemplares MLP-897 y MLP-962 exhiben una alta densidad de fibras extrínsecas, dicha densidad es menor (media) en el resto de los ejemplares. Un rasgo común con respecto a la distribución de las fibras de Sharpey es que éstas sólo se observan en la corteza externa. No se distinguen marcas de crecimiento en ningún individuo.

IV.2.1.4- Ulna

La siguiente descripción corresponde a los ejemplares juveniles MLP-975 y MLP-897 y a los adultos MLP-650 y MLP-962. Si bien el espesor de la corteza es homogéneo en los juveniles, el mismo es variable en los adultos, siendo mayor en las áreas medial y dorso-lateral. La cavidad medular no posee tejido trabecular. En términos generales el tejido primario es de tipo fibrolamelar en la corteza media y pseudolamelar en la externa, sin embargo, la extensión de esta última matriz es variable en los cuatro ejemplares (Fig. IV 3K y L). Las lagunas de osteocitos tienen forma globosa. Todos los ejemplares exhiben una capa circunferencial interna, la cual está más desarrollada en el juvenil MLP-897. La capa circunferencial interna en los juveniles se encuentra invadida por osteonas secundarias y por canales vasculares simples. Se evidencia tejido haversiano en todos los individuos, siendo los adultos los que mayor grado de remodelación ostentan (Fig. IV 3M). La mayoría de los canales vasculares están organizados en osteonas primarias, las cuales tienen orientación longitudinal y circunferencial según la región (p.ej., longitudinales en el área medial y circunferenciales en el área dorsal Fig. IV 3K y L). Los canales vasculares longitudinales están organizados en hileras en las áreas dorsal y medial de los ejemplares juveniles. La vascularización decrece hacia la región externa. En el área medial de MLP-975 y en las áreas medial y ventral de MLP-897 se observan algunos espacios de reabsorción. Se identifican tres posibles marcas de crecimiento en la corteza externa del adulto MLP-650 y en la corteza media del juvenil MLP-975.



IV.2.1.5- Radio

La siguiente descripción corresponde a los ejemplares juveniles MLP-975 y MLP-897 y a los adultos MLP-650 y MLP-962. Todos los individuos poseen una cavidad medular abierta. El tejido primario que predomina es de tipo fibrolamelar, principalmente en los juveniles. Por su parte, en los adultos se distingue una capa tejido primario de tipo pseudolamelar en la corteza externa, cuyo espesor es variable. Se interpreta que la misma corresponde se con un sistema fundamental externo (Fig. IV 4A-D). Las lagunas de osteocitos son mayormente globosas. Se evidencia una capa circunferencial interna, la cual circunda completamente la cavidad medular de los adultos (Fig. IV 4D) pero sólo parcialmente en los juveniles (Fig. IV 4A y B). En cuanto a la remodelación secundaria, esta es profusa en el adulto MLP-650, donde se observa tejido haversiano en toda la corteza media del mismo (Fig. IV 4D). La densidad de osteonas secundarias es comparativamente inferior en los ejemplares juveniles. Algunas de las osteonas que se observan en el adulto MLP-650 invaden la capa circunferencial interna. Los canales vasculares primarios observados en los juveniles son de tipo longitudinal, circunferencial y oblicuos, siendo los primeros los más abundantes (Fig. IV 4A-C) y los segundos distribuidos ocasionalmente en hileras concéntricas. Algunos de los canales están organizados en osteonas primarias. En este elemento óseo se observa que algunos canales vasculares contactan con la superficie subperiosteal (Fig. IV 4A-C). En MLP-975 se reconoce un canal nutricio en el área dorsal. Se evidenciaron escasas fibras de Sharpey en la corteza interna del área ventral de MLP-897. En la corteza externa del adulto MLP-650 se contabilizaron tres posibles marcas de crecimiento (Fig. IV 4D).

IV.2.1.6- Pubis

La siguiente descripción corresponde al ejemplar juvenil MLP-897. La cavidad medular es amplia y está circundada por una corteza delgada. En la misma se observan distintos tipos de tejidos y estructuras, incluyendo: una capa circunferencial interna (región perimedular), tejido esponjoso compactado y osteonas secundarias (región media) y tejido pseudolamelar (región externa (Fig. IV 4E). Se reportan abundantes canales vasculares radiales, los cuales contactan con los márgenes perimedular y subperiosteal (Fig. IV 4E). No se observan marcas de crecimiento.

IV.2.1.7- Isquion

La siguiente descripción corresponde al ejemplar juvenil MLP-897. La cavidad medular es amplia y posee algunas trabéculas. La corteza es extremadamente delgada. Al igual que en pubis, se observa una capa circunferencial interna en la región perimedular, un tejido de tipo esponjoso compactado en la corteza media, y tejido de tipo pseudolamelar en la corteza externa (Fig. IV 4F y G). Las porciones más angostas de la corteza están formadas casi de



manera exclusiva por tejido secundario (i.e., capa circunferencial interna). Se evidencia remodelación del tejido esponjoso compactado. Los canales vasculares son tanto radiales como longitudinales (Fig. IV 4F y G), presentan un lumen amplio y se contactan tanto con el margen subperiosteal como con el perimedular. Algunos de los canales vasculares están organizados en osteonas primarias. Se reconocen abundantes espacios de reabsorción. No se registran fibras de Sharpey ni marcas de crecimiento

IV.2.1.8- Fémur

La siguiente descripción corresponde a los ejemplares juveniles MLP-160 y MLP-897 y a los adultos MLP-650 y MLP-962.

Metáfisis proximal. La cavidad medular es amplia y posee escasas trabéculas óseas. Si bien el tejido primario de los juveniles es mayormente de tipo fibrolamelar con una organización de tipo plexiforme y reticular, la organización espacial de las fibras tiende a incrementarse hacia la región subperiosteal del juvenil MLP-897 (Fig. IV 4H). Por su parte, los adultos poseen mayormente una matriz fibrolamelar (Fig. IV 4I). Además, la corteza de éstos últimos exhibe un posible sistema fundamental externo. La capa circunferencial interna, formada por tejido lamelar, se identifica en todos los ejemplares. Las osteonas secundarias se evidencian principalmente en el adulto MLP-650. En dicho ejemplar las osteonas se encuentran distribuidas de forma errática en toda la corteza. Se identifica tejido esponjoso compactado en todos los ejemplares, principalmente en las áreas anterior y posterior. Los canales vasculares están organizados en osteonas primarias y tienen orientación longitudinal, circunferencial, oblicua y radial. Algunos de los canales en los juveniles contactan tanto con el margen subperiosteal como con el perimedular. Se evidencian fibras de Sharpey en el juvenil MLP-897 y en ambos adultos. Dichas fibras poseen una densidad alta y no contactan con la región perimedular. Debido a problemas surgidos durante la confección de la sección correspondiente al juvenil MLP-160, fue imposible identificar las fibras de Sharpey en el mismo. No se distinguen marcas de crecimiento en ningún individuo.

Diáfisis. La cavidad medular es amplia en los cuatro ejemplares y está circundada por una corteza de grosor homogéneo. El hueso compacto está formado por tejido fibrolamelar altamente vascularizado. Los canales vasculares se orientan en un patrón mayormente de tipo laminar (Fig. IV 4J y K). También es posible reconocer organizaciones de tipo plexiforme y reticular fundamentalmente en el área posterior. En el adulto MLP-650 se observan abundantes osteonas secundarias en toda la corteza (Fig. IV 4K). Estas osteonas son más abundantes en el área posterior. Asimismo, en los adultos se observa una capa de tejido pseudolamelar en la corteza externa (Fig. IV 4K). El lumen de los canales vasculares



de los juveniles es más amplio en la corteza externa, donde además contactan con el margen subperiosteal (Fig. IV 4J). Particularmente, en el juvenil MLP-160 se evidencian abundantes canales radiales. Por otro lado, en los adultos, se observa una disminución de la densidad de canales vasculares hacia la corteza externa. Se reconocen fibras de Sharpey embebidas en la matriz en el área posterior. Estas fibras varían su extensión en el espesor de la corteza y su densidad en cada ejemplar. No se observan marcas de crecimiento.

Metáfisis distal. La cavidad medular es amplia y contiene escasas trabéculas óseas. El tejido primario de los juveniles es altamente variable a lo largo de la circunferencia (p.ej., pseudolamelar en el área medial, fibrolamelar en el área anterior; Fig. IV 4L). Por su parte, los adultos poseen mayormente tejido fibrolamelar (Fig. IV 4M). Las fibras intrínsecas tienden a estar más organizadas hacia la corteza externa en el adulto MLP-650, conformando un sistema fundamental externo. La capa circunferencial interna está formada por tejido lamelar y se identifica en todos los ejemplares. Las osteonas secundarias son abundantes en el adulto MLP-650 y su densidad es variable. Se observa tejido esponjoso compactado en todos los ejemplares. Su distribución es más bien dispersa, (i.e., en parches). Los canales vasculares están organizados en osteonas primarias y tienen orientación longitudinal, circunferencial, oblicua y radial en los juveniles y mayormente circunferencial en los adultos. En los juveniles los canales tienen lúmenes más amplios hacia la corteza externa. Si bien, en todos los ejemplares se evidencian canales vasculares contactando con el margen subperiosteal y perimedular (Fig. IV 4L), dicho fenómeno es más común en los juveniles. La vascularización de los adultos tiende a decrecer hacia la corteza externa. Se identifican fibras de Sharpey en el área lateral y medial del juvenil MLP-897 y de los adultos. Dichas fibras se encuentran en parches de alta densidad. Debido a problemas surgidos durante la confección de la sección correspondiente al juvenil MLP-160, no fue posible identificar las fibras de Sharpey en el mismo. No se distinguen marcas de crecimiento en ningún individuo.

IV.2.1.9- Fíbula

La siguiente descripción corresponde a los ejemplares juveniles MLP-160 y MLP-897 y a los adultos MLP-650 y MLP-962. La cavidad medular no posee hueso trabecular y está circundada por una corteza de grosor homogéneo. La corteza está compuesta por tejido fibrolamelar en los juveniles y en el adulto MLP-962, y por haversiano denso en el adulto MLP-650. Además, en el juvenil MLP-897 y en el adulto MLP-650 se observa una capa de tejido pseudolamelar en la región externa (Fig. IV 4N y Fig. IV 5A). En el juvenil MLP-897 y en los adultos se evidencia una capa circunferencial interna en toda la región perimedular (Fig. IV 4N y Fig. IV 5A). En el área anterior de MLP-897 se observa tejido esponjoso



compactado. La capa circunferencial interna del adulto MLP-962 evidencia al menos dos episodios sucesivos de reabsorción y nueva depositación de tejido lamelar secundario. Se observan osteonas secundarias en todos los ejemplares. Su distribución en la corteza es irregular. Los canales vasculares en los juveniles son principalmente longitudinales, aunque también se observan circunferenciales (Fig. IV 4N). Se reporta la presencia de fibras de Sharpey, las cuales poseen una o varias direcciones según la región. No se observan marcas de crecimiento.

IV.2.1.10- Tibiotarso

Mitad de la diáfisis. La siguiente descripción corresponde a los ejemplares juveniles MLP-160 y MLP-897 y al adulto MLP-962. La corteza presenta un grosor homogéneo y se encuentra reducida en relación con el tamaño de la cavidad medular. Las fibras intrínsecas de la matriz ostentan un alto grado de organización espacial y son concéntricas al eje principal de los tibiotarsos en la mayor parte de la corteza (Fig. IV 5B y D). Se distingue tejido esponjoso compactado en la corteza interna de las área antero-lateral y antero-medial de los juveniles (Fig. IV 5B y C). Mientras que la capa circunferencial interna está altamente desarrollada en el juvenil MLP-897 y en el adulto MLP-962, la misma está reducida en el juvenil MLP-160 (Fig. IV 5B). Se reconocen canales vasculares radiales atravesando la capa circunferencial interna. La organización espacial de los canales vasculares es variable, pudiéndose reconocer mayormente patrones de tipo laminar y reticular. La remodelación secundaria es prácticamente inexistente en todos los ejemplares. La apertura de canales vasculares en la superficie subperiosteal ocurre tanto en el ejemplar adulto como en los juveniles, aunque es más común en los últimos. Asimismo, en el juvenil MLP-897, los canales vasculares que se encuentran próximos al subperiosteo tienen lúmenes más amplios. No se observan fibras de Sharpey ni marcas de crecimiento.

Región más angosta de la diáfisis. La siguiente descripción corresponde al ejemplar juvenil MLP-897. La sección exhibe una cavidad medular amplia circundada por una corteza de espesor variable, siendo éste mayor en las áreas lateral y medial. El tejido primario es de tipo fibrolamelar con una organización laminar, plexiforme y reticular. La organización espacial de las fibras intrínsecas tiende a incrementar hacia la región subperiosteal. Mientras que las lagunas de osteocitos tienen forma redondeada y se encuentran distribuidas de manera caótica en la corteza media, las mismas son mayormente alargadas y se distribuyen homogéneamente hacia la corteza externa. La corteza perimedular exhibe una capa circunferencial interna (Fig. IV 5E). Los canales vasculares se encuentran en toda la extensión de la corteza, desde la capa circunferencial interna hasta el subperiosteo. Los canales vasculares que se encuentran próximos a la periferia de la corteza son más amplios



que los que se encuentran más internamente. No se distinguen fibras de Sharpey ni marcas de crecimiento.

IV.2.2- Osteohistología de ejemplares fósiles de *Rhea*

A continuación se presentan las descripciones histológicas de los elementos postcraneales de los ejemplares analizados, MLP-20-210 (Ulna), MLP-20-229, MLP-20-215 (Tibiotarso), MACN-Pv-14375 (Húmero), MACN-Pv-10141 y MACN-Pv-10644 (Fémures)

IV.2.2.1- Húmero (MACN-Pv-14375)

Diáfisis. La cavidad medular es abierta. Dada la alteración diagenética, no se preservó la corteza correspondiente el área posterior del húmero. El espesor de la corteza es homogéneo. La matriz es principalmente de tipo pseudolamelar cuyas fibras son gruesas y poseen una orientación radial (Fig. IV 6A y B). Las lagunas de osteocitos tienen forma globosa. Se han preservado algunos remanentes de una capa circunferencial interna. Los canales vasculares son de tipo longitudinal, reticular y circunferencial (Fig. IV 6C). La corteza interna contiene numerosos canales vasculares, los cuales están organizados en osteonas primarias. Se observan algunas osteonas secundarias. Las fibras de Sharpey se ubican en el área anterior y tienen una orientación oblicua y están distribuidas en parches (Fig. IV 6C). Se observa una posible marca de crecimiento en la corteza media.

IV.2.2.2- Ulna (MLP-20-210)

La sección revela la presencia de una cavidad medular abierta, la cual está circundada por una corteza que tiende a reducir su espesor en las áreas medial y dorso-lateral. La corteza presenta principalmente tejido pseudolamelar con fibras intrínsecas gruesas y con una orientación radial. Hacia la corteza externa se observa tejido pseudolamelar/lamelar con fibras orientadas concéntricamente. Las lagunas de osteocitos son mayormente redondeadas. Hacia el borde perimedular de las áreas dorsal y ventral se reconoce una capa circunferencial interna formada por tejido lamelar (Fig. IV 6D y E). Los canales vasculares son longitudinales y circunferenciales en la corteza media de las áreas dorsal y lateral. Por su parte, se aprecian también algunos canales radiales en la corteza externa e interna. Aunque la corteza está altamente vascularizada, la densidad de canales tiende a reducirse hacia la región externa. Algunos de los canales vasculares están organizados en osteonas primarias. La disminución de la vascularización y el tejido pseudolamelar/lamelar hacia la corteza externa conformando se asemejan a un sistema fundamental externo. Sin embargo, dichos patrones no se evidencian en toda la circunferencia. Se identifican



abundantes osteonas secundarias en la corteza media. No se identificaron marcas de crecimiento (Fig. IV 6E).

IV.2.2.3- Fémur (MACN-Pv-10141 y MACN-Pv-10644)

Diáfisis. Sólo se preserva la porción de corteza correspondiente al área medial del ejemplar MACN-10644. Asimismo, la matriz remanente de dicho ejemplar se encuentra altamente alterada por lo que su descripción es dificultosa. La cavidad medular del ejemplar MACN-1041 es abierta y está circundada por una corteza de grosor homogéneo. El hueso compacto está formado por tejido fibrolamelar altamente vascularizado. Por su parte, el ejemplar MACN-10644 posiblemente posee el mismo patrón, aunque dicha interpretación está basada únicamente en las propiedades ópticas del tejido. Asimismo, dadas las propiedades ópticas del tejido del ejemplar MACN-10644, se identifica un posible sistema fundamental externo. Se aprecian remanentes de la capa circunferencial interna en las áreas postero-lateral y medial en MACN-10141. Los canales vasculares en MACN-10141 se organizan en osteonas primarias y se orientan en un patrón reticular en la corteza interna y laminar o plexiforme en la externa (Fig. IV 6F y G). Los canales vasculares radiales en MACN-10141 son abundantes y contactan con el margen subperiosteal (Fig. IV 6F). Los canales vasculares parecen orientarse de forma circunferencial y longitudinal en el ejemplar MACN-10644. Se reconocen fibras de Sharpey en el área cortical anterior del ejemplar MACN-1041. No se observan marcas de crecimiento en ninguno de los especímenes.

IV.2.2.4- Tibiotarso (MLP-20-229, MLP-20-215)

Región más angosta de la diáfisis (MLP-20-229). La corteza está reducida en relación a la cavidad medular, la cual no presenta hueso trabecular. El tejido primario es de tipo fibrolamelar con un patrón vascular de tipo plexiforme y reticular (Fig. IV 6H). Las lagunas de osteocitos son mayormente alargadas y están organizadas, aunque en algunas regiones se encuentran desorganizadas y su aspecto es globoso. Los canales vasculares contactan con el subperiosteos. En la corteza interna se observa tejido esponjoso compactado (Fig. IV 6H). No se evidencian marcas de crecimiento.

Mitad de diáfisis (MLP-20-215). Dada la alteración diagenética, sólo se preservó una porción de la corteza. La cavidad medular es abierta. La matriz es de tipo fibrolamelar altamente vascularizada (Fig. IV 6I y J). Se reconoce una prominente capa circunferencial interna formada por tejido lamelar (Fig. IV 6J). Esta capa está atravesada por canales vasculares radiales. Los canales vasculares son principalmente circunferenciales en el área lateral (Fig. IV 6I) y longitudinales en el área medial. Su organización de tipo plexiforme en



el área lateral. La remodelación secundaria es relativamente baja y sólo se observa en la corteza interna del área medial (Fig. IV 6J). No se reconocen marcas de crecimiento.

IV.3- UNIONES MUSCULARES Y FIBRAS DE SHARPEY

Al igual que para tortugas y caimanes, se llevaron a cabo disecciones en los miembros anterior y posterior de *Rhea* para poder determinar las regiones de unión muscular y evaluar en dichas regiones los patrones de fibras de Sharpey observados (Figs. IV 7 y IV 8). A continuación, se describe brevemente los músculos que se originan o insertan en las metáfisis proximal y distal del húmero y fémur. Asimismo se menciona si el tipo de anclaje es tendinoso, carnoso o mixto. Además, a partir de información publicada se describe el tipo de movimiento que realiza cada músculo. Para determinar los patrones de fibras de Sharpey observados se utiliza la clasificación establecida en las tortugas aquí estudiadas (Capítulo II) (Tabla IV 2). Si bien las disecciones fueron realizadas sólo en el ejemplar MLP-962, se interpretó que las regiones de unión muscular son las mismas en todos los ejemplares estudiados. Cabe destacar que el ejemplar MLP-160 posee la corteza externa altamente alterada, por lo que no fue posible identificar fibras de Sharpey.

IV.3.1- Músculos anclados a la metáfisis proximal y distal del húmero

M. latissimus dorsi caudalis. Este músculo se inserta mediante un tendón en el húmero, en la superficie proximal y dorsal (Jasinoski et al., 2006) de su metáfisis, posterior a la inserción del *m. deltoideus* y proximal a la del *m. latissimus dorsi cranialis*. Este músculo es un retractor y abductor del húmero y se inserta en una cresta ubicada proximalmente (Figs. IV 7A y IV 8A; McGowan, 1982; Jasinoski et al., 2006; Picasso y Mosto, 2018). Se observaron fibras de Sharpey en todos los ejemplares, salvo en MLP-962 (Tabla IV. 2; Fig. IV 18C)

M. deltoideus major. La inserción de este músculo ocurre en el húmero. La misma es amplia y se extiende desde la epífisis proximal anterodorsal (Jasinoski et al., 2006) hacia aproximadamente la mitad de la diáfisis del húmero (Fig. IV 8A). Este anclaje es mayormente carnoso, aunque posee una aponeurosis en la región más posterior de su inserción (Fig. IV 7A). Si bien se han descrito distintas cabezas proximales de este músculo para aves, en el ejemplar aquí estudiado se pudo evidenciar una sola. En las aves paleognatas y neognatas, este músculo actúa como un retractor y abductor del húmero (McGowan, 1982; Jasinoski et al., 2006). Sólo se observaron fibras de Sharpey en la región de unión de este músculo en los ejemplares juveniles MLP-897 y MLP-975 (Tabla IV 2).



M. brachialis. Este músculo posee un origen de tipo carnoso en el húmero, en la superficie dorsal de su metáfisis distal (Figs. IV 7A y IV 8B). Actúa como un flexor del radio y la ulna (McGowan, 1982; Jasinowski et al., 2006). Se observaron fibras de Sharpey en el sitio de fijación de este músculo en todos los ejemplares analizados (Tabla IV 2; Fig. IV 8D).

M. extensor metacarpi radialis. Este músculo se origina, en parte carnoso y en parte tendinoso en el húmero, en la superficie ventral de su metáfisis y epífisis distal. En aves no voladoras, como por ejemplo *Apteryx australis*, la acción de este músculo se describe como variable (flexor del radio y ulna; flexor de la muñeca; McGowan, 1982). No se evidenciaron fibras de Sharpey en ninguno de los ejemplares en la unión de este músculo.

M. humerotriceps. El origen de este músculo es carnoso y amplio, abarcando toda la diáfisis de este hasta su metáfisis (Figs. IV 7B y IV 8A). Actúa como un extensor del radio y la ulna (McGowan, 1982; Jasinowski et al., 2006). No se evidenciaron fibras de Sharpey en ninguno de los ejemplares en el sitio de fijación de este músculo.

IV.3.2- Músculos anclados a la metáfisis proximal y distal del fémur

M. caudofemoralis. Este músculo extensor de la cintura pélvica (Picasso, 2010), se inserta en el fémur, en la zona de la metáfisis proximal y sobre su superficie medial. Posee una porción accesoria que se inserta en el anti-trocánter femoral (Fig. IV 8F). Se observaron fibras de Sharpey en la zona de unión en todos los ejemplares estudiados (Tabla IV 2; Fig. IV 8G).

M. femorotibialis lateralis pars proximalis. Este músculo se origina de forma tendinosa en el fémur, en la zona de la metáfisis proximal en su superficie anterior y lateral. Se extiende a lo largo de la diáfisis de este hueso, uniéndose de forma carnosa, en toda su superficie anterior del fémur y mediante una aponeurosis en la superficie posterior del fémur (Figs. IV 7C y IV 8E). Estas uniones se encuentran a un lado y otro del *m. femorotibialis lateralis pars distalis*. Todos los *m. femorotibialis* actúan como extensores de la articulación entre el estilopodio y zeugopodio (i.e., extensores de la rodilla; Picasso, 2010). Sólo el ejemplar juvenil MLP-897 y el adulto MLP-962 posee fibras de Sharpey en relación a la unión de este músculo (Tabla IV 2).

M. femorotibialis lateralis pars distalis. Este músculo se encuentra profundo al *m. femorotibialis lateralis pars proximalis* y se origina en forma carnosa a lo largo de todo el



fémur (inmediatamente distal a la metáfisis proximal y hasta la metáfisis distal; Figs. IV 7C y IV 8E). Se observaron fibras de Sharpey en la zona de unión de este músculo en todos los ejemplares estudiados (Tabla IV 2; Fig. IV 8G).

M. femorotibialis intermedius. Se origina de forma tendinosa en el fémur, sobre su epífisis proximal y de forma carnosa sobre toda su superficie medial, hasta la región más distal del mismo (Figs. IV 7D y IV 8F). Solo se observaron fibras de Sharpey en un único ejemplar (MLP-897) (Tabla IV 2).

M. femorotibialis medialis. Se origina de forma carnosa en el fémur, sobre su superficie medial y se separa de la unión del *m. femorotibialis lateralis pars proximal* por una cresta que se desarrolla en la diáfisis de este hueso. Su unión se extiende hasta la metáfisis distal (Fig. IV 8F). Todos los ejemplares estudiados exhibieron fibras de Sharpey en la unión de este músculo (Tabla IV 2; Fig. IV 8H).

M. iliofemoralis internus. Se inserta mediante un tendón en el fémur en su superficie medial del cuarto proximal (Fig. IV 8F). Su función principal es la flexión de la cintura pélvica (Picasso, 2010). Solo el ejemplar juvenil MLP-897 y el adulto MLP-650 poseen fibras de Sharpey en la unión de este músculo (Tabla IV 2; Fig. IV 8G).

M. ilioprochantericus caudalis. Este músculo actúa como un aductor de la cintura pélvica y se inserta de forma tendinosa en el fémur sobre la superficie lateral de la región proximal de su diáfisis (Fig. IV 8E). Dicha condición difiere de la observada por Picasso (2010). Su inserción se encuentra internamente al *m. Ilioprochantericus cranialis*, al *m. Ilioprochantericus medialis* y al *m. Iliofemoralis externo* (Picasso, 2010). Todos los ejemplares estudiados presentaron fibras de Sharpey en relación a la inserción de este músculo (Tabla IV 2; Fig. IV 8G).

M. flexor cruris lateralis pars accesoria. Este músculo actúa como un extensor de la cintura pélvica y se inserta en la mitad distal, sobre la superficie pósterolateral del fémur (Picasso, 2010; Fig. IV 8E).

IV.4- DISCUSIÓN

Como resultado de los análisis osteohistológicos y microanatómicos realizados en este capítulo, se obtuvieron datos tanto cualitativos (p.ej., caracterización de la matriz) como cuantitativos (p.ej., porcentaje ocupado por la cavidad medular), los cuales serán a



continuación discutidos en función de los distintos objetivos/hipótesis de esta tesis. En particular, dado que se estudió una única especie (*Rhea americana*), el foco de esta discusión está puesto en los resultados obtenidos en relación a variaciones intraespecíficas e interelementales.

IV.4.1- Variación microanatómica y osteohistológica

Como fue mencionado anteriormente en otros capítulos, los estudios de la microanatomía y microestructura ósea de los vertebrados proporcionan información sobre varios aspectos de su biología, ontogenia, patrones de crecimiento, etc. (de Ricqlès et al., 1991; Chinsamy-Turan, 2005). En esta sección se evalúan parámetros microanatómicos y microestructurales de *Rhea americana* que mostraron variación interelemental y ontogenética, y se discuten las posibles causas vinculadas con dicha variación.

La microanatomía de los huesos postcraneales se puede estudiar en el análisis de las estructuras presentes en la cavidad medular como en el porcentaje de expansión medular. En el caso de los ejemplares de *Rhea americana* aquí estudiados se observaron distintos patrones de organización de las estructuras de la cavidad medular, y siguiendo la clasificación establecida en esta tesis (Capítulo II), se identificaron dos de los tres patrones reconocidos: PM 1- cavidad medular abierta y revestida por tejido lamelar, PM 3- trabéculas óseas sin espacios de reabsorción en la región perimedular. Basado en los resultados obtenidos en los distintos ejemplares de *Rhea americana*, se podría determinar que los tipos de patrones de organización de la cavidad medular estarían vinculados al tipo de elemento óseo y no a los estadios ontogenéticos. De esta forma, la mayoría de los huesos de los ejemplares juveniles y adultos estudiados se registraron los patrones PM 1 o PM 3 (p.ej., el coracoides y las metáfisis de los huesos del estilopodio poseen trabéculas en todos los estadios ontogenéticos). Por otro lado, considerando los porcentajes de expansión medular, se observó que las variaciones también estarían vinculadas a características propias de cada elemento y no a posibles cambios ontogenéticos. Mientras que los mayores porcentajes corresponden a las metáfisis del húmero y fémur, los menores se encontraron en la hoja escapular y en la ulna (Tabla X IV 1). Sólo en algunos pocos elementos óseos se evidenció un aumento de la expansión medular a lo largo de la ontogenia (p.ej., hoja escapular y tibiotarso). Asimismo, cabe destacar lo reportado para el ejemplar juvenil MLP-897, ya que éste presentó mayores porcentajes de expansión medular que el resto de los ejemplares, juveniles y adultos (Tabla IV 1). Si bien este ejemplar podría tratarse de un caso excepcional, revela que el grado de expansión no sería un buen parámetro para definir estadios ontogenéticos.



En cuanto al análisis de las matrices óseas, el tejido de tipo fibrolamelar predomina en los distintos huesos de todos los estadios ontogenéticos de los ejemplares de *Rhea americana* aquí estudiados. Este tipo de tejido es el que prevalece en la mayoría de las aves actuales en general y en las ratites en particular, salvo el caso del *Apteryx*, donde se reporta tejido pseudolamelar (p.ej., Chinsamy et al., 1995; Turvey et al., 2005; Bourdon et al., 2009; Cerda et al., 2014). Notablemente, y en concordancia con la bibliografía, en la corteza de los juveniles se exhibió una mayor proporción de dicho tejido primario, el cual a lo largo de la ontogenia sufre una importante remodelación (Enlow y Brown, 1957b; Starck y Chinsamy, 2002; Chinsamy-Turan, 2005; de Ricqlès et al., 2016; Angst et al., 2017; Watanabe, 2018; Chinsamy et al., 2019). Dado que en algunos huesos de los ejemplares adultos el tejido primario fue parcial o totalmente remodelado, su identificación no pudo realizarse. Asimismo, dicha caracterización resultó dificultosa debido a la peculiar orientación de las fibras intrínsecas (p.ej., pubis, metáfisis proximal del húmero y fémur). En este último caso, si bien el tejido primario está presente, sus características histológicas no terminan de ajustarse a las clasificaciones ya establecidas. Por lo tanto, si bien las aves se caracterizan por tener tejido fibrolamelar o pseudolamelar, el análisis interelemental expuesto en este trabajo indica que existen otros patrones de tejidos primarios no definidos hasta el momento en este grupo de vertebrados.

Respecto de la vascularización, los huesos de *Rhea americana* aquí estudiados, poseen una elevada densidad de canales vasculares primarios. Estos canales se encuentran mayormente organizados en osteonas primarias, las cuales presentan distintos tipos de organización y conforman patrones de tipo laminar, plexiforme, longitudinal, radial y reticular. Sin embargo, se observó que la presencia de dichos patrones es altamente variable, tanto interelementalmente como en un mismo plano de sección. De esta forma, mientras que en huesos como el fémur predomina el tejido laminar, en el tibiotarso predomina el plexiforme. Por otro lado, respecto del miembro anterior, mientras que en el húmero se evidenció mayormente una organización de tipo plexiforme, las osteonas primarias son principalmente longitudinales en el radio y ulna. Cabe destacar que los patrones de organización de la vascularización observados en los distintos elementos óseos, en algunos casos coinciden con los reportados tanto en aves corredoras como voladoras (p.ej., mayor proporción de tejido laminar en el fémur Castanet et al., 2000; Pratt et al., 2018; McGuire et al., 2020). Por lo tanto, podría concluirse a priori que los tipos de organización de la vascularización no estarían vinculados a los hábitos locomotores. Sin embargo, la variación de la organización de los canales vasculares observada en la sección transversal de cada hueso (tanto en los ejemplares estudiados aquí como en los reportados en la bibliografía), sugiere que la distribución espacial de un tipo particular de patrón vascular podría reflejar la distribución diferencial del estrés mecánico al cual un elemento



particular está sometido según el tipo de locomoción (de Margerie et al., 2002). Debido a lo expuesto, es claro que aún debe profundizarse más en determinar cuáles son los factores que influyen en la formación de un tipo particular de patrón de vascularización en aves. En este sentido, cabe destacar además que según los estudios realizados por Pratt et al. (2018), dependiendo de la metodología (p.ej., estudios histológicos 2D o 3D, micro-CT) utilizada para calcular qué tipo de orientación de canales vasculares predomina, los resultados pueden ser radicalmente diferentes, afectando de esta manera a las interpretaciones que de éstos se desprenden.

Por otro lado, se observaron variaciones a lo largo de la ontogenia en cuanto al tipo y grado de vascularización. En numerosos elementos óseos (p.ej., fémur, radio, húmero) de los ejemplares juveniles, se observó que los canales vasculares ubicados próximos a la corteza externa son más grandes que los que se encuentran en la corteza interna. Este patrón es característico de individuos juveniles ya que se ha comprobado que a lo largo del crecimiento, la depositación ósea no solo se da sobre la región subperiosteal (crecimiento en diámetro) sino que también se da alrededor de los canales vasculares de las osteonas primarias (Starck y Chinsamy, 2002). De esta forma, las osteonas que se encuentran próximas a la región perimedular poseen más capas de tejido óseo que las que se encuentran en la corteza externa. Este patrón observado en los ejemplares aquí estudiados es característico de otras especies de aves que poseen un crecimiento notablemente rápido durante el estadio juvenil (p.ej., *Gobipteryx*, *Coturnix japonica*, *Aptenodytes patagonicus*, *Columba livia*; Starck y Chinsamy, 2002; Chinsamy, 2002; de Margerie et al., 2004; McGuire et al., 2020). Además, sólo en el juvenil MLP-160 se observó una importante densidad de canales radiales. Dichos canales, como se mencionó en los capítulos previos, es característico de elevadas tasas de crecimiento óseo (p.ej., de Margerie et al., 2004). Este tipo de organización no ha sido reportada en aves corredoras actuales como *Struthio camelus*, *Dromaius novaehollandiae*, pero sí en aves extintas como *Aepyornis maximus* (Castanet et al., 2000; Chinsamy et al., 2020). Cabe destacar que el patrón vascular observado en el fémur del juvenil MLP-160 no se observó en el fémur del juvenil MLP-897, teniendo ambos huesos la misma longitud. Por lo tanto, estos resultados estarían indicando una importante variación individual en los estadios juveniles de esta especie. Finalmente, en el caso de los ejemplares adultos, se observó tanto una reducción del tamaño de las osteonas primarias como una reducción de densidad de canales vasculares.

La remodelación secundaria en los vertebrados ha sido vinculada, entre otros factores, al metabolismo del calcio y también como respuestas al estrés mecánico y/o al anclaje muscular (Enlow, 1963; Chinsamy et al., 2020; Martínez-Maza et al., 2014). En cuanto a los tejidos secundarios, en los ejemplares de *Rhea americana* aquí estudiados, se han evidenciado tres tipos distintos: tejido haversiano, hueso esponjoso compactado y capa



circunferencial interna. Considerando al tejido haversiano, se observó que el desarrollo de osteonas secundarias presenta variaciones tanto a nivel interelemental como ontogenético. A nivel interelemental, se observó que en algunos huesos del adulto MLP-650 (p.ej., escápula) la densidad de osteonas secundarias es mayor que en otros huesos del mismo individuo. Normalmente el grado de desarrollo de las osteonas secundarias en las aves aumenta a lo largo de la ontogenia. Según lo observado en esta tesis, este patrón se observó al comparar la mayoría de los huesos juveniles con los de los adultos. No obstante, en ejemplares adultos de distintos tamaños (¿de distintas edades?), se observó que los humeros presentaron igual desarrollo de osteonas secundarias. Sin embargo el fémur y tibiotarso posee mayor densidad de osteonas secundarias en el ejemplar más grande (MLP-650). Dicho resultado es importante ya que podrían indicar que los huesos del miembro anterior tienden a estar más afectados por la remodelación secundaria que los huesos de los miembros posteriores. La variación a nivel interelemental de la remodelación secundaria podría estar vinculada a diferentes factores. Por un lado, podría deberse al estrés biomecánico al cual están sometidos los diferentes huesos. Sin embargo, dado que estas aves son corredoras, sería esperable que el estrés mecánico vinculado a la locomoción impactaría en mayor grado a los miembros posteriores y no en los anteriores, tal como aquí se reporta. Por otro lado, la remodelación secundaria puede estar vinculada a procesos fisiológicos como el metabolismo del calcio. Dado este caso, se interpretaría que el metabolismo del calcio afecta mayormente a los huesos del miembro anterior en esta especie. Otra posible causa estaría vinculada al tamaño relativo de los elementos. En este sentido, debido a que los huesos del miembro posterior de esta especie son más grandes que los del miembro anterior, las osteonas secundarias podrían cubrir toda la corteza en los huesos más pequeños (p.ej., húmero) y solo algunas porciones de la corteza en los huesos más grandes (p.ej., fémur). Respecto de la capa circunferencial interna (CCI), la misma se evidenció en prácticamente todas las secciones transversales de los huesos estudiados, estando en algunos casos muy desarrollada. Acerca de la CCI de la ulna del juvenil MLP-897 se observaron líneas de reabsorción dentro de dicha estructura. Este tipo de líneas también han sido reportadas en el fémur de *Aepyornis maximus* (Chinsamy et al., 2020), las cuales fueron interpretadas como líneas que determinan ciclos de reabsorción-redeposición y fueron vinculadas a mecanismos de crecimiento relacionados al gran tamaño que alcanzan estas aves. Asimismo, en la fíbula de MLP-962, se observaron dos sucesos sucesivos de depositación de la CCI. El desarrollo de una capa circunferencial interna se considera como un indicador del cese de la expansión de la cavidad medular (Chinsamy-Turan, 2005; Angst et al., 2017). Además, se observó que la CCI de los distintos ejemplares estudiados fueron invadidas tanto por canales radiales que las atraviesan (p.ej., tibiotarso, pubis) como por osteonas secundarias (p.ej., radio, escápula). Finalmente, la



presencia de hueso esponjoso compactado se observó en algunos elementos óseos (p.ej., pubis, isquion, metáfisis de fémur y húmero), y normalmente se restringe a la región perimedular. Dicho rasgo estaría vinculado a los procesos de crecimiento y modelación que sufren los huesos largos.

Como se mencionó en la introducción de este capítulo, la mayoría de las especies de aves actuales no depositan marcas de crecimiento. En numerosas aves del clado Ornithurae, el desarrollo del esqueleto culmina en menos de un año, por lo que las marcas de crecimiento están ausentes o bien restringidas al sistema fundamental externo (Chinsamy et al., 1995; Chinsamy-Turan, 2005; de Ricqlès et al., 2016). En los casos donde se identifican marcas de crecimiento en el SFE, las mismas no pueden ser consideradas para realizar estimaciones de edad ya que se ha establecido que su depositación no es anual (p.ej., Lewis, 1979; Nelson y Bookhout, 1980). Sin embargo, en las aves Ratites, se ha reportado la presencia de marcas de crecimiento en la corteza tanto en especies actuales como en extintas (*Apteryx*, *Dinornis*; Turvey et al., 2005; Bourdon et al., 2009), las cuales fueron utilizadas para realizar estimaciones de edad. En dichos casos, se ha sugerido que el crecimiento cíclico prolongado en *Apteryx* y *Dinornis* (Ratites de Nueva Zelanda) evolucionó en respuesta a un ambiente insular con baja presión de depredación (Bourdon et al., 2009; Turvey et al., 2005; de Ricqlès et al., 2016). En esta tesis se observaron posibles marcas de crecimiento en algunos huesos de *Rhea americana*, tanto en SFE o en la corteza media (p.ej., ulna del ejemplar juvenil MLP-975 y radio del ejemplar adulto MLP-650). Es interesante destacar que las marcas de crecimiento observadas en distintos huesos del adulto MLP-650 se encuentran en el SFE, por lo que en este caso, dichas marcas coinciden con las observadas en otras especies de aves, las cuales no pueden ser consideradas para realizar estimaciones de edad. Por otro lado, las marcas observadas en distintos huesos del juvenil MLP-975 se encuentran en la corteza media. Dichas marcas tampoco pueden ser consideradas para realizar estimación de edad ya se encuentran en un ejemplar juvenil, el cual tendría menos de un año de vida (esta especie alcanza el tamaño adulto en su primer año de vida, ver Fernández, 1998). Esta marca podría estar vinculada a un episodio de estrés que atravesó dicho ejemplar, ya que en el ejemplar MLP-897 (cuyo estadio ontogénico, basado la longitud de los huesos, sería equivalente) no se evidenciaron marcas.

En suma, en relación con las variaciones microanatómicas y microestructurales observada en *Rhea americana* puede concluirse que, al igual que ha sido observado en tortugas y caimanes, tanto la expansión de la cavidad medular como los patrones de tejido óseo dentro de la misma presentan variaciones surgidas de las características propias de cada elemento, siendo poca la variación explicada por cambios ontogénicos. Asimismo, los patrones de organización de los canales vasculares mostraron variaciones interelementales



(p.ej., laminar en el fémur y plexiforme en el tibiotarso), las cuales en algunos casos coinciden con lo reportado para otras especies de aves con distintos hábitos locomotores. Si bien estas variaciones podrían estar directamente vinculadas al estrés mecánico que sufren los huesos debido a la locomoción y postura de las aves, este tipo de análisis debe ser profundizado en aves corredoras como *Rhea americana*. Acerca de la remodelación secundaria, en los ejemplares de *Rhea americana* aquí estudiados se observó que dicho parámetro presenta en algunos casos variaciones tanto a nivel interelemental como ontogenético. Asimismo, se reportó una mayor remodelación en los miembros anteriores sobre los posteriores. Por lo tanto, la mayor prevalencia de tejidos primarios en los miembros posteriores implica que estos elementos serían más útiles para indagar en aspectos vinculados a la dinámica de crecimiento a lo largo de la ontogenia de un individuo. A partir de dicho resultado, se puede establecer un criterio para una futura selección de elementos óseos para realizar inferencias sobre la historia de vida y dinámica de crecimiento en aves actuales y fósiles.

IV.4.2- Dinámica de crecimiento

Como se mencionó en los capítulos previos, la histología ósea puede proporcionar información sobre la tasa de osteogénesis de los vertebrados. De esta forma, la estructura histológica varía según la velocidad de formación de la misma. Por ello, el estudio de las tasas de crecimiento de los huesos permite estimar la velocidad relativa a la que un ave alcanza su tamaño adulto. Los ejemplares juveniles de la mayoría de las aves atraviesan, primero una etapa de crecimiento óseo rápido inferido a partir de la depositación de tejido fibrolamelar altamente vascularizado (p.ej., Chinsamy et al., 1998).

Todos los huesos del esqueleto apendicular de los ejemplares estudiados poseen un crecimiento rápido caracterizado por un tejido fibrolamelar. Como se mencionó en el Capítulo I, los distintos patrones de organización de los canales vasculares que se encuentran en un tejido fibrolamelar indicarían, según algunos autores, distintas tasas de crecimiento (p.ej., el patrón de tipo reticular tendría una osteogénesis más rápida que el laminar; de Margerie et al., 2004; Castanet et al., 2000). Por otro lado, existen estudios donde se reportó que un mismo patrón vascular puede abarcar un amplio rango de tasas de osteogénesis, las cuales a su vez coinciden con las tasas de osteogénesis propias de otros patrones de vascularización (Starck y Chinsamy, 2002). Los ejemplares de *Rhea americana* aquí estudiados presentan variaciones de los patrones de organización de los canales vasculares del tejido fibrolamelar a nivel interelemental y a lo largo de la sección transversal. En los ejemplares analizados se observó, por ejemplo un patrón de tipo laminar y reticular en diferentes porciones de la corteza del fémur y tipo plexiforme y reticular en diferentes



porciones de la corteza del húmero. Estos cambios en los patrones de vascularización no se encuentran acompañados de otras evidencias que indiquen cambios en la tasa de osteogénesis (p.ej., variación en la organización de las fibras intrínsecas, cambios importantes en el grosor de la corteza). Por ello, las variaciones en el patrón de vascularización no pueden vincularse a cambios locales en las tasas de osteogénesis. Asimismo, dado que el fémur es un elemento de mayor tamaño que el húmero, sería esperable que el primero presente tasas más elevadas que el segundo. Esto sustenta las interpretaciones efectuadas en algunas aves actuales, donde existe un importante solapamiento de las tasas de crecimiento en los distintos patrones de organización de los canales vasculares, invalidando el uso de este parámetro para inferir tasa de crecimiento (Starck y Chinsamy, 2002). Por lo tanto, dada esta información se podría concluir que los patrones de organización de los canales vasculares en una matriz de tipo fibrolamelar no pueden vincularse directamente con diferentes tasas de crecimiento. Los patrones de organización de los canales vasculares estarían posiblemente vinculados con otros factores, tales como al estrés mecánico que sufren los diferentes huesos (p.ej., de Margerie et al., 2002; de Margerie et al., 2005).

Con relación a las tasas de crecimiento, se observó que estas son elevadas en los primeros estadios ontogenéticos, y luego disminuyen o cesan por completo conforme los individuos crecen. Las tasas de crecimiento rápidas durante los primeros estadios del desarrollo son típicas en aves Ornithurae tanto en las aves actuales como extintas (p.ej., aves Ornithurae del Mesozoico, *Sagittarius serpentarius*, *Coturnix japonica*, *Aptenodytes patagonicus*, *Struthio camelus*; *Raphus cucullatus*; Chinsamy y Elzanowski, 2001; Starck y Chinsamy, 2002; de Margerie, 2004; Chinsamy-Turan, 2005; Angst et al., 2017). En adultos se infiere una disminución de la tasa de crecimiento a partir de la presencia de tejido pseudolamelar/lamelar prácticamente avascular en la corteza externa, conformando un SFE.

En rasgos generales, según los resultados obtenidos, la dinámica de crecimiento de los ejemplares *Rhea americana* coincide con la reportados para otras especies de aves “modernas”, donde el crecimiento es rápido en los primeros estadios y luego decrece hasta que cesa por completo. Sin embargo, si bien se evidenciaron diferentes patrones de organización de los canales vasculares en el tejido fibrolamelar, estas variaciones fueron tanto interelementales como dentro de una misma sección transversal. Por lo tanto, en los ejemplares aquí estudiados no se pudieron establecer diferencias de las tasas de crecimiento a nivel interelemental.



IV.4.3- Edad y maduración

Al igual que en muchas aves, *Rhea americana* alcanza el tamaño adulto al año de vida, siendo su maduración sexual más tardía (luego de los 2 años de vida) (Fernández, 1998). Cuando los individuos alcanzan la madurez somática, la microestructura externa del hueso cambia y se desarrolla el SFE formado por tejido pseudolamelar/lamelar pobremente vascularizado (Lee y O'Connor, 2013; Woodward et al., 2011; Andrade y Sayão, 2014). Considerando la osteohistología de los huesos largos de las aves se pueden realizar inferencias vinculadas al estadio ontogenético, principalmente en referencia a la madurez somática de las mismas (Chinsamy et al., 1995). Respecto del estadio ontogenético de los ejemplares estudiados, no se cuenta con la información certera del estadio en el que se encontraba cada uno de los individuos al momento en que murieron. Sin embargo, basado en los estudios osteológicos realizados por Picasso (2010) y Picasso y Barbeito (2016), se pudo estimar el estadio ontogenético a partir de las medidas de los huesos del miembro posterior. Los ejemplares MLP-160 y MLP-897 serían juveniles de más de 8 meses de vida. Por otro lado, si bien no se cuenta con los huesos del miembro posterior del ejemplar MLP-975, para comparar con los datos publicados, éste presenta las mismas medidas del miembro anterior que otros ejemplares juveniles (p.ej., MLP-897). Sin embargo, si bien los juveniles poseen similares medidas osteológicas, se observaron algunas características osteohistológicas que podrían señalar variaciones ontogenéticas. Por ejemplo, la elevada densidad de canales vasculares radiales observada en el fémur del ejemplar MLP-160, podría indicar que este ejemplar estaría en un periodo de crecimiento más acelerado y por lo tanto previo al ejemplar MLP-897. Sin embargo, en huesos como el húmero y la ulna los resultados parecen ser distintos. En primer lugar, entre los húmeros de los ejemplares MLP-975 y MLP-897, se podría estimar que el primero es más joven que el segundo, ya que los canales vasculares presentes en la corteza externa del primero son relativamente más amplios. En segundo lugar, considerando la ulna de ambos ejemplares, el individuo MLP-897 posee una importante capa circunferencial interna que registra varios ciclos de reabsorción-redeposición. Por último, si bien el ejemplar MLP-975 posee menor desarrollo de la CCI, el mismo posee una mayor densidad de osteonas secundarias, las cuales podrían haber reabsorbido gran parte de su CCI. Una mayor abundancia de osteonas secundarias estaría vinculada a estadios ontogenéticos más avanzados ya que a lo largo del desarrollo ontogenético, el tejido primario comienza a ser removido por reabsorción y posterior formación de osteonas secundarias. Considerando la CCI, si bien se considera que su desarrollo implica un cese de la expansión medular, no existe información donde se evalúe la vinculación entre el grado de desarrollo de la CCI y el estadio ontogenético. Por lo tanto, se podría estimar que, a pesar de que los ejemplares MLP-897 y MLP-975 poseen



medidas equivalentes (p.ej., longitud de húmero y ulna; Tabla I 4), el ejemplar MLP-975 se encontraría en un estadio ontogenético mayor en cuanto a los resultados osteohistológicos (p.ej., mayor desarrollo de osteonas secundarias).

Los ejemplares MLP-650 y MLP-962 son individuos adultos (Picasso, 2010). Sin embargo, el ejemplar MLP-650 presenta huesos de mayor tamaño que el ejemplar MLP-962 (p.ej., la longitud del fémur es de 219 mm y 206 mm del MLP-650 y MLP-962 respectivamente; Tabla I 4), y esto coincide con la variación osteohistológica observada. Cabe destacar que estas diferencias fueron observadas fundamentalmente en los huesos del miembro posterior, ya que los del miembro anterior poseen un elevado grado de remodelación en ambos ejemplares. De esta forma, el ejemplar MLP-650 posee osteonas secundarias distribuidas de forma laxa en gran parte de la corteza del fémur. Dichas osteonas están prácticamente ausentes en MLP-962. Por lo tanto, el ejemplar MLP-650 se encontraría en un estadio ontogenético mayor que el ejemplar MLP-962.

El dimorfismo sexual es una característica morfológica importante en aves y en muchas especies se expresa en variaciones del tamaño corporal (p.ej., Niles, 1973). En *Rhea americana* los machos suelen ser más grandes que las hembras (1,50 m y 1,30 m de altura respectivamente; ver Fernández, 1998; Sales, 2006). Como fue mencionado anteriormente, el dimorfismo sexual en aves se expresa también en la osteohistología, ya que las hembras presentan hueso medular. Normalmente, cuando las hembras ovulan forman un tejido óseo adicional, denominado hueso medular. Dicho tejido es utilizado como reservorio de calcio para formar la cáscara de sus huevos y el cual no posee una organización específica de las fibras de colágeno (p.ej., Chinsamy et al., 2013). No se observó presencia de hueso medular en ninguno de los ejemplares estudiados. El único ejemplar del que se cuenta con información de sexo es una hembra, por lo que la ausencia de hueso medular en este individuo podría deberse a que el mismo aún no había alcanzado la maduración sexual o bien que no se encontraba en el momento de su ovulación.

Finalmente, cuando los individuos alcanzan la madurez somática, la microestructura externa del hueso cambia y se desarrolla un SFE formado por tejido pseudolamelar/lamelar pobremente vascularizado (Chinsamy y Dodson, 1995; de Margerie et al., 2002). A medida que las aves continúan creciendo, el SFE se va engrosando gradualmente. Se estima que el SFE posee un mayor grosor en aves de pequeño tamaño que en las de mayores tallas (Ponton et al., 2004). Cabe resaltar que la presencia de dicha estructura histológica presentó variaciones a nivel interelemental, ya que no todos los huesos del mismo individuo estudiado exhibieron un SFE. En el caso de algunos huesos (p.ej., coracoides, escápula, metáfisis proximal del fémur de MLP-650 y MLP-962), el SFE se encuentra altamente desarrollado en toda o gran parte de su circunferencia. Sin embargo en otros elementos óseos del mismo individuo (p.ej., fibula de MLP-962) no se observó un desarrollo de dicha



estructura. Estos resultados estarían vinculados a una asincronía en la maduración somática de los huesos postcraneales de un mismo individuo. De esta forma, dichos elementos no serían los ideales para analizar si es que se desea indagar acerca del grado de maduración somática de un individuo. Estos resultados brindan un precedente sobre que huesos deben considerarse para establecer maduración somática a partir de cortes histológicos en aves.

Si bien existen estudios donde se evalúa el estadio ontogenético a partir de rasgos macroscópicos (Picasso, 2010; Picasso et al., 2011; Picasso y Barbeito, 2018), los resultados aquí expuestos demuestran de qué manera la microestructura ósea permite efectuar un ajuste más fino en este aspecto, dando información sobre estadios ontogenéticos relativos entre distintos individuos. Por otro lado, los datos indican que no todos los elementos óseos son igualmente diagnósticos de la madurez somática de un individuo. Estos resultados, aportan un precedente importante a la hora de realizar un análisis histológico en aves actuales y fósiles.

IV.4.4- Correlato entre la musculatura apendicular y las fibras de Sharpey

Como se mencionó en los capítulos previos, las fibras de Sharpey generalmente corresponden a inserciones musculares o tendinosas que penetran en ángulo recto u oblicuo en la corteza de los huesos y se calcifican. En el caso de los huesos postcraneales de *Rhea americana* estudiados, y a diferencia de las tortugas y caimanes, las fibras de Sharpey se evidenciaron en escasas secciones transversales (30%). Para cada uno de los músculos anclados en las metáfisis proximal y distal de los huesos del estilopodio, las fibras de Sharpey presentan los mismos patrones de orientación, densidad y distribución en los distintos ejemplares adultos (Tabla IV 2). En esta sección se hace hincapié en los resultados encontrados en los ejemplares adultos de *Rhea americana* (MLP-650 y MLP-962), ya que en la subsección siguiente se profundizan las variaciones ontogenéticas encontradas en relación a estos patrones.

El grado de correlación entre las fibras y las uniones musculares, es bajo. Asimismo, al igual que fue reportado para *Meleagris gallopavo*, se evidenciaron fibras de Sharpey en regiones que no presentan un correlato con uniones musculares (“falsos positivos” según Petermann y Sander, 2013). Las fibras de Sharpey se encontraron distribuidas en pequeños parches en las regiones relacionadas a uniones musculares. Sólo en el caso de zona de unión del m. *caudofemoralis* y m. *iliotrochantericus caudalis* se observó que las fibras están distribuidas de forma continua en toda la región de anclaje en ambos ejemplares. Por lo tanto, la presencia de fibras de Sharpey no es indicadora de los límites de una unión muscular en *Rhea americana* (Hieronymus, 2006; Petermann y Sander, 2013).



La densidad de las fibras de Sharpey, es generalmente alta (tipo C), encontrándose la única excepción en relación a la unión del m. *brachialis* del ejemplar MLP-650, para el cual se observó una densidad media (i.e., de tipo B). Asimismo, es interesante destacar que las fibras de Sharpey solo se observaron en la región más externa de la corteza y en ninguno de los casos las fibras se contactaron con la región perimedular, como si se observó en las tortugas y cocodrilos estudiados en esta tesis.

Las Ratites son aves no voladoras y poseen una locomoción de tipo cursorial, por lo que los estudios morfofuncionales relacionados a los movimientos realizados por las alas durante la locomoción son realmente escasos. La pérdida de vuelo en las ratites se asocia a una reducción y a una modificación de funciones de las alas durante la locomoción, expresada en cambios anatómicos del miembro anterior como por ejemplo una reducción de la musculatura (Maxwell y Larsson, 2007; ver Agnolin, 2016). La postura y los movimientos de las alas de las ratites, especialmente de *Rhea* y *Struthio*, son diferentes a los de las aves voladoras. Esta diferencia radica en la aducción-abducción del húmero, el cual genera un movimiento en sentido antero-posterior y no dorso-ventral como el de las aves voladoras (Novas et al., 2020). Aves como *Rhea* y *Struthio*, utilizan sus alas generalmente de forma asimétrica como complemento y para aumentar el rendimiento durante la locomoción (Davis, 2005; Schaller, 2008). Asimismo, especialmente *Rhea americana*, también utiliza sus alas para reorientar su dirección y estabilizarse durante la carrera (Raikow, 1968; Agnolin, 2016). Los músculos aductores del húmero son entre otros, el m. *latissimus dorsi cranialis* y el m. *deltoideus*. Las fibras de Sharpey solo se evidenciaron en relación a la inserción del m. *latissimus dorsi cranialis* en MLP-650, las cuales se encuentran distribuidas en parches, con una densidad alta (tipo C) y con una sola orientación predominante (tipo I). Este resultado podría estar indicando una diferencia en cuanto al grado de fuerza ejercido por estos músculos en el húmero.

Durante la locomoción terrestre, la movilidad de los miembros posteriores se centra principalmente en el tibiotarso y el tarsometatarso (ver Picasso, 2010; Gatesy y Biewener, 1991). Si bien los músculos extensores son los más importantes para la locomoción de aves corredoras, algunos de éstos predominan frente a otros en *Rhea americana* (p.ej., los m. *femorotibialis* son uno de los extensores de la articulación fémur-tibiotarso pero se encuentran en un tercer rango de importancia; Roberts y Scales, 2004; Smith et al., 2006; Picasso, 2010). Los músculos extensores soportan el peso del cuerpo, además de la aceleración y desaceleración del mismo durante la carrera (Gatesy, 1999; Roberts et al., 1997; Picasso, 2010). La extensión de las articulaciones fémur-tibiotarso y tibiotarso-tarsometatarso y el ángulo que forma el tarsometatarso con el fémur, permiten que estas aves puedan dar importantes zancadas (ver, Gasparri, 2016; Picasso, 2010). Asimismo, existen músculos que cumplen funciones relacionadas a minimizar el balanceo de la cadera



durante la carrera. Estos músculos (p.ej., m. *caudofemoralis*, m. *iliotrocantericus caudalis*) poseen un importante desarrollo en aves corredoras como *Rhea americana* (Picasso, 2010).

En la región de unión de los m. *femorotibialis* (extensores de la cintura pélvica) las fibras de Sharpey se encontraron en la zona de anclaje del m. *femorotibialis lateralis pars distalis* en ambos ejemplares. En sitio de fijación del m. *femorotibialis lateralis pars proximalis* solo se evidenciaron fibras en el ejemplar MLP-962. En todos los casos las fibras se encuentran distribuidas en parches, poseen una sola orientación principal (tipo I) y su densidad es alta (tipo C). Por otro lado, en la región de unión de m. *caudofemoralis*, m. *iliotrocantericus caudalis* (estabilizadores de la cadera) las fibras de Sharpey se encuentran distribuidas de forma continua, con una orientación de tipo I y con una densidad de tipo C en ambos ejemplares. Dados estos resultados, se podría interpretar que la reducción del balanceo en el plano sagital, el cual cumple una importante función durante la carrera de estas aves, requiere de una mayor superficie de fijación y penetración de las fibras de Sharpey. Por otro lado, los músculos involucrados en la velocidad durante la carrera tienen puntos de anclaje estrechos, probablemente vinculados a las regiones donde los mismos deben aplicar la mayor fuerza mecánica.

En suma, puede concluirse que el alto grado de “falsos positivos” (presencia de fibras de Sharpey en zonas donde no hay unión muscular), y la variación presente en relación a la distribución de las fibras (restringidas a pequeños parches o coincidentes con el área de unión muscular) en *Rhea americana*, indicaría un bajo correlato existente entre la presencia y distribución de fibras de Sharpey y las uniones musculares, al menos, en este taxón. Cabe mencionar que parte de estos resultados podrían estar sesgados por el muestreo: las secciones transversales aquí realizadas en los tres grupos estudiados (tortugas, caimanes y aves), fueron efectuados al mismo nivel en cada hueso (p.ej., el estilopodio fue siempre cortado a nivel de la metáfisis), pero la musculatura asociada a la zona de corte varía en los grupos, sobre todo en aves (con otra postura y locomoción). En este sentido, gran parte de la musculatura del estilopodio que tiene un rol importante en la locomoción (p.ej., m. *gastrocnemius* y m. *fibularis longus*; Picasso, 2010), se une a nivel de las epífisis y no de la metáfisis del hueso. No obstante, podría decirse que para ciertos músculos como los involucrados en mantener la postura durante la locomoción (estabilizadores de la cadera), el área de unión muscular presentaría un buen correlato osteohistológico (i.e., la distribución de las fibras coincide exactamente con la extensión del área del anclaje). Esto es particularmente importante si se considera la aplicación de la histología en fósiles, donde no hay registro de los tejidos. Esto podría estar vinculado al tipo de función que desempeñan estos músculos. En los casos donde existen fibras de Sharpey en las zonas de unión muscular, estas presentan exclusivamente una sola orientación predominante y una elevada densidad. En futuros estudios se debería analizar si existe una



relación entre la orientación predominante y la dirección de la línea de acción de los músculos involucrados.

IV.4.4.1- Variación de los patrones de fibras de Sharpey en los distintos estadios ontogenéticos

Como fue mencionado en otros capítulos, la posición relativa de los músculos y su anclaje en tetrápodos no varía durante la ontogenia (p.ej., aves; Grant et al., 1980). Partiendo de ese supuesto, y en relación al Obj. 6 (ver Capítulo I), se analizó la variación, entre ejemplares juveniles y adultos, de la distribución, orientación y densidad de fibras Sharpey, en las zonas de anclaje de los distintos músculos asociados a las metáfisis del húmero y fémur.

Los patrones de fibras de Sharpey en el anclaje de la mayoría de los músculos de *Rhea americana* parecen ser constantes a lo largo de la ontogenia. Esto coincide con lo reportado por Picasso (2010), quien observa que la musculatura del miembro posterior de los juveniles está bien desarrollada, al igual que la de los adultos. Las aves precociales poseen los músculos bien desarrollados ya que los individuos recién eclosionados son capaces de desplazarse. La presencia o ausencia de fibras a nivel de la unión muscular de un mismo músculo en ciertos casos varió en ambos estadios ontogenéticos (ver Tabla IV.2). Todos los músculos que presentan fibras de Sharpey a nivel de su unión con el hueso siempre presentaron fibras en estadios juveniles, sin embargo en algunos casos las fibras están ausentes en estadios adultos. Esto último podría estar vinculado con la remodelación y modificaciones que sufren los huesos a lo largo de su crecimiento: p.ej., la presencia de osteonas secundarias podría interferir en la visibilidad de fibras de Sharpey en la corteza de los huesos. Otra posible causa podría estar vinculada a una migración de los principales puntos de mayor anclaje muscular a lo largo de la ontogenia.

IV.4.5- Inferencias basadas en la osteohistología de forma fósiles

Como fue mencionado anteriormente, la osteohistología ofrece una herramienta eficaz para estudiar el crecimiento de los vertebrados actuales y fósiles (tasa y dinámica de crecimiento a lo largo de la ontogenia; de Ricqlès et al., 1991; Werning, 2012). La estrecha relación filogenética entre taxones actuales y extintos, así como el mayor conocimiento de distintas variables relacionadas con la historia de vida de formas actuales (p.ej., la dinámica del crecimiento), permite que las interpretaciones de la microestructura ósea de los fósiles sean más precisas y tengan un sustento mayor. Los estudios previos, tanto anatómicos como biológico-ecológicos, sobre aves corredoras (incluyendo *Rhea americana*) disponibles en la bibliografía, permiten interpretar de manera más ajustada la historia de vida y los



patrones de crecimiento de ejemplares fósiles de *Rhea*. Esto permite abordar una serie de hipótesis paleobiológicas en este taxón (Obj. 8, H12, ver Capítulo I).

De acuerdo a estas comparaciones se puede concluir que tanto los ejemplares actuales como los fósiles de *Rhea* poseen dinámicas de crecimiento semejantes. La corteza de los huesos largos exhibe una matriz fibrolamelar y en algunos casos se evidenció la presencia de tejidos secundarios como la capa circunferencial interna y osteonas secundarias. El crecimiento en todos los ejemplares es rápido durante los primeros estadios ontogenéticos y disminuye cuando los individuos alcanzarían el tamaño adulto.

Basado en las variaciones microestructurales observadas en los distintos estadios ontogenéticos en los ejemplares actuales de *Rhea americana*, es posible aproximar el estadio ontogenético en el cual se encontraban los ejemplares fósiles al momento de su muerte. Dada la microestructura del húmero del ejemplar MACN-Pv-14375 se podría inferir que dicho individuo corresponde a un estadio juvenil. El ejemplar fósil, así como los ejemplares actuales juveniles poseen escasas osteonas secundarias. El desarrollo de las osteonas secundarias es importante y se extiende a prácticamente toda la corteza en los ejemplares adultos actuales. Si bien en los ejemplares juveniles actuales se evidenció principalmente tejido de tipo fibrolamelar plexiforme, dicho tejido no es el que prevalece en el fósil. Debido a procesos diagenéticos, sólo se preservó la mitad anterior de la diáfisis del húmero, por lo que no se puede aseverar que dicho ejemplar no haya depositado mayor densidad de tejido fibrolamelar que el observado. Por otro lado, la osteohistología de la ulna del ejemplar MLP-20210 indicaría que se trata de un individuo adulto. Dicha inferencia está basada en que en el ejemplar fósil se observan algunos patrones coincidentes a los evidenciados en los ejemplares adultos actuales (p.ej., elevada densidad de osteonas secundarias en la corteza media y tejido pseudolamelar/lamelar hacia la corteza externa). Dado que el tejido pseudolamelar/lamelar conformando un posible sistema fundamental externo no se encuentra en toda la circunferencia de la ulna del ejemplar fósil, se podría estimar que dicho ejemplar estaría próximo a la madurez somática. Considerando la microestructura ósea del fémur del ejemplar MACN-Pv-10141 se podría estimar que se encontraba en un estadio juvenil al momento de su muerte. En dicho ejemplar se evidencia una importante densidad de canales radiales, semejantes a los observados en el juvenil actual MLP-160. Por otro lado, el fémur del ejemplar MACN-Pv-10644 posee un elevado grado de alteración diagenética por lo que su inferencia respecto del estadio ontogenético es dudosa. Sin embargo, las propiedades ópticas del tejido, revelan un posible sistema fundamental externo. Por lo tanto, dicho ejemplar podría ser un adulto somático. Basado en la organización de los tejidos óseos de los tibiotarsos de los ejemplares fósiles MLP-20229 y MLP-20215, se podría estimar que dichos individuos serían juvenil y adulto respectivamente. Estas inferencias están basadas en el grado de vascularización y de



remodelación secundaria. Mientras que la presencia de canales vasculares es constante en MLP-20229, en MLP-20215 se observa una disminución de la densidad de canales vasculares hacia la corteza externa. Asimismo, la presencia de osteonas secundarias parece ser más abundante en el ejemplar MLP-20215 que en MLP-20229. La disminución de la densidad de la vascularización y la mayor presencia de osteonas secundarias indicaría que el ejemplar MLP-20215 se encontraba en un estadio ontogenético más avanzado al momento de morir. Estas interpretaciones están sustentadas en las variaciones de dichos parámetros observadas en los ejemplares juveniles y adultos actuales.

Considerando la información bibliográfica (medidas osteológicas; Picasso, 2010) vinculada al estadio ontogenético relativo de los individuos fósiles analizados, se podría estimar que el ejemplar MLP-20229 sería un juvenil y los ejemplares MACN-Pv-10141, MLP-20215 y MACN-Pv-10644 adultos. Para todos los casos las inferencias referidas a los estadios ontogenéticos realizadas a partir de la osteohistología coincidirían con la información osteológica derivada de datos publicados. En relación con los ejemplares de los cuales solo se cuenta con huesos del miembro anterior, dichas comparaciones no se pueden realizar ya que no habría información osteológica para corroborar las inferencias osteohistológicas.

En aves, el momento en el que las hembras alcanzan la madurez sexual puede ser inferido a partir de la osteohistología (por la presencia de hueso medular, ver anteriormente). Dado que tanto *Rhea americana*, como otras aves alcanzan la madurez sexual después que la somática, sólo se podría evidenciar hueso medular en los ejemplares adultos. Sin embargo, en ninguno de los ejemplares fósiles aquí inferidos como adultos se observó este tejido. Dicha ausencia de hueso medular podría interpretarse por un lado, que todos los ejemplares adultos son machos, o bien, que son hembras que no habrían alcanzado la madurez sexual, o que murieron en momentos en donde el hueso medular habría sido reabsorbido. En definitiva, en el caso de *Rhea* (y aves en general) la madurez sexual, a nivel osteohistológico, es un evento que solo podría ser detectado por la presencia (y no la ausencia) de hueso medular. Su ausencia no implica necesariamente que se trate de un ejemplar macho.

Con relación a las fibras de Sharpey y la unión muscular, estas fueron observadas en algunas de las secciones estudiadas. Debido a la preservación de los fragmentos postcraneanos de los ejemplares fósiles estudiados, todas las secciones del fémur (MACN-Pv-1041 y MACN-Pv-10644), húmero (MACN-Pv-14375), ulna (MLP-20-210) y tibiotarso (MLP-20-229, MLP-20-215), fueron realizadas en las diáfisis, y no en la metáfisis, como en el caso de la actuales. Debido a esto, no es posible realizar comparaciones acerca de la variación ontogenética relacionada con presencia/ausencia o patrones de fibras de Sharpey en las zonas de unión de los mismos músculos estudiados en formas actuales. Además, en



el único caso de ejemplares que preservaron el mismo elemento esquelético (fémures de especímenes del Pleistoceno tardío), éstos no se pueden asignar a una misma especie de *Rhea*, por lo que cualquier interpretación de variación ontogenética carece de validez.

CAPÍTULO V: CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS

CAPÍTULO V
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS

V.1- CONCLUSIONES

Como fue planteado en el Capítulo I, el objetivo general de esta tesis es conocer la variación microanatómica y osteohistológica del esqueleto en saurópsidos actuales, a fin de contribuir a la caracterización biológica y taxonómica de taxones extintos a través de su paleohistología. El estudio de la osteohistología del esqueleto postcranial de tortugas, caimanes y aves (capítulos II-IV) llevado a cabo en esta tesis ha permitido ampliar el conocimiento sobre aspectos vinculados a la microestructura ósea (tanto su variación interelemental, intraespecífica e interespecífica, como de su relación con las uniones musculares) y dinámica de crecimiento de distintas especies actuales y fósiles de estos grupos. Si bien las conclusiones de los resultados obtenidos están debidamente desarrolladas en cada capítulo, aquí se presentan las conclusiones finales de este trabajo de tesis doctoral según las hipótesis planteadas y en el marco de los objetivos particulares establecidos. Al final de este capítulo se presentan aquellos interrogantes que surgieron como resultado del desarrollo de esta tesis. Además se explican los puntos que no pudieron ser resueltos.

A continuación, se presentan las hipótesis según si éstas fueron aceptadas o rechazadas basado en el estudio aquí realizado, seguido de la fundamentación correspondiente.

V.1.1- Contrastación de las hipótesis

H1- La microanatomía y microestructura de los huesos del esqueleto axial varía con relación a la del apendicular en cada especie (objetivo 1 y 2). Esta hipótesis se sustenta en relación a las diferencias observadas entre el esqueleto apendicular y axial en cada especie, aunque, también se observaron variaciones microanatómicas y microestructurales entre los huesos del esqueleto axial (p.ej., vértebras, costillas) y entre huesos del esqueleto apendicular (p.ej., fémur, fibula, escápula). Cabe destacar que, a diferencia de caimanes, el muestreo realizado del esqueleto axial en tortugas y aves es relativamente bajo (p.ej., en tortugas se consideró una sola vértebra de toda la columna). Asimismo en el caso de las aves, las comparaciones no pudieron realizarse ya que el tejido compacto presente en los huesos del esqueleto axial es prácticamente inexistente.

H2- La microanatomía y microestructura de los huesos del esqueleto axial y apendicular en cada especie varía entre ejemplares juveniles y adultos (objetivos 1 y 2). Esta hipótesis se

sustenta en parte, ya que se observó variación ontogenética de la microestructura en cada especie, pero dicha variación no se observó en la microanatomía. Cabe destacar que, esto se encuentra mejor sustentado con las observaciones realizadas en el esqueleto axial de caimanes ya que el muestreo de esta parte del esqueleto en tortugas y aves fue relativamente más bajo.

H3- Cada especie presenta características microanatómicas y microestructurales propias (i.e., las especies pueden diferenciarse a nivel microanatómico y/o microestructural) (objetivos 1 y 2). Esta hipótesis se sustenta en parte, ya que el patrón histomorfológico varía entre cocodrilos, aves y tortugas, pero no varía significativamente entre especies más próximas filogenéticamente, como entre los quélidos (*Yaminuechelys*, *Phrynops* e *Hydromedusa*), las especies de *Chelonoidis* (*Ch. chilensis* y *Ch. gringorum*), las especies de caimanes (*Caiman latirostris*, *Caiman yacare* y *Caiman* sp.) y las especies de *Rhea* (*Rhea americana* y *Rhea* sp.).

H4- En relación a Aves (endotérmicas), los testudines y los cocodrilos (ectotérmicos) presentan una mayor histovariabilidad intraespecífica durante su ontogenia (objetivo 1 y 2). Esta hipótesis no se pudo contrastar debido al bajo número de ejemplares correspondientes a una misma especie que pudo ser analizado.

H5- Los huesos largos son los mejores estimadores para hacer esqueletocronología (objetivo 4). De acuerdo a los resultados aquí obtenidos esta hipótesis está sustentada. No obstante se observó que hay otros huesos (p.ej., hoja escapular, costillas) que presentan un buen registro de marcas de crecimiento, según cada especie (ver más adelante).

H6- Las tasas de crecimiento absolutas y relativas son diferentes a nivel interelemental (más elevadas en huesos de mayor tamaño) y ontogenético (más elevadas en los juveniles) (objetivo 3). En términos generales esta hipótesis está sustentada. Sin embargo, para algunos casos particulares se observaron tasas de crecimiento diferentes a las esperadas (p.ej., ciertos huesos de pequeño tamaño de caimanes, con crecimiento lento; ciertos ejemplares juveniles de caimanes y tortugas con tasas de crecimiento en el estilopodio y zeugopodio menores a las mínimas de los adultos, ver más adelante).

H7- La maduración sexual en testudines y arcosaurios no avianos genera importantes cambios a nivel fisiológico, los cuales se ven reflejados en la microestructura ósea (objetivo 5). Lamentablemente esta hipótesis no pudo ser evaluada en esta tesis dado el bajo número de individuos por especie. No obstante, dado que esta hipótesis está fuertemente sustentada por evidencia empírica, tanto en tortugas como en caimanes, proveniente de numerosas publicaciones, dicho sustento ha sido empleado en esta tesis al momento de discutir diversos aspectos de la biología de formas actuales y fósiles.

H8- El cese de la osteogénesis de los huesos del esqueleto de un mismo individuo no ocurre en simultáneo, debido a diferencias alométricas en el desarrollo (objetivo 5). Esta hipótesis está sustentada.

H9- La microestructura ósea refleja una relación directa con los tejidos blandos asociados (objetivo 6). De acuerdo con la evidencia aquí presentada, en principio esta hipótesis es rechazada, ya que la presencia de fibras de Sharpey (parámetro histológico utilizado para inferir y analizar uniones musculares) no siempre son evidencia de la presencia de uniones musculares (falsos positivos), ni buenos estimadores de la extensión del área de la unión muscular (distribución aleatoria y en parches; ver más adelante).

H10- Los grandes tamaños corporales alcanzados por tortugas y cocodrilos gigantes (p.ej., *Yaminuechelys*, *Caiman*) estarían vinculados a un incremento de las tasas de crecimiento (objetivos 7 y 8). En tortugas, esta hipótesis fue testeada en *Yaminuechelys maior*, y es rechazada, ya que el gran tamaño alcanzado por este quélido de cuello largo estaría relacionado con un crecimiento prolongado en el tiempo y no con una aceleración en la depositación ósea. Por otro lado, para el caso de los caimanes, esta hipótesis es sustentada, ya que los grandes tamaños corporales alcanzados por ejemplares de *Caiman* sp. estarían vinculadas a periodos de elevada osteogénesis.

H11- Durante el Mioceno, las altas temperaturas y la baja estacionalidad afectaron (elevatoron) el tamaño corporal de los caimanes (p.ej., *Caiman latirostris*) (objetivo 7 y 8). Esta hipótesis no pudo ser contrastada. Si bien en el Mioceno tardío, y para estas paleolatitudes, se reconstruyen paleoambientes favorables con óptimos climáticos de altas temperaturas, no fue posible analizar si existe una verdadera correlación entre los grandes tamaños observados en ejemplares de *Caiman* sp. y las características locales del paleoambiente (para ese intervalo particular de tiempo en que vivió cada espécimen) (ver perspectivas futuras).

H12- La estimación del estadio ontogenético de ejemplares de rheidios fósiles inferidos a partir de datos anatómicos (p.ej., longitud de los huesos) es congruente con la información obtenida a partir del estudio oostehistológico (objetivo 8). Esta hipótesis está sustentada.

V.1.2- Conclusiones finales

- En relación a la caracterización y al análisis de la variación de la microanatomía y microestructura de los huesos del postcraneo de tortugas (*Phrynops hilarii*, *Hydromedusa tectifera*, *Chelonoidis chilensis*), caimanes (*Caiman latirostris*, *Caiman yacare*) y aves (*Rhea americana*), se ha corroborado que existe variación microanatómica y microestructural a nivel interelemental, tanto de huesos del esqueleto axial como los del apendicular (**H1**).
 - Microanatomía:

- En esta tesis se planteó una clasificación para determinar el tipo de organización del tejido óseo presente en la cavidad medular. Se evidenciaron tres patrones de organización en las tortugas y dos en los caimanes y aves estudiados.
- En los tres grupos estudiados se observó que los patrones de organización del tejido óseo de la cavidad medular, así como los porcentajes de expansión de la cavidad medular, poseen variaciones a nivel interelemental. Por lo tanto, dichos parámetros podrían estar vinculados al tipo de crecimiento y al estrés mecánico al que está sujeto cada hueso (p.ej., las metáfisis del estilopodio de los tres grupos estudiados poseen en general trabéculas óseas, patrón PM 3).
- Salvo algunas excepciones, los menores porcentajes de expansión medular se evidenciaron en las diáfisis de los huesos del zeugopodio (p.ej., fíbula en tortugas y caimanes, ulna en aves).
- Microestructura ósea:
 - De acuerdo a los resultados obtenidos, se podría determinar que la mayor variación relacionada a la microestructura ósea no estaría dada entre el esqueleto axial y apendicular, sino que sería a nivel interelemental en todo el esqueleto postcraneal. La densidad y los patrones de organización de los canales vasculares mostraron variación a nivel interelemental y dentro de una misma sección transversal. Asimismo, generalmente debido a los procesos de modelación y remodelación que poseen los huesos, se reportaron variaciones en la microestructura ósea a lo largo de la sección transversal de un mismo hueso. Estas variaciones fueron observadas tanto en el tejido primario como secundario. Por otro lado, cabe destacar que el desarrollo de esta tesis doctoral revela la necesidad de revisar las clasificaciones vinculadas a las matrices primarias, a fin de unificar criterios a la hora de realizar comparaciones osteohistológicas en los vertebrados. En este sentido, cabe destacar que sobre todo en los caimanes estudiados, aunque también en algunos huesos de ejemplares de *Rhea*, la caracterización de la matriz ósea no se pudo ajustar a las clasificaciones tipológicas existentes ya que evidenciaban condiciones “intermedias” a éstas.
- En relación al análisis de la variación de la microanatomía y microestructura ósea de los huesos del postcraneo de ejemplares juveniles y adultos de los tres grupos estudiados (tortugas, caimanes y aves), se evidenció una variación de la

microestructura ósea a lo largo de la ontogenia, pero no una variación en la microanatomía (**H2**).

- Microanatomía:
 - En la mayoría de los huesos del postcraneo estudiados en los tres grupos de saurópsidos no se observó a lo largo de la ontogenia variación del porcentaje de expansión medular ni del patrón de organización del tejido óseo de la cavidad medular (p.ej., PM3 en el coracoides, PM1 en la fíbula). Por lo tanto, la utilización de dichos parámetros no debería utilizarse como criterios para establecer estadios ontogenéticos.
- Microestructura ósea:
 - La mayoría de los huesos del postcraneo de los saurópsidos estudiados en esta tesis presentaron variaciones en la microestructura ósea a lo largo de la ontogenia (p.ej., aumento de la organización de las fibras de colágeno, disminución de la densidad de canales vasculares, aumento de remodelación secundaria).
- Respecto de las variaciones histológicas, se evidencian importantes diferencias en la microestructura ósea entre los tres grupos estudiados. No obstante, la variación no es importante al comparar la osteohistología de especies más próximas filogenéticamente (ver **H3**).
 - Respecto de las diferencias entre los tres grupos:
 - A grandes rasgos las matrices de las tortugas y caimanes son más semejantes entre sí que a la de aves.
 - La predominancia de tejido fibrolamelar en toda la corteza de los huesos de las aves no fue observada en ninguno de los huesos de las tortugas ni caimanes aquí analizados.
 - Podría determinarse que el grado de organización de las fibras de colágeno es mayor en las tortugas (donde el tejido es exclusivamente pseudolamelar/lamelar), intermedio en los caimanes (tejido pseudolamelar, entretelado, etc.) y menor en las aves (donde predomina el tejido fibrolamelar).
 - La densidad de canales vasculares y la organización de estos en osteonas primarias es más abundante en aves que en los otros dos grupos. Cabe destacar que en tortugas y caimanes la presencia de osteonas primarias generalmente se restringe a la corteza interna (i.e., se depositan más tempranamente durante la ontogenia).

- Si bien los tejidos secundarios (osteonas secundarias, capa circunferencial interna y hueso esponjoso compactado) fueron observados en los tres grupos, el desarrollo de cada tejido secundario fue diferente en cada grupo. Ejemplo de esto es el desarrollo de hueso esponjoso compactado en las metáfisis de los huesos del estilopodio de caimanes y tortugas, y el desarrollo de osteonas secundarias en huesos de *Rhea americana*.
- La presencia de marcas de crecimiento que determinan ciclos de crecimiento anual, comunes en tortugas y caimanes, no están presentes en aves. Mientras que en los huesos de los caimanes se observaron tanto annuli como líneas de crecimiento detenido, en las tortugas las líneas de crecimiento detenido fueron predominantes.
- Se observaron patrones microestructurales semejantes entre especies filogenéticamente próximas:
 - Las especies de quélidos aquí estudiadas, poseen una matriz pseudolamelar/lamelar con un bajo grado de vascularización. En estas tortugas sólo se reportaron líneas de crecimiento detenido, las cuales indican un cese de carácter estacional de la osteogénesis.
 - Las especies del género *Chelonoidis* aquí estudiadas exhiben una matriz pseudolamelar con una mayor densidad de canales vasculares en comparación con los quélidos. Asimismo, la presencia de annuli, además de las líneas de crecimiento detenido indicaría un crecimiento anual caracterizado por periodos de crecimiento activo y periodos de osteogénesis más lentos así como del cese del mismo.
 - Las especies de *Caiman* estudiadas, exhibieron cortezas formadas por matrices de tipo pseudolamelar, lamelar, entretejido y fibrolamelar, así como matrices que no se ajustan a estas tipologías. Estas variaciones en los tipos de matrices observadas indican diferentes tasas de crecimiento relativas. Asimismo se observó una importante densidad de canales vasculares, algunos de los cuales se encuentran organizados en osteonas primarias, sobre todo en los estadios ontogenéticos más tempranos. La presencia de marcas de crecimiento de tipo annuli y líneas de crecimiento detenido indican un crecimiento de tipo cíclico, con períodos de activa osteogénesis y períodos de menor tasa de crecimiento o del cese del mismo.
 - En los huesos de los ejemplares de *Rhea* estudiados, exhibieron principalmente matrices fibrolamelares con una elevada densidad de

canales vasculares. Se reconocieron distintos patrones de organización de los canales vasculares dentro del tejido fibrolamelar (p.ej., reticular, laminar, plexiforme). Asimismo sus cortezas poseen un importante desarrollo de remodelación secundaria, fundamentalmente en los estadios más avanzados. A diferencia de los otros dos grupos, no poseen marcas de crecimiento que determinen un crecimiento cíclico anual.

- La histovariabilidad a nivel intraespecífico (**H4**), si bien en aves se observó dicha variación, la misma no pudo ser testada en caimanes y tortugas, ya que no se contó con diferentes individuos del mismo estadio ontogenético y de la misma especie. Las variaciones observadas en un mismo elemento óseo de una misma especie sólo pudieron ser explicadas como diferencias vinculadas a los estadios ontogenéticos y no a variaciones intraespecíficas. Realizar cortes histológicos en hueso calcificado implica una metodología compleja y costosa, los cuales fueron realizadas por la tesista. La puesta a punto de la metodología para aplicarla en huesos de ejemplares actuales tomó tres de los cinco años de esta tesis doctoral. Por lo tanto, el número de ejemplares por especie (i.e., n) debió reducirse y se dio prioridad a obtener secciones delgadas para analizar la variación ontogenética más que la variación intraespecífica. Solo en el caso de aves, el n por especie fue más elevado ya que solo se estudió una especie de este grupo.
- En relación al análisis esqueletocronológico y la identificación de los huesos más informativos para realizar estimaciones de edad (**H5**), el mismo sólo pudo realizarse en los huesos postcraneales de tortugas y caimanes, ya que las aves estudiadas alcanzan la madurez somática en el primer año de vida y no depositan dichas marcas:
 - Para estimar la edad en la que se encontraban los ejemplares adultos estudiados se aplicaron distintos métodos de retrocálculo.
 - El método que mejores estimaciones arrojó fue la superposición de marcas de crecimiento de juveniles sobre los adultos. Este método pudo ser empleado sólo en los ejemplares de tortugas.
 - Dentro de los métodos que pudieron ser testados en los caimanes, tomar como parámetro el espesor del primer ciclo de crecimiento fue el procedimiento que arrojó resultados más aproximados (Padian y Lamm, 2013).
 - Las líneas de crecimiento detenido fueron el tipo de marcas de crecimiento que mayormente se observó en tortugas y caimanes, sin

embargo, en los caimanes también se observaron annuli en varios elementos óseos.

- En ambos grupos se evidenció una importante variación interelemental respecto del conteo de marcas de crecimiento. Sin embargo, los huesos que mejores registros de marcas de crecimiento exhibieron fueron los del estilopodio y zeugopodio. No obstante, diferentes huesos de la cintura pectoral y pélvica de ambos grupos, así como costillas de caimanes también arrojaron buenos registros de marcas de crecimiento (ver tablas II 2 y III 2).
 - En ambos grupos se observó que las marcas de crecimiento no siempre están completas a lo largo de la circunferencia debido a distintos factores dependiendo el hueso (p.ej., expansión medular, abundancia de fibras de Sharpey).
 - En algunos casos se observó una coincidencia entre la baja expansión medular y el buen registro de marcas de crecimiento (p.ej., fíbula de las tortugas). Contrariamente, en otros casos tanto la expansión medular como el registro de marcas de crecimiento fue igualmente elevado (p.ej., coracoides de los caimanes).
- Considerando el análisis de las dinámicas de crecimiento en los huesos postcraneales y la evaluación de la variación de las mismas a nivel interelemental, ontogenético e interespecífico (**H6**), se podría concluir que las tasas de crecimiento relativas y absolutas analizadas en los tres grupos arrojaron diferencias interelementales, ontogenéticas e interespecíficas:
 - Variaciones interelementales:
 - Se observó que en general, los huesos del esqueleto axial poseen diferentes tasas de crecimiento relativas que el esqueleto apendicular.
 - Asimismo, en relación al esqueleto apendicular, en tortugas se evidenció que los huesos más grandes poseen mayores tasas de crecimiento absolutas que los huesos más chicos. Dicho patrón también se evidenció en los caimanes, sin embargo algunos de los huesos de los individuos estudiados presentaron excepciones.
 - En el caso de las aves, debido a que todos los huesos poseen tejido fibrolamelar y que si bien se observaron diferencias en la organización de los canales vasculares, estas variaciones se encontraron a lo largo de la una misma sección transversal. Por lo tanto, a priori, no pudo evaluarse si existen o no diferencias importantes en cuanto a las tasas de osteogénesis.

- Variaciones ontogenéticas:
 - Si bien en términos generales las tasas de crecimiento de los juveniles suelen ser más altas que la de los adultos, en algunas ocasiones, los juveniles revelaron tasas de crecimiento mínimas más bajas que las mínimas de los adultos de la misma especie.
- Variaciones interespecíficas:
 - Las tortugas poseen las menores tasas de crecimiento, los caimanes intermedias y las aves las más elevadas (teniendo en cuenta que la estimación de las tasas de crecimiento en aves se realizaron basadas en las tasas relativas y no absolutas). Asimismo entre las especies de tortugas y caimanes se evidenciaron diferencias en las tasas de crecimiento, siendo mayores en *Chelonoidis chilensis* dentro de las tortugas y en *Caiman yacare* dentro de los caimanes.
- El detenimiento de la osteogénesis no ocurre en simultáneo en todos los huesos de un mismo individuo, probablemente debido a las diferencias alométricas en el crecimiento de los distintos huesos del postcraneo. Esta hipótesis debe ser considerada y testeada con métodos estadísticos más específicos y considerando un número mayor de ejemplares de distintos estadios ontogenéticos (**H8**).
 - El parámetro histológico que determina que un hueso alcanzó su máximo tamaño es el sistema fundamental externo. Dicha estructura histológica sólo pudo ser identificado en algunos huesos de los adultos de *Chelonoidis chilensis* y de *Rhea americana*. El hecho de que el SFE se encuentre sólo en algunos huesos del mismo individuo estaría reflejando alometrias del crecimiento de dichos huesos. Dados estos resultados, es interesante destacar que la presencia del SFE de forma heterogénea a nivel interelemental revelaría que el individuo no habría alcanzado, en sentido estricto, la madurez somática, ya que algunos elementos seguían creciendo al momento de morir.
- Las marcas osteohistológicas vinculadas al anclaje muscular (i.e., las fibras de Sharpey) no siempre fueron identificadas en las uniones musculares (**H9**):
 - Dadas las variaciones en la distribución, densidad y orientación de las fibras de Sharpey, se plantearon tres categorías para diferenciar las variantes de cada uno de los patrones. Dicha clasificación se utilizó a lo largo de toda la tesis.
 - En los tres grupos se determinó que la distribución de las fibras de Sharpey no siempre está directamente relacionada con la extensión de la zona de anclaje de cada músculo.

- En los tres grupos se observó distinto grado de “falsos positivos” (i.e., regiones donde se identifican fibras de Sharpey, pero las mismas no estarían vinculadas a la región de anclaje de ningún músculo).
 - La densidad de las fibras no tendría una relación con el tipo de anclaje muscular (tendinosa o carnosa).
 - Basado en los patrones de fibras de Sharpey observados en las regiones de anclaje de los músculos analizados se realizaron interpretaciones entre los patrones de fibras y la función de los músculos en la locomoción de cada grupo.
 - En el caso de las tortugas y caimanes se reportó que los patrones de orientación de las fibras vinculadas a algunos de los músculos más importantes para la locomoción poseen patrones de orientación similares entre sí. Por otro lado, en el caso de las aves, los patrones de distribución fueron los que presentan coincidencia en algunos de los músculos que cumplen funciones importantes durante la locomoción.
- Los grandes tamaños corporales alcanzados por formas fósiles de tortugas y caimanes no siempre están relacionados con una aceleración en la depositación ósea (**H10**).
 - Para el caso de las tortugas, en la presente tesis se analizó de manera comparativa la microestructura, la esqueletocronología y las tasas de crecimiento absolutas de distintos estadios ontogenéticos de *Yaminuechelys maior* e *Hydromedusa tectifera*. La microestructura ósea de tipo pseudolamelar/lamelar, con un bajo grado de vascularización, es semejante en ambas especies. Con relación a la esqueletocronología, se estimó una edad mayor (más del doble) para la forma fósil que para la actual. Respecto de las tasas de crecimiento, si bien estas fueron más elevadas en *Yaminuechelys maior*, las mismas presentaron una curva de crecimiento comparable. Dados estos resultados se estima que los grandes tamaños corporales alcanzados por *Yaminuechelys maior* serían producto de un crecimiento prolongado en el tiempo, y no una aceleración del mismo.
 - Para el caso de los caimanes, a partir de la información obtenida en esta tesis (microestructura, esqueletocronología, tasas de crecimiento absolutas) se puede determinar que los grandes tamaños registrados para los ejemplares fósiles de *Caiman* sp. fueron adquiridos por

presentar una dinámica de crecimiento con tasas de crecimiento elevadas, incluso de casi el doble de las tasas promedio registradas en los actuales. Dadas las comparaciones de los datos entre ejemplares adultos fósiles y actuales, se determinó que los especímenes poseen relativamente la misma edad pero sus tallas corporales son radicalmente diferentes (los ejemplares fósiles son de aproximadamente el doble del tamaño de los actuales).

- Se pudo establecer que varios de los ejemplares de rheidos fósiles eran juveniles (H12)
 - La información osteohistológica obtenida en los ejemplares actuales de *Rhea americana* juveniles y adultos, fue la base para realizar inferencias en los ejemplares fósiles de *Rhea* sp. Dadas las comparaciones, se observó que el ejemplar fósil MLP-20229 corresponden a un juvenil y los ejemplares MACN-Pv-10141, MLP-20215 y MACN-Pv-10644 a adultos. La ausencia de hueso medular en estos fósiles no permite precisar si se trata de machos o hembras, y por lo tanto estimar su madurez sexual.

V.1.3- Perspectivas futuras

Si bien el desarrollo de la presente tesis ha permitido incrementar el conocimiento acerca de la histovariabilidad a nivel interelemental, intraespecífica e interespecífica y su posible origen, también se ha desplegado un importante abanico de nuevos interrogantes:

- Dadas las variaciones de la microanatomía a nivel interelemental reportado en esta tesis, sería interesante analizar de qué forma el estrés biomecánico influye o se relaciona con ésta. Además, evaluar la existencia de patrones vinculados a los diferentes hábitos locomotores en los distintos grupos terrestres y anfibios brindaría realizar inferencias mejor sustentadas con relación a los hábitos locomotores en taxones extintos.
- La amplia gama de patrones de tejido óseo primario observados, principalmente en los huesos postcraneales de caimanes y aves aquí estudiados, promueve la profundización de análisis microestructurales (basado en una muestra más amplia que incluya más estadios ontogenéticos y más individuos por especie) y de esta forma testear si las variaciones observadas fueron las esperadas para una población determinada o bien corresponden a patrones característicos de cada especie o de cada elemento óseo.

- Particularmente, la presencia de tejido fibrolamelar en los ejemplares de caimanes aquí estudiados y considerado tradicionalmente ausente en cocodrilos, debería ser reevaluada en este linaje y estudiado en una mayor diversidad de taxones actuales y extintos de crocodyliformes.
- Si bien el estudio esqueletocronológico a nivel interelemental por individuo arrojó que potencialmente otros huesos, además de los tradicionalmente considerados (p.ej., húmero, fémur), podrían ser buenos estimadores de edad mínima (p.ej., hoja escapular), el muestreo realizado aquí no deja de ser escaso para evaluarlo de forma significativa. Por este motivo sería necesario incrementar el muestreo de individuos por especie.
- En esta tesis se observó que el estudio de las tasas de crecimiento absolutas junto con los métodos de retrocálculo resultan sumamente útiles para realizar inferencias respecto de la edad a la cual los diferentes individuos alcanzaron la madurez sexual. Asimismo, en algunos casos se pudo validar las inferencias derivadas de los datos osteohistológicos con la información biológica publicada para la especie (p.ej., *Caiman yacare*). Sin embargo, en otros casos las edades arrojadas por éstos métodos distan de acercarse a los valores esperados. Es por esto que no solo es sumamente relevante continuar con esta línea de estudios que abarque una mayor cantidad de taxones, sino que también se evidencia la necesidad de ajustar las metodologías de retrocálculo utilizadas.
- Dado que el crecimiento de los saurópsidos se encuentra estrechamente sujeto a las condiciones ambientales, el análisis de las tasas de crecimiento podría brindar información para poder evaluar de qué forma puede encontrarse alterada la dinámica de crecimiento (curvas de crecimiento) de poblaciones de una misma especie que habite en diferentes latitudes.
- Ampliar el conocimiento de la dinámica de crecimiento de formas actuales y fósiles de distinto tamaño corporal permitirá comprender mejor los mecanismos subyacentes a la evolución de ciertos parámetros biológicos como por ejemplo el gigantismo o el enanismo dentro de un linaje determinado.
- Si bien en esta tesis se realizaron cortes histológicos en machos o en hembras de una misma especie, sería necesario realizar secciones histológicas de ambos sexos y en un mismo estadio ontogenético a fin de determinar la existencia de caracteres histológicos vinculados a las diferencias de sexos. El dimorfismo sexual es un tópico escasamente abordado desde un análisis osteohistológico, sin embargo este análisis brindaría un marco empírico para futuras inferencias en especies extintas.
- El análisis de las fibras de Sharpey a nivel de las uniones musculares a partir de secciones petrográficas resultó ser una herramienta relevante y poco abordada en la

bibliografía. En este sentido, sería importante profundizar este tipo de análisis ajustando la metodología, a modo de poder correlacionar los patrones de fibras de Sharpey observados en las uniones musculares con aspectos biomecánicos mediante la aplicación de métodos de cuantificación de la densidad de las fibras y de la fuerza (en términos de magnitud, orientación y dirección) ejercida por unidad muscular. Asimismo sería importante realizar secciones petrográficas de forma seriada a lo largo de toda la unión muscular (en origen e inserción de un mismo músculo) para poder evaluar si existen diferencias en los patrones de fibras de Sharpey a lo largo de un anclaje muscular. De esta forma, se ajustaría el punto de corte que se debe efectuar en este tipo de estudios de forma más precisa.

- Si bien en esta tesis se testeó, desde la paleohistología, la relación entre tamaño corporal vs. estrategias de crecimiento (a partir de esqueletocronología y tasas de crecimiento), restaría complementar los estudios paleobiológicos realizados en caimanes extintos con información paleoambiental recuperada de los niveles portadores de los fósiles (esto incluye estudios sedimentológicos, nano y/o micropaleontológicos, de isótopos, etc.)
- La metodología para realizar secciones petrográficas en huesos de ejemplares fósiles está ajustada y ampliamente testeada. Sin embargo, en esta tesis se observó que llevar a cabo el mismo protocolo en huesos de ejemplares actuales arrojó fallas durante el procedimiento y algunas secciones transversales sufrieron alteraciones, impidiendo realizar las descripciones histológicas correspondientes. Por lo tanto, es de suma importancia ajustar los protocolos de cortes delgados de huesos calcificados en huesos de ejemplares actuales.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdala, V., Manzano, A.S., y Herrel, A. 2008. The distal forelimb musculature in aquatic and terrestrial turtles: phylogeny or environmental constraints?. *Journal of Anatomy* 213: 159-172.
- Allen, V., Molnar, J., Parker, W., Pollard, A., Nolan, G., y Hutchinson, J.R. 2014. Comparative architectural properties of limb muscles in Crocodylidae and Alligatoridae and their relevance to divergent use of asymmetrical gaits in extant Crocodylia. *Journal of Anatomy* 225: 569-582.
- Agnolin, F. 2016. Sistemática y Evolución. En: B. Gasparri y J. Athor (ed.), *El Ñandú (Rhea americana)*. Vazquez Mazzini Editores, Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Ciudad Autónoma de Buenos Aires, pp. 65-73.
- Agnolin, F.L., y Noriega, J.I. 2012. Una nueva especie de ñandú (Aves: Rheidae) del Mioceno Tardío de la Mesopotamia Argentina. *Ameghiniana* 49: 236-246.
- Andrade, R.C., Bantim, R.A.M., de Lima, F.J., dos Santos Campos, L., de Souza Eleutério, L.H., y Sayão, J.M. 2015. New data about the presence and absence of the external fundamental system in archosaurs. *Cadernos de Cultura e Ciência* 14: 200-211.
- Andrade, R.C.L.P., y Sayão, J.M. 2014. Paleohistology and lifestyle inferences of a dyrosaurid (Archosauria: Crocodylomorpha) from Paraíba Basin (Northeastern Brazil). *PloS one* 9: e102189.
- Andrade, R.C.L.P.D., 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: 1-10.
- Andrews, R.M. 1982. Patterns of growth in reptiles. En: C. Gans y F.H. Pough (ed.), *Biology of the Reptilia, Volume 13*. Academic Press, New York, pp. 273-320.
- Angielczyk, K.D., Burroughs, R.W., y Feldman, C.R. 2014. Do turtles follow the rules? Latitudinal gradients in species richness, body size, and geographic range area of the world's turtles. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 324: 270-294.
- Angst, D., Chinsamy, A., Steel, L., y Hume, J.P. 2017. Bone histology sheds new light on the ecology of the dodo (*Raphus cucullatus*, Aves, Columbiformes). *Scientific reports* 7: 1-10.
- Aresco, M.J., y Guyer, C. 1999. Growth of the tortoise *Gopherus polyphemus* in slash pine plantations of southcentral Alabama. *Herpetologica* 55: 499-506.
- Bager, A. 1997. [Aspectos da dinâmica reprodutiva de *Phrynops hilarii* (Duméril & Bibron, 1835) (Testudines - Chelidae) no sul do Rio Grande do Sul. Tesis de Maestría, Universidad Federal de Rio Grande do Sul, Brasil, pp 120. Inedito]

- Baker, A.J., Haddrath, O., McPherson, J.D., y Cloutier, A. 2014. Genomic support for a moa-tinamou clade and adaptive morphological convergence in flightless ratites. *Molecular Biology and Evolution* 31: 1686-1696.
- Benefield, J. 1979. Hatching the Argentine snake-necked turtle: *Hydromedusa tectifera* at San Antonio Zoo. *International Zoo Yearbook* 19: 55-58.
- Benjamin, M., Evans, E.J., y Copp, L. 1986. The histology of tendon attachments to bone in man. *Journal of anatomy* 149: 89-100.
- Benjamin, M., Kumai, T., Milz, S., Boszczyk, B.M., Boszczyk, A.A., y Ralphs, J.R. 2002. The skeletal attachment of tendons-tendon 'entheses'. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 133: 931-945.
- Bennett, D.H., Gibbons, J.W., y Franson, J.C. 1970. Terrestrial activity in aquatic turtles. *Ecology* 51: 738-740.
- Bernardo, J. 1993. Determinants of maturation in animals. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 166-173.
- Bhat, M.S., Chinsamy, A., y Parkington, J. 2019. Long bone histology of *Chersina angulata*: Interelement variation and life history data. *Journal of morphology* 280: 1881-1899.
- Bjorndal, K.A., Bolten, A.B., Dellinger, T., Delgado, C., y Martins, H.R. 2003. Compensatory growth in oceanic loggerhead sea turtles: response to a stochastic environment. *Ecology* 84: 1237-1249.
- Blob, R.W. 2000. Interspecific scaling of the hindlimb skeleton in lizards, crocodylians, felids and canids: does limb bone shape correlate with limb posture?. *Journal of Zoology* 250: 507-531.
- Blob, R.W., y Biewener, A.A. 2001. Mechanics of limb bone loading during terrestrial locomotion in the green iguana (*Iguana iguana*) and American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Experimental Biology* 204: 1099-1122.
- Bona, P. 2004. [Sistemática y biogeografía de las tortugas y los cocodrilos paleocenos de la Formación Salamanca, provincia de Chubut, Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, pp. 200. Inédito].
- Bona, P. 2006. Paleocene (Danian) chelid turtles from Patagonia, Argentina: taxonomic and biogeographic implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 241: 303-323.
- Bona, P. 2007. Una nueva especie de *Eocaiman* Simpson (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno Inferior de Patagonia. *Ameghiniana* 44: 435-445.
- Bona, P., y Alcalde, L. 2009. Chondrocranium and skeletal development of *Phrynops hilarii* (Pleurodira: Chelidae). *Acta Zoologica* 90: 301-325.

- Bona, P., y Barrios, F. 2015. The Alligatoroidea of Argentina: an update of its fossil record. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 15: 143-158.
- Bona, P., y Desojo, J.B. 2011. Osteology and cranial musculature of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). *Journal of Morphology* 272: 780-795.
- Bona, P., Degrange, F.J., y Fernández, M.S. 2013. Skull anatomy of the bizarre crocodylian *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae). *The Anatomical Record* 296: 227-239.
- Bona, P., y De La Fuente, M.S. 2005. Phylogenetic and paleobiogeographic implications of *Yaminuechelys maior* (Staesche, 1929) new comb., a large long-necked chelid turtle from the early Paleocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 569-582.
- Bona, P., Ezcurra, M. D., Barrios, F., y Fernandez Blanco, M.V. 2018a. A new Palaeocene crocodylian from southern Argentina sheds light on the early history of caimanines. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285: 20180843.
- Bona, P., Escobar, J.A., Ezcurra, M.D., Barrios, F., y Gasparini, Z. 2018b. On the enigmatic eusuchian *Dolichochampsa minima*: is the first cretaceous gavialoid from Gondwana?. *Reunión anual de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. Puerto Madryn* pp. 33.
- Bona, P., Heredia, S., y De la Fuente, M.S. 2009. Tortugas continentales (Pleurodira: Chelidae) en la Formación Roca (Daniano), provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 46: 255-262.
- Bona, P., y Paulina Carabajal, A. 2013. *Caiman gasparinae* sp. nov., a huge alligatorid (Caimaninae) from the late Miocene of Paraná, Argentina. Alcheringa: An Australasian. *Journal of Palaeontology* 37: 462-473.
- Bona, P., Riff, D., y Gasparini, Z. 2013. Late Miocene crocodylians from northeast Argentina: new approaches about the austral components of the Neogene South American crocodylian fauna. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 103: 551-570.
- Botha-Brink, J., y Smith, R.M. 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, A.E., y Botha, J. 2019. Ontogenetic and inter-elemental osteohistological variability in the leopard tortoise *Stigmochelys pardalis*. *PeerJ* 7: e8030.
- Bour, R. 2007. Global diversity of turtles (Chelonii; Reptilia) in freshwater. En: Balian E.V., Lévêque C., Segers H., y Martens K. (eds.). *Freshwater Animal Diversity Assessment. Developments in Hydrobiology Volumen 198*. Springer, Dordrecht pp. 593-598.

- Bourdon, E., Castanet, J., de Ricqlès, A., Scofield, R.P., Tennyson, A.J.D., Lam-rous, y H., Cubo, J., 2009. Bone growth marks reveal protracted growth in New Zealand Kiwi (Aves, Apterygidae). *Biology Letters* 5: 639-642.
- Braun, E.L., Cracraft, J., y Houde, P. 2019. Resolving the avian tree of life from top to bottom: The promise and potential boundaries of the phylogenomic era. En: Kraus R.H.S. (ed.), *Avian genomics in ecology and evolution*. Springer, Cham, pp. 151-210.
- Brazaitis, P. 1973. The identification of living crocodylians. *Zoologica* 59: 59-88.
- Bever, G.S., Lyson, T.R., Field, D.J., y Bhullar, B.A.S. 2015. Evolutionary origin of the turtle skull. *Nature* 525: 239-242.
- Brochu, C.A. 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 9-100.
- Brochu, C.A. 2003. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31: 357-397.
- Brown, T.K., Nagy, K.A., y Morafka, D.J. 2005. Costs of growth in tortoises. *Journal of Herpetology* 39: 19-23.
- Burbidge, A.A., Kuchling, G., Olejnik, C., y Mutter, L. 2004. *Western swamp tortoise (Pseudemydura umbrina) recovery plan*. Department of Conservation & Land Management Wanneroo, Australia 37: 1-37.
- Burke, A.C. 1989. Development of the turtle carapace: implications for the evolution of a novel bauplan. *Journal of Morphology* 199: 363-378.
- Butcher, M.T., y Blob, R.W. 2008. Mechanics of limb bone loading during terrestrial locomotion in river cooter turtles (*Pseudemys concinna*). *Journal of Experimental Biology* 211: 1186-1186.
- Cabrera, 1998. *Las Tortugas Continentales de Sudamérica, Austral*. Talleres Gráficos BR, Córdoba, Argentina, pp. 108.
- Cabrera, M.R., Haro, J. G., y Monguillot, J.C. 1986. Presencia de *Hydromedusa Tectifera* y *Phrynops Hilarii*, Testudines: Chelidae, en la Provincia de Córdoba, Argentina. Academia Nacional de Ciencias. *Miscelánea* 73: 1-10.
- Cambra-Moo, O., Buscalioni, Á.D., Cubo, J., Castanet, J., Loth, M.M., de Margerie, E., y de Ricqlès, A. 2006. Histological observations of enantiornithine bone (Saurischia, Aves) from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Spain). *Comptes Rendus Palevol* 5: 685-691.
- Castanet, J. 2006. Time recording in bone microstructures of endothermic animals; functional relationships. *Comptes Rendus Palevol* 5: 629-636.
- Castanet, J., y Baez, M. 1991. Adaptation and evolution in *Gallotia* lizards from the Canary Islands: age, growth, maturity and longevity. *Amphibia-Reptilia* 12: 81-102.

- Castanet, J., Croci, S., Aujard, F., Perret, M., Cubo, J., y De Margerie, E. 2004. Lines of arrested growth in bone and age estimation in a small primate: *Microcebus murinus*. *Journal of Zoology* 263: 31-39.
- Castanet, J., Francillon-Vieillot, H., Meunier, F.J., y de Ricqlès, A. 1993. Bone and individual aging. En: B.K. Hall (ed.), *Bone, Volumen 7*, CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 245-283.
- Castanet, J., Rogers, K.C., Cubo, J., y Jacques-Boisard, J. 2000. Periosteal bone growth rates in extant ratites (ostrich and emu). Implications for assessing growth in dinosaurs. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences-Series III-Sciences de la Vie* 323: 543-550.
- Cerda, I.A. 2010 [*Estudio paleohistológico de saltasaurus y neuquensaurus (dinosauria, saurópoda, titanosauria)*]. Tesis Doctoral, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, 455 pp. Inédito].
- Cerda, I.A., Desojo, J.B., y Scheyer, T.M. 2018. Novel data on aetosaur (Archosauria, Pseudosuchia) osteoderm microanatomy and histology: palaeobiological implications. *Palaeontology* 61: 721-745.
- Cerda, I.A., Pereyra, M.E., Garrone, M., Ponce, D., Navarro, T.G., González, R., Militello, M., Luna, C.A., y Jannello, J.M. 2020. A basic guide for sampling and preparation of extant and fossil bones for histological studies. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 20: 15-28.
- Cerda, I.A., Pol, D., y Chinsamy, A. 2014. Osteohistological insight into the early stages of growth in *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Historical Biology* 26: 110-121.
- Cerda, I.A., Sterli, J., y Scheyer, T.M. 2016. Bone shell microstructure of *Condorchelys antiqua* Sterli, 2008, a stem turtle from the Jurassic of Patagonia. *Comptes Rendus Palevol* 15: 128-141.
- Chabreck, R.H., y Joanen, T. 1979. Growth rates of American alligators in Louisiana. *Herpetologica* 35: 51-57.
- Chinen, S., Lisboa, C.S., y Molina, F.B. 2004. Biología reproductiva de *Hydromedusa tectifera* em cativeiro (Testudines, Chelidae). *Arquivos do Instituto Biológico* 71: 401-403.
- Chinsamy, A. 1993a. Bone histology and growth trajectory of the prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen. *Modern Geology* 18: 319-329.
- Chinsamy, A. 1993b. Image analysis and the physiological implications of the vascularization of femora in archosaurs. *Modern Geology* 19: 101-108.
- Chinsamy, A. 1994. Dinosaur bone histology: implications and inferences. *The Paleontological Society Special Publications* 7: 213-228.
- Chinsamy, A. 1995. Ontogenetic changes in the bone histology of the Late Jurassic ornithomimid *Dryosaurus lettowvorbecki*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 96-104.

- Chinsamy, A. 2002. Bone microstructure of early birds. En: L.M. Chiappe y L.M. Witmer (ed.), *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*. University of California Press, Berkeley, pp. 421-431.
- Chinsamy-Turan, A. 2005. *The microstructure of dinosaur bone: Deciphering biology with fine-scale techniques*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 195.
- Chinsamy, A., Angst, D., Canoville, A., y Göhlich, U.B. 2020. Bone histology yields insights into the biology of the extinct elephant birds (Aepyornithidae) from Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society* 130: 268-295.
- Chinsamy, A., Buffetaut, E., Canoville, A., y Angst, D. 2014. Insight into the growth dynamics and systematic affinities of the Late Cretaceous *Gargantuavis* from bone microstructure. *Naturwissenschaften* 101: 447-452.
- Chinsamy, A., Chiappe, L.M., y Dodson, P. 1994. Growth rings in Mesozoic birds. *Nature* 368: 196-197.
- Chinsamy, A., Chiappe, L.M., Marugán-Lobón, J., Chunling, G., y Fengjiao, Z. 2013. Gender identification of the Mesozoic bird *Confuciusornis sanctus*. *Nature Communications* 4: 1-5.
- Chinsamy, A., Codorniu, L., y Chiappe, L. 2009. Palaeobiological implications of the bone histology of *Pterodaustro guinazui*. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 292: 1462-1477.
- Chinsamy, A., y Dodson, P. 1995. Inside a dinosaur bone. *American Scientist* 83: 174-181.
- Chinsamy, A., y Elzanowski, A. 2001. Evolution of growth pattern in birds. *Nature* 412: 402-403.
- Chinsamy, A., Marugán-Lobón, J., Serrano, F.J., y Chiappe, L. 2019. Osteohistology and Life History of the Basal Pygostylian, *Confuciusornis sanctus*. *The Anatomical Record* 303: 949-962.
- Chinsamy, A., Martin, L.D., y Dobson, P. 1998. Bone microstructure of the diving *Hesperornis* and the volant *Ichthyornis* from the Niobrara Chalk of western Kansas. *Cretaceous Research* 19: 225-235.
- Chinsamy, A., y Valenzuela, N. 2008. Skeletochronology of the endangered side-neck turtle, *Podocnemis expansa*. *South African Journal of Science* 104: 311-314.
- Cidade, G.M., Solórzano, A., Rincón, A.D., Riff, D., y Hsiou, A.S. 2017. A new *Mourasuchus* (Alligatoroidea, Caimaninae) from the late Miocene of Venezuela, the phylogeny of Caimaninae and considerations on the feeding habits of *Mourasuchus*. *PeerJ* 5: e3056.
- Cione, A.L., Casciotta, J.R., Azpelicueta, M.M., Barla, M.J., y Cozzuol, M.A. 2005. Peces marinos y continentales del Mioceno del área Mesopotámica Argentina, procedencia estratigráfica y relaciones biogeográficas. *Miscelánea* 12: 49-64.

- Cione, A.L., Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Soibelzon, L.H., y Tonni, E.P. 2015. *The great American biotic interchange: a South American perspective*. Dordrecht, Springer, pp. 97.
- Claramunt, S., y Cracraft, J. 2015. A new time tree reveals Earth history's imprint on the evolution of modern birds. *Science advances* 1: e1501005.
- Coles, W.C., Musick, J.A., y Williamson, L.A. 2001. Skeletochronology validation from an adult loggerhead (*Caretta caretta*). *Copeia* 2001: 240-242.
- Company, J., y Pereda-Suberbiola, X. 2017. Long bone histology of a eusuchian crocodyliform from the Upper Cretaceous of Spain: Implications for growth strategy in extinct crocodiles. *Cretaceous Research* 72: 1-7.
- Coutinho, M.E. 2000. [*Population ecology and the conservation and management of Caiman yacare in the Pantanal, Brazil*. Tesis doctoral. University of Queensland, 305 pp. Inédito].
- Coutinho, M.E., Marioni, B., Farias, I.P., Verdade, L.M., Bassetti, L., de Mendonça, S.H.S.T, Vieira, T.Q., Magnusson, W.E., y Campos, Z. 2013. Avaliação do risco de extinção do jacaré-de-papo-amarelo *Caiman latirostris* (Daudin, 1802) no Brasil. *Biodiversidade Brasileira* 3: 13-20
- Cox, W.A., Hazelrig, J.B., Turner, M.E., Angus, R.A., y Marion, K.R. 1991. A model for growth in the musk turtle, *Sternotherus minor*, in a north Florida spring. *Copeia* 1991: 954-968.
- Cubo, J., Legendre, P., de Ricqlès, A., Montes, L., de Margerie, E., 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.
- Cubo, J., Köhler, M., y De Buffrenil, V. 2017. Bone histology of *Iberosuchus macrodon* (Sebecosuchia, Crocodylomorpha). *Lethaia* 50: 495-503.
- Cuff, A.R., Daley, M.A., Michel, K.B., Allen, V.R., Lamas, L.P., Adami, C., Monticelli P., Pelligand, L., y Hutchinson, J.R. 2019. Relating neuromuscular control to functional anatomy of limb muscles in extant archosaurs. *Journal of morphology* 28: 666-680.
- Curtin, A.J. 2006. [*Bone growth strategies and skeletochronological age estimates of desert tortoise (Gopherus agassizii) populations*. Tesis doctoral. Drexel University, Philadelphia, 198 pp. Inédito].
- Curry, K.A. 1999. Ontogenetic histology of *Apatosaurus* (Dinosauria: Sauropoda): new insights on growth rates and longevity. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 654-665.
- Davis, H.D. 2005. Negotiating a three-dimensional environment: limb kinematics of terrestrial birds during sloped ascents. Tesis de maestría. Missoula, University of Montana, 68 pp. Inédito].

- Davenport, J., Munks, S.A., y Oxford, P.J. 1984. A comparison of the swimming of marine and freshwater turtles. *Proceedings of the Royal society of London. Series B. Biological sciences* 220: 447-475.
- de Buffrénil, V. 1982. Morphogenesis of bone ornamentation in extant and extinct crocodylians. *Zoomorphology* 99: 155-166.
- de Buffrénil, V., y Buffetaut, E. 1981. Skeletal growth lines in an Eocene crocodylian skull from Wyoming as an indicator of ontogenic age and paleoclimatic conditions. *Journal of Vertebrate Paleontology* 1: 57-65.
- de Buffrénil, V., y Castanet, J. 2000. Age estimation by skeletochronology in the Nile monitor (*Varanus niloticus*), a highly exploited species. *Journal of Herpetology* 34: 414-424.
- de Buffrénil, V., y Schoevaert, D. 1988. On how the periosteal bone of the delphinid humerus becomes cancellous: ontogeny of a histological specialization. *Journal of Morphology* 198: 149-164.
- de Broin, F., y de la Fuente, M.S. 1993. Les tortues fossiles d'Argentine: Synthèse. *Annales de Paléontologie* 79: 169-232.
- de la Fuente, M.S., Maniel, I., Jannello, J.M., Sterli, J., Garrido, A.C., Garcia, R.A., Salgado, L., Canudo, J.I., y Bolatti, R. 2017. Unusual shell anatomy and osteohistology in a new Late Cretaceous panchelid turtle from northwestern Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 62: 585-601
- de la Fuente M.S., Maniel, I.J., Jannello, J.M., Filippi, L.S., y Cerda, I. 2015. Long-necked chelid turtles from the Campanian of northwestern Patagonia with comments on K/P survivorship of the genus *Yaminuechelys*. *Comptes Rendus Palevol* 14: 563-576.
- de la Fuente M.S., Zacarías, G.G., y Vlachos, E. 2018. A review of the fossil record of South American turtles of the clade Testudinoidea. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 59: 269-286.
- Delany, M.F., y Abercrombie, C.L. 1986. American alligator food habits in northcentral Florida. *The Journal of Wildlife Management* 50: 348-353.
- de Margerie, E., Cubo, J., y Castanet, J. 2002. Bone typology and growth rate: testing and quantifying 'Amprino's rule' in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Comptes rendus biologies* 325: 221-230.
- de Margerie, E.D., Robin, J.P., Verrier, D., Cubo, J., Groscolas, R., y Castanet, J. 2004. Assessing a relationship between bone microstructure and growth rate: a fluorescent labelling study in the king penguin chick (*Aptenodytes patagonicus*). *Journal of Experimental Biology* 207: 869-879.
- de Margerie, E., Sanchez, S., Cubo, J., y Castanet, J. 2005. Torsional resistance as a principal component of the structural design of long bones: comparative multivariate evidence in birds. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and*

- Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists* 282: 49-66.
- Depecker, M., Berge, C., Penin, X., y Renous, S. 2006. Geometric morphometrics of the shoulder girdle in extant turtles (Chelonii). *Journal of Anatomy* 208: 35-45.
- de Ricqlès, A. 1983. Cyclical growth in the long limb bones of a sauropod dinosaur. *Acta Palaeontologica Polonica* 28: 225-232.
- de Ricqlès, A., Meunier, F.J., Castanet, J., y Francillon-Viellot, H. 1991. Comparative microstructure of bone. En: B.B.K. Hall (ed.), *Bone, Bone matrix and bone specific products, Volumen 3*. CRC press, Boca Raton, Florida, pp. 1-78.
- de Ricqlès, A., Bourdon, E., Legendre, L.J., y Cubo, J. 2016. Preliminary assessment of bone histology in the extinct elephant bird *Aepyornis* (Aves, Palaeognathae) from Madagascar. *Comptes Rendus Palevol* 15: 197-208.
- de Ricqlès, A., Padian, K., y Horner, J.R. 2001. The bone histology of basal birds in phylogenetic and ontogenetic perspective. En: J. Gauthier y L.F. Gall, (ed.), *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom*. Peabody Museum of Natural History, Yale University, pp. 411-426.
- de Ricqlès, A., 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.
- Dodson, P. 1975. Functional and ecological significance of relative growth in *Alligator*. *Journal of Zoology* 175: 315-355.
- Ehret, D.J. 2004. [*Skeletochronology as a Method of Aging Oligocene Gopherus Laticuneus and Stylemys Nebrascensis, Using Gopherus Polyphemus as a Modern Analog*. Tesis Doctoral. University of Florida. Estados Unidos, 74 pp. Inédito].
- Ehret, D.J. 2007. Skeletochronology: a method for determining the individual age and growth of modern and fossil tortoises (reptilia: testudines). *Florida Museum of Natural History* 47:49-72.
- Elsley, R. M., y Wink, C.S. 1986. The effects of estradiol on plasma calcium and femoral bone structure in alligators. *Comparative biochemistry and physiology A* 84: 107-110.
- Enlow, D.H. 1963. *Principles of bone remodeling: an account of post-natal growth and remodeling processes in long bones and the mandible*. Charles C. Thomas, Springfield, Illinois, pp. 1-131.
- Enlow, D.H., y Brown, S.O. 1957a. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part II. *The Texas Journal of Science* 9: 184-214.
- Enlow, D.H., y Brown, S.O. 1957b. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part III. *The Texas Journal of Science* 10: 187-230.

- Erickson, G.M. 2005. Assessing dinosaur growth patterns: a microscopic revolution. *Trends in ecology & evolution* 20: 677-684.
- Erickson, G.M., y Brochu, C.A. 1999. How the 'terror crocodile' grew so big. *Nature* 398: 205-206.
- Erickson, G.M., de Ricqlès, A., de Buffrénil, V., Molnar, R.E., y Bayless, M.K. 2003. Vermiform bones and the evolution of gigantism in Megalania-how a reptilian fox became a lion. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 966-970.
- Erickson, G.M., Makovicky, P.J., Currie, P.J., Norell, M.A., Yerby, S.A., y Brochu, C.A. 2004. Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs. *Nature* 430: 772-775.
- Ernst, C.H. 1998. *Geochelone chilensis*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 668: 1-4.
- Farias, I. P., Marioni, B., Verdade, L. M., Bassetti, L., Coutinho, M. E., de Mendonça, S. H., Vieira, T.Q., Magnusson, W.E., y Campos, Z. 2013. Avaliação do risco de extinção do jacaré-do-pantanal *Caiman yacare* (Daudin, 1802) no Brasil. *Biodiversidade Brasileira* 3: 21-30.
- Farmer, C.G., y Sanders, K. 2010. Unidirectional airflow in the lungs of alligators. *Science* 327: 338-340.
- Fawcett, D.W. 1998. *Tratado de Histología Bloom-Fawcett*. (ed). McGraw-Hill, Madrid, 1044 pp.
- Fernández, G.J. 1998. [Ecología reproductiva del ñandú común, *Rhea americana*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 208 pp. Inédito].
- Foote, J.S. 1911. The comparative histology of femoral bones. *Transactions of the American Microscopical Society* 30: 87-140.
- Francillon-Vieillot, H., Arntzen, J.W., y Géraudie, J. 1990a. Age, growth and longevity of sympatric *Triturus cristatus*, *T. marmoratus* and their hybrids (Amphibia, Urodela): a skeletochronological comparison. *Journal of Herpetology* 24: 13-22.
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F. J., Sire, J. Y., Zylberberg, L., y de Ricqlès, A. 1990b. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En: J.G. Carter (ed.), *Skeletal biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*, Volumen 1. Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 471-548.
- Frazer, N.B., Gibbons, J.W., y Greene, J.L. 1990. Exploring Fabens' growth interval model with data on a long-lived vertebrate, *Trachemys scripta* (Reptilia: Testudinata). *Copeia* 1990: 112-118.
- Gaffney, E.S. 1977. The side-necked turtle familia Chelidae: A theory of relationships using sharing characters. *American Museum Novitates* 2620: 1-28.

- Galbraith, D.A., Brooks, R.J., y Obbard, M.E. 1989. The influence of growth rate on age and body size at maturity in female snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Copeia* 1989: 896-904.
- García-Moreno, J., Sorenson, M.D., y Mindell, D.P. 2003. Congruent avian phylogenies inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Journal of Molecular Evolution* 57: 27-37.
- Gasparri, B. 2016. Biología y ecología. En: B. Gasparri y J. Athor (ed.), *El Ñandú (Rhea americana)*. Vazquez Mazzini Editores, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, pp. 65-73.
- Gatesy, S.M. 1991. Hind limb movements of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) and postural grades. *Journal of Zoology* 224: 577-588.
- Gatesy, S.M. 1999. Guineafowl hind limb function. I: Cineradiographic analysis and speed effects. *Journal of Morphology* 240: 115-125.
- Gatesy, S.M., y Biewener, A.A. 1991. Bipedal locomotion: effects of speed, size and limb posture in birds and humans. *Journal of Zoology* 224: 127-147.
- Geneser, F. 2003. *Histología, 3ª Edición*. Editorial Médica Panamericana, España, pp. 813.
- Germain, D., y Laurin, M. 2005. Microanatomy of the radius and lifestyle in amniotes (Vertebrata, Tetrapoda). *Zoologica Scripta* 34: 335-350.
- Gibbons, W.J. 1990. *Life history and ecology of the slider turtle*. (ed.), Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 369.
- Gibbons, J.W., Greene, J.L., y Patterson, K.K. 1982. Variation in reproductive characteristics of aquatic turtles. *Copeia* 1982: 776-784.
- Godoy, P.L., Benson, R.B., Bronzati, M., y Butler, R.J. 2019. The multi-peak adaptive landscape of crocodylomorph body size evolution. *BMC evolutionary biology* 19: 167.
- Gonzalez, R., Gallina, P.A. y Cerda, I.A. 2017. Multiple paleopathologies in the dinosaur *Bonitasaura salgadoi* (Sauropoda: Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 79: 159-170.
- Goshe, L.R., Avens, L., Scharf, F.S., y Southwood, A.L. 2010. Estimation of age at maturation and growth of Atlantic green turtles (*Chelonia mydas*) using skeletochronology. *Marine Biology* 157: 1725-1740.
- Grant, P.G., Buschang, P.H., Drolet, D.W., y Pickerell, C. 1980. Invariance of the relative positions of structures attached to long bones during growth: cross-sectional and longitudinal studies. *Cells Tissues Organs* 107: 26-34.
- Grigg, G., y Kirshner, D. 2015. *Biology and Evolution of Crocodylians*. CSIRO Publishing, Melbourne, Clayton South, pp. 671.

- Guarino, F.M., Andreone, F., y Angelini, F. 1998. Growth and longevity by skeletochronological analysis in *Mantidactylus microtypanum*, a rain-forest anuran from southern Madagascar. *Copeia* 1998: 194-198.
- Haines, R.W. 1938. The primitive form of epiphysis in the long bones of tetrapods. *Journal of Anatomy* 72: 323-343.
- Halliday, T.R., y Verrell, P.A. 1988. Body size and age in amphibians and reptiles. *Journal of Herpetology* 22: 253-265.
- Hammer, D.A. 1969. Parameters of a marsh snapping turtle population Lacreek Refuge, South Dakota. *The Journal of Wildlife Management* 33: 995-1005.
- Hansen, J., Sato, M., Russell, G., y Kharecha, P. 2013. Climate sensitivity, sea level and atmospheric carbon dioxide. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 371: 20120294.
- Head, J.J., Bloch, J.I., Hastings, A.K., Bourque, J.R., Cadena, E.A., Herrera, F.A., David Polly, P., y Jaramillo, C.A. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* 457: 715-717.
- Hemelaar, A.S. y Van gelder, J.J. 1980. Annual growth rings in phalanges of *bufo bufo* (Anura, Amphibia) from the Netherlands and their use for age determination. *Netherlands Journal of Zoology* 30: 129-135.
- Herbst, R. 1971. Esquema estratigráfico de la provincia de Corrientes, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 26: 221-243.
- Hermanson, G., Ferreira, G.S., y Langer, M.C. 2017. The largest Cretaceous podocnemidoid turtle (Pleurodira) revealed by an isolated plate from the Bauru Basin, south-central Brazil. *Historical Biology* 29: 833-840.
- Hernández, O.E. 1997. Reproducción y Crecimiento del Morrocoy, *Geochelone (Chelonoidis) carbonaria* (Spix, 1824)(Reptilia, Testudinidae). *Biollania* 13: 165-183.
- Hieronymus, T.L. 2002. [Microanatomical correlates of muscle attachment and their implications for muscular reconstruction. Tesis doctoral. Montana State University-Bozeman, 99 pp. Inédito].
- Hieronymus, T.L. 2006. Quantitative microanatomy of jaw muscle attachment in extant diapsids. *Journal of Morphology* 267: 954-967.
- Hill, R.V. 2006. Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. *Journal of Morphology* 267: 1441-1460.
- Hill, R.V. 2010. Osteoderms of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the late cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 154-176.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., y Antonelli, A.

2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927-931.
- Horner, J.R., y Padian, K. 2004. Age and growth dynamics of *Tyrannosaurus rex*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271: 1875-1880.
- Horner, J.R., Padian, K., y de Ricqlès, A. 2001. Comparative osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs: developmental and behavioral implications for dinosaurs. *Paleobiology* 27: 39-58.
- Horner, J.R., de Ricqlès, A., y Padian, K. 1999. Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology. *Paleobiology* 25: 295-304.
- Hoyte, D.A., y Enlow, D.H. 1966. Wolff's law and the problem of muscle attachment on resorptive surfaces of bone. *American Journal of Physical Anthropology* 24: 205-213.
- Hua, S., y de Buffrénil, V. 1996. Bone histology as a 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.
- Hurov, J.R. 1986. Soft-tissue bone interface: how do attachments of muscles, tendons, and ligaments change during growth? A light microscopic study. *Journal of Morphology* 189: 313-325.
- Hutchinson, J.R., Felkler, D., Houston, K., Chang, Y.M., Brueggen, J., Kledzik, D., y Vliet, K.A. 2019. Divergent evolution of terrestrial locomotor abilities in extant Crocodylia. *Scientific reports* 9: 1-11.
- Hutton, J.M. 1986. Age determination of living Nile crocodiles from the cortical stratification of bone. *Copeia* 1986: 332-341.
- Hutton, J.M. 1987. Growth and feeding ecology of the Nile crocodile *Crocodylus niloticus* at Ngezi, Zimbabwe. *The Journal of Animal Ecology* 56: 25-38.
- Ims, R.A. 1990. The ecology and evolution of reproductive synchrony. *Trends in ecology & evolution* 5: 135-140.
- Iverson, J.B. 1985. Geographic variation in sexual dimorphism in the mud turtle *Kinosternon hirtipes*. *Copeia* 1985: 388-393.
- Iverson, J.B. 1991. Life history and demography of the yellow mud turtle, *Kinosternon flavescens*. *Herpetologica* 47: 373-395.
- Iverson, J.B., y Smith, G.R. 1993. Reproductive ecology of the painted turtle (*Chrysemys picta*) in the Nebraska Sandhills and across its range. *Copeia* 1993: 1-21.

- Jacobsen, T., y Kushlan, J.A. 1989. Growth dynamics in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Zoology* 219: 309-328.
- Jannello, J.M., Cerda, I.A., y Marcelo, S. 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.
- Jarvis, D.E., Mirarab, S., Aberer, A.J., Li, B., Houde, P., Li, C., Ho, S.Y.W., Faircloth, B.C., Nabholz, B., Howard, J.T., Suh, A., Weber, C.C., da Fonseca, R.R., Li, J., Zhang, F., Li, H., Zhou, L., Narula, N., Liu, L., Ganapathy, G., Boussau, B., Bayzid, Md.S., Zavidovych, V., Subramanian, S., Gabaldón T., Capella-Gutiérrez, S., Huerta-Cepas, J., Rekepalli, B., Munch, K., Schierup, M., Lindow, B., Warren, W.C., Ray, D., Green, R.E., Bruford, M.W., Zhan, X., Dixon, A., Li, S., Li, N., Huang, Y., Derryberry, E.P., Bertelsen, M.F., Sheldon, F.H., Brumfield, R.T., Mello, C.V., Lovell, P.V., Wirthlin, M., Schneider, M.P.C., Prosdocimi, F., Samaniego, J.A., Velazquez, A.M.V., Alfaro-Núñez, A., Campos, P.F., Petersen, B., Sicheritz-Ponten, T., Pas, A., Bailey, T., Scofield, P., Bunce, M., Lambert, D.M., Zhou, Q., Perelman, P., Driskell, A.C., Shapiro, B., Xiong, Z., Zeng, Y., Liu, S., Li, Z., Liu, B., Wu, K., Xiao, J., Yinqi, X., Zheng, Q., Zhang, Y., Yang, H., Wang, J., Smeds, L., Rheindt, F.E., Braun, M., Fjeldsa, J., Orlando, L., Barker, F.K., Jönsson, K.A., Johnson, W., Koepfli, K.P., O'Brien, S., Haussler, D., Ryder, O.A., Rahbek, C., Willerslev, E., Graves, G.R., Glenn, T.C., McCormack, J., Burt, D., Ellegren, H., Alström, P., Edwards, S.V., Stamatakis, A., Mindell, P.D., Cracraft, J., Braun, E.L., Warnow, T., Jun, W., Gilbert, y M.T.P., Zhang, G. 2014. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science* 346: 1320-1331.
- Jasinoski, S.C., Russell, A.P., y Currie, P.J. 2006. An integrative phylogenetic and extrapolatory approach to the reconstruction of dromaeosaur (Theropoda: Eumaniraptora) shoulder musculature. *Zoological Journal of the Linnean Society* 146: 301-344.
- Jayes, A.S., y Alexander, R.M. 1980. The gaits of chelonians: walking techniques for very low speeds. *Journal of Zoology* 191: 353-378.
- Jones, S.J., Boyde, A. 1974. The organization and gross mineralization patterns of the collagen fibres in Sharpey fibre bone. *Cell and tissue research* 148: 83-96.
- Jouve, S., de Muizon, C., Céspedes-Paz, R., Sossa-Soruco, V., y Knoll, S. 2020. The longirostrine crocodyliforms from Bolivia and their evolution through the Cretaceous-Palaeogene boundary. *Zoological Journal of the Linnean Society* 20: 1-35.
- Kennett, R. 1996. Growth models for two species of freshwater turtle, *Chelodina rugosa* and *Eseya dentata*, from the wet-dry tropics of northern Australia. *Herpetologica* 52: 383-395.
- Klevezal, G.A. 1996. *Recording structures of mammals. Determination of age and reconstruction of life history*. CRC Press, Balkema, Rotterdam, pp. 21.

- Klinkhamer, A.J., Wilhite, D.R., White, M.A., y Wroe, S. 2017. Digital dissection and three-dimensional interactive models of limb musculature in the Australian estuarine crocodile (*Crocodylus porosus*). *PLoS One* 12: e0175079.
- 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.
- Kofron, C.P. 1990. The reproductive cycle of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*). *Journal of Zoology* 221: 477-488.
- 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.
- Klein, N., y Sander, P.M. 2007. Bone histology and growth of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus engelhardti* von Meyer, 1837 from the Norian bonebeds of Trossingen (Germany) and Frick (Switzerland). *Special Papers in Palaeontology* 77: 169-206.
- Klein, N., Scheyer, T., y Tütken, T. 2009. Skeletochronology and isotopic analysis of a captive individual of *Alligator mississippiensis* Daudin, 1802. *Fossil Record* 12: 121-131.
- Klinger, R.C., y Musick, J.A. 1992. Annular growth layers in juvenile loggerhead turtles (*Caretta caretta*). *Bulletin of Marine Science* 51: 224-230.
- Lee, A.H. 2004. Histological organization and its relationship to function in the femur of *Alligator mississippiensis*. *Journal of Anatomy* 204: 197-207.
- Lee, A.H., y O'Connor, P.M. 2013. Bone histology confirms determinate growth and small body size in the noasaurid theropod *Masiakasaurus knopfleri*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 865-876.
- Legendre, L.J., Bourdon, E., Scofield, R.P., Tennyson, A.J., Lamrous, H., de Ricqlès, A., y Cubo, J. 2014. Bone histology, phylogeny, and palaeognathous birds (Aves: Palaeognathae). *Biological Journal of the Linnean Society* 112: 688-700.
- 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.
- Lewis, J.C. 1979. Periosteal layers do not indicate ages of sandhill cranes. *The Journal of Wildlife Management* 43: 269-271.
- Liem, K.F., Bemis, W.E., Walker, W.F., y Grande, L. 2001. *Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective*. (ed.), Thomson Learning, Inc., Belmont, pp. 395.
- Litzgus, J.D., y Brooks, R.J. 1998. Growth in a cold environment: body size and sexual maturity in a northern population of spotted turtles, *Clemmys guttata*. *Canadian Journal of Zoology* 76: 773-782.

- Magnusson, W.E., y Lima, A.P. 1991. The ecology of a cryptic predator, *Paleosuchus tigonatus*, in a tropical rainforest. *Journal of Herpetology* 25: 41-48.
- Magnusson, W.E., y Sanaiotti, T.M. 1995. Growth of *Caiman crocodilus crocodilus* in central Amazônia, Brazil. *Copeia* 1995: 498-501.
- Magnusson, W.E., y Taylor, J.A. 1981. Growth of juvenile *Crocodylus porosus* as effected by season of hatching. *Journal of Herpetology* 15: 242-245.
- Maniel, I.J., de la Fuente, M.S., Sterli, J., Jannello, J.M., y Krause, J. M. 2018. New remains of the aquatic turtle *Hydromedusa casamayorensis* (Pleurodira, Chelidae) from the middle Eocene of Patagonia: taxonomic validation and phylogenetic relationships. *Papers in Palaeontology* 4: 537-566.
- Martin, S. 2008. Global diversity of crocodiles (Crocodylia, Reptilia) in freshwater. *Freshwater Animal Diversity Assessment* 595: 587-591.
- Martínez, I., Cartajena, I., y López, P. 2009. Presence of late-Pleistocene Rheidae in the oasis of Calama (second region, Chile). *Current Research in the Pleistocene* 27: 33-35.
- Martinez-Maza, C., Alberdi, M.T., Nieto-Diaz, M., y Prado, J.L. 2014. Life-history traits of the Miocene *Hipparion concudense* (Spain) inferred from bone histological structure. *PLoS One* 9: e103708.
- Mattox, N.T. 1935. Annular rings in the long bones of turtles and their correlation with size. *Papers in Zoology* 28: 255-256.
- Maxwell, E.E., y Larsson, H.C. 2007. Osteology and myology of the wing of the Emu (*Dromaius novaehollandiae*), and its bearing on the evolution of vestigial structures. *Journal of morphology* 268: 423-441.
- McGowan, C. 1982. The wing musculature of the Brown Kiwi *Apteryx australis mantelli* and its bearing on ratite affinities. *Journal of Zoology* 197: 173-219.
- McGuire, R.S., Ourfalian, R., Ezell, K., y Lee, A.H. 2020. Development of limb bone laminarity in the homing pigeon (*Columba livia*). *PeerJ* 8: e9878.
- Meers, M.B. 2003. Crocodylian forelimb musculature and its relevance to Archosauria. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists* 274: 891-916.
- Micucci, P.A., y Waller, T. 1995. Los yacarés en Argentina: hacia un aprovechamiento sustentable. *La conservación y el manejo de caimanes y cocodrilos de América Latina* 1: 81-112.
- Mitchell, J.C. 1988. Population ecology and life histories of the freshwater turtles *Chrysemys picta* and *Sternotherus odoratus* in an urban lake. *Herpetological Monographs* 2: 40-61.
- Mitchell, K.J., Llamas, B., Soubrier, J., Rawlence, N.J., Worthy, T.H., Wood, J., Lee, M.S.Y., y Cooper, A. 2014. Ancient DNA reveals elephant birds and kiwi are sister taxa and clarifies ratite bird evolution. *Science* 344: 898-900.

- Montes, L., Castanet, J., y Cubo, J. 2010. Relationship between bone growth rate and bone tissue organization in amniotes: first test of Amprino's rule in a phylogenetic context. *Animal Biology* 60: 25-41.
- Moore, I.T., Lemaster, M.P., y Mason, R.T. 2000. Behavioural and hormonal responses to capture stress in the male red-sided garter snake, *Thamnophis sirtalis parietalis*. *Animal Behaviour* 59: 529-534.
- Moulton, T.P., Magnusson, W.E., y Melo, M.T.Q. 1999. Growth of *Caiman latirostris* inhabiting a coastal environment in Brazil. *Journal of Herpetology* 33: 479-484.
- Nagy, K.A. 2000. Energy costs of growth in neonate reptiles. *Herpetological Monographs* 14: 378-387.
- Nakajima, Y. 2017. Turtle bone histology illuminate a new perspective on paleoecological reconstruction. *Journal of Fossil Research* 501: 22-27.
- Nakajima, Y., Hirayama, R., y Endo, H. 2014. Turtle humeral microanatomy and its relationship to lifestyle. *Biological Journal of the Linnean Society* 112: 719-734.
- Nelson, R.C., y Bookhout, T.A. 1980. Counts of periosteal layers invalid for aging Canada geese. *The Journal of Wildlife Management* 44: 518-521.
- Nesbitt, S.J. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 2011: 1-292.
- Niles, D.M. 1973. Adaptive variation in body size and skeletal proportions of horned larks of the southwestern United States. *Evolution* 27: 405-426.
- Novas, F.E., Agnolin, F., Brissón Egli, F., y Lo Coco, G.E. 2020. Pectoral Girdle Morphology in Early-Diverging Paravians and Living Ratites: Implications for the Origin of Flight. *American Museum of Natural History; Bulletin of the American Museum of Natural History* 440: 345-353.
- O'Connor, J.K., Wang, M., Zheng, X.T., Wang, X.L., y Zhou, Z.H. 2014. The histology of two female Early Cretaceous birds. *Vertebrata Palasiatica* 52: 112-128.
- Oriozabala, C., Sterli, J., y Ruiz, L.G. 2017. Morphology of the Mid-Sized Tortoises (Testudines: Testudinidae) from the Middle Miocene of Northwestern Chubut (Argentina). *Ameghiniana* 55: 30-54.
- Otero, A. 2018. Forelimb musculature and osteological correlates in Sauropodomorpha (Dinosauria, Saurischia). *PloS one* 13: e0198988.
- Otero, A., Gallina, P.A., y Herrera, Y. 2010. Pelvic musculature and function of *Caiman latirostris*. *The Herpetological Journal* 20: 173-184.
- Padian, K. 2013. Why study the bone microstructure of fossil tetrapods. En: *Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, pp. 1-11.

- Padian, K., de Ricqlès, A., y Horner, J.R. 2001. Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature* 412: 405-408.
- Padian, K., Horner, J.R., y de Ricqlès, A. 2004. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 555-571.
- Padian, K., y Lamm, E.T. 2013. *Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation*. (eds.), University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, pp. 298.
- Parker, W.S. 1984. Immigration and dispersal of slider turtles *Pseudemys scripta* in Mississippi farm ponds. *American Midland Naturalist* 112: 280-293.
- Parrish, J.M. 1987. The origin of crocodylian locomotion. *Paleobiology* 13: 396-414.
- Patnaik, B.K., y Behera, H.N. 1981. Age-determination in the tropical agamid garden lizard, *Calotes versicolor* (Daudin), based on bone histology. *Experimental Gerontology* 16: 295-307.
- Peabody, F.E. 1961. Annual growth zones in living and fossil vertebrates. *Journal of Morphology* 108: 11-62.
- Petermann, H., y Sander, M. 2013. Histological evidence for muscle insertion in extant amniote femora: implications for muscle reconstruction in fossils. *Journal of Anatomy* 222: 419-436.
- Petermann, H., Koch, N.M., y Gauthier, J.A. 2017. Osteohistology and sequence of suture fusion reveal complex environmentally influenced growth in the teiid lizard *Aspidoscelis tigris*-implications for fossil squamates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 475: 12-22.
- Picasso, M.B. 2010. [Crecimiento y desarrollo de los componentes oseos y musculares asociados a la locomoción durante la vida postnatal de *Rhea americana* (Aves: Palaeognathae)] Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, 216 pp. Inédito].
- Picasso, M.B. 2016. Diversity of extinct Rheidae (Aves, Palaeognathae): historical controversies and the new taxonomic status of *Rhea pampeana* Moreno and Mercerat 1891 from the Pleistocene of Argentina. *Historical Biology* 28: 1101-1107.
- Picasso, M.B., y Barbeito, C.G. 2018. Hindlimb bone maturation during postnatal life in the Greater Rhea (*Rhea americana*, Aves, Palaeognathae): Implications for palaeobiological and zooarchaeological interpretations. *Anatomia, histologia, embryologia* 47: 398-404.
- Picasso, M.B., Degrange, F.J., Mosto, M.C., y Tambussi, C.P. 2011. Un individuo juvenil de *Pterocnemia pennata* (Aves, Rheidae) en el Pleistoceno de la Región Pampeana: implicancias ontogenéticas y ambientales. *Revista mexicana de ciencias geológicas* 28: 192-200.

- Picasso, M.B., y Mosto, M.C. 2018. Wing myology of Caracaras (Aves, Falconiformes): muscular features associated with flight behavior. *Vertebrate Zoology* 68:177-190.
- Plummer, M.V. 1977. Activity, habitat and population structure in the turtle, *Trionyx muticus*. *Copeia* 1977: 431-440.
- Pooley, A.C., y Gans, C. 1976. The Nile crocodile. *Scientific American* 234: 114-125.
- Ponton, F., Elżanowski, A., Castanet, J., Chinsamy, A., de Margerie, E., de Ricqlès, A., y Cubo, J. 2004. Variation of the outer circumferential layer in the limb bones of birds. *Acta Ornithologica* 39: 137-140.
- Pratt, I.V., Johnston, J.D., Walker, E., y Cooper, D.M. 2018. Interpreting the three-dimensional orientation of vascular canals and cross-sectional geometry of cortical bone in birds and bats. *Journal of anatomy* 232: 931-942.
- Prieto, A., Martínez-Silvestre, A., Soler, J., Bretones, D., Pascual, E., y Marí, J. 2012. Aportaciones al estudio osteocronológico en un ejemplar de *Testudo hermanni*. *Europe* 57: 934-939.
- Pritchard, P.C.H. 1979. *Encyclopedia of Turtles*. T.F.H. Publications Co., Neptune City, New Jersey, pp. 895.
- Raikow, R.J. 1968. Maintenance behavior of the Common *Rhea*. *The Wilson Bulletin*, 80: 312-319.
- Ray, S., Mukherjee, D., y Bandyopadhyay, S. 2009. Growth patterns of fossil vertebrates as deduced from bone microstructure: case studies from India. *Journal of Biosciences* 34: 661-672.
- Reid, R.E.H. 1984. Primary bone and dinosaurian physiology. *Geological Magazine* 121: 589-598.
- Reid, R.E.H. 1996. Bone histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general, Part I: Introduction: Introduction to bone tissues. *Brigham Young University Geology Studies* 41: 25-72.
- Reilly, S.M., y Blob, R.W. 2003. Motor control of locomotor hindlimb posture in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Experimental Biology* 206: 4327-4340.
- Reilly, S.M., y Elias, J.A. 1998. Locomotion in *Alligator mississippiensis*: kinematic effects of speed and posture and their relevance to the sprawling-to-erect paradigm. *Journal of Experimental Biology* 201: 2559-2574.
- Reilly, S.M., Willey, J.S., Biknevicius, A.R., y Blob, R.W. 2005. Hindlimb function in the alligator: integrating movements, motor patterns, ground reaction forces and bone strain of terrestrial locomotion. *Journal of Experimental Biology* 208: 993-1009.
- Rhodin, A.G. 1985. Comparative chondro-osseous development and growth of marine turtles. *Copeia* 1985: 752-771.

- Richard, E. 1999. Tortugas de las regiones áridas de Argentina: Contribución al conocimiento de las tortugas de las regiones áridas de Argentina (Chelidae y Testudinidae) con especial referencia a los aspectos ecoetológicos, comerciales y antropológicos de las especies del complejo chilensis (*Chelonoidis chilensis* y *C. donosobarrosi*) en la provincia de Mendoza. Monografía especial L.O.L.A. 10: 224 pp.
- Rivera, G., Rivera, A.R., y Blob, R.W. 2011. Hydrodynamic stability of the painted turtle (*Chrysemys picta*): effects of four-limbed rowing versus forelimb flapping in rigid-bodied tetrapods. *Journal of Experimental Biology* 214: 1153-1162.
- Roberts, T.J., Marsh, R.L., Weyand, P.G., y Taylor, C.R. 1997. Muscular force in running turkeys: the economy of minimizing work. *Science* 275: 1113-1115.
- Roberts, E.D., Matlock, C.L., Joanen, T., McNease, L., y Bowen, M. 1988. Bone morphometrics and tetracycline marking patterns in young growing American alligators (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Wildlife Diseases* 24: 67-70.
- Romão, M.F., Santos, A.L.Q., y Lima, F.C. 2013. Anatomia descritiva aplicada a cinesiologia e biomecânica básica dos músculos da cintura peitoral, estilopódio e zeugopódio do jacaré do papo amarelo. *Ciência Rural* 43: 631-638.
- Romer, A.S. 1923. Crocodylian pelvic muscles and their avian and reptilian homologues. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48: 533-552.
- Romito, M.L., Parachu Marco, M.V., y Imhof, A. 2015. Growth and reproduction of *Chelonoidis chilensis* (Reptilia, Testudinidae) in captivity. *Scientia Interfluvius* 6: 64-73
- Rootes, W.L., Chabreck, R.H., Wright, V.L., Brown, B.W., y Hess, T.J. 1991. Growth rates of American alligators in estuarine and palustrine wetlands in Louisiana. *Estuaries* 14: 489.
- Salas-Gismondi, R., Flynn, J.J., Baby, P., Tejada-Lara, J.V., Wesselingh, F.P., y Antoine, P.O. 2015. A Miocene hyperdiverse crocodylian community reveals peculiar trophic dynamics in proto-Amazonian mega-wetlands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282: 20142490.
- Sales, J. 2006. The rhea, a ratite native to South America. *Avian and Poultry Biology Reviews* 17: 105-124.
- Sánchez, R.M., Semeñiuk, M.B., Cassano, M.J., Alcalde, L., Leynaud, G.C., y Moreno, L. 2019. Review of chelid and emydid turtle distributions in southern South America with emphasis on extralimital populations and new records for Argentina. *Herpetological Journal* 29: 219-229.
- Sanchez, S., Dupret, V., Tafforeau, P., Trinajstić, K.M., Ryll, B., Gouttenoire, P. J., Wretman, L., Zylberberg, L., Peyrin, F., y Ahlberg, P.E. 2013. 3D microstructural architecture of muscle attachments in extant and fossil vertebrates revealed by synchrotron microtomography. *PloS one* 8: e56992.

- Sander, P.M., Klein, N., Buffetaut, E., Cuny, G., Suteethorn, V., y Le Loeuff, J. 2004. Adaptive radiation in sauropod dinosaurs: bone histology indicates rapid evolution of giant body size through acceleration. *Organisms Diversity & Evolution* 4: 165-173.
- Santos, S.A., Nogueira, M.S., Pinheiro, M.S., Campos, Z., Magnusson, W.E., y Mourao, G.M. 1996. Diets of *Caiman crocodilus yacare* from different habitats in the Brazilian Pantanal. *Herpetological Journal* 6: 111-117.
- 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
- Schaller, N.U. 2008. *Structural attributes contributing to locomotor performance in the ostrich*. Tesis doctoral. Heidelberg University. Alemania, 148 pp. Inédito].
- Scheyer, T.M., Aguilera, O.A., Delfino, M., Fortier, D.C., Carlini, A.A., Sánchez, R., Carrillo-Briceño, J.D., Quiroz, L., y Sánchez-Villagra, M.R. 2013. Crocodylian diversity peak and extinction in the late Cenozoic of the northern Neotropics. *Nature communications* 4: 1-9.
- Scheyer, T.M., Danilov, I.G., Sukhanov, V.B., y Syromyatnikova, E.V. 2014. The shell bone histology of fossil and extant marine turtles revisited. *Biological Journal of the Linnean Society* 112: 701-718.
- 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, P.M. 2007. Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 1885-1893.
- Schwimmer, D.R. 2002. *King of the crocodylians: the paleobiology of Deinosuchus*. Indiana University Press, Bloomington, pp. 134.
- Scott, J.H. 1957. Muscle growth and function in relation to skeletal morphology. *American journal of physical anthropology* 15: 197-234.
- Semeñiuk, M.B., Sánchez, R.M., Cassano, M.J., Palumbo, E., y Alcalde, L. 2019. Abundance and Population Structure of *Hydromedusa tectifera* Cope 1869 in a Highly Anthropogenic Environment in Argentina. *Chelonian Conservation and Biology* 18: 24-31.
- Sena, M.V., Andrade, R.C., Sayão, J.M., y Oliveira, G.R. 2018. Bone microanatomy of *Pepesuchus deiseae* (Mesoeucrocodylia, Peirosauridae) reveals a mature individual from the Upper Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research* 90: 335-348.
- Sexton, O.J. 1959. A method of estimating the age of painted turtles for use in demographic studies. *Ecology* 40: 716-718.
- Smirina, E.M. 1994. Age determination and longevity in amphibians. *Gerontology* 40: 133-146.

- Smith, N.A., y Clarke, J.A. 2015. Systematics and evolution of the Pan-Alcidae (Aves, Charadriiformes). *Journal of Avian Biology* 46: 125-140.
- Snover, M.L., Avens, L., y Hohn, A.A. 2007. Back-calculating length from skeletal growth marks in loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. *Endangered Species Research* 3: 95-104.
- Snover, M.L., y Hohn, A.A. 2004. Validation and interpretation of annual skeletal marks in loggerhead (*Caretta caretta*) and Kemp's ridley (*Lepidochelys kempii*) sea turtles. *Fishery Bulletin* 102: 682-692.
- Snover, M.L., y Rhodin, A.G. 2007. Comparative ontogenetic and phylogenetic aspects of chelonian chondro-ossious growth and skeletochronology. En: *The biology of turtles*. CRC Press, Boca Raton. pp. 17-43.
- Souza, F.L., y Abe, A.S. 1997. Population structure, activity, and conservation of the Neotropical freshwater turtle, *Hydromedusa maximiliani*, in Brazil. *Chelonian Conservation and Biology* 2: 521-525.
- Spencer, R.J. 2002. Growth patterns of two widely distributed freshwater turtles and a comparison of common methods used to estimate age. *Australian Journal of Zoology* 50: 477-490.
- Suzuki, D., Murakami, G., y Minoura, N. 2002. Histology of the bone-tendon interfaces of limb muscles in lizards. *Annals of Anatomy-Anatomischer Anzeiger* 184: 363-377.
- Suzuki, D., Murakami, G., y Minoura, N. 2003. Crocodilian bone-tendon and bone-ligament interfaces. *Annals of Anatomy-Anatomischer Anzeiger* 185: 425-433.
- Suzuki, H.K. 1963. Studies on the osseous system of the slider turtle. *Annals of the New York Academy of Sciences* 109: 351-410.
- Starck, J.M., y Chinsamy, A. 2002. Bone microstructure and developmental plasticity in birds and other dinosaurs. *Journal of Morphology* 254: 232-246.
- Stazonelli, J.C., Cabrera, P., y Scrocchi, G. 2020. Tortuga terrestre *Chelonoidis chilensis*. *Universo Tucumano* 52: 1-24.
- Stein, M., Hayashi, S., y Sander, P.M. 2013. Long bone histology and growth patterns in ankylosaurs: implications for life history and evolution. *PLoS One* 8: e68590.
- Sterli, J., y de la Fuente, M.S. 2013. New evidence from the Palaeocene of Patagonia (Argentina) on the evolution and palaeo-biogeography of Meiolaniformes (Testudinata, new taxon name). *Journal of Systematic Palaeontology* 11: 835-852.
- Talevi, M. 2010. [Estudio paleohistológico de reptiles marinos de Patagonia (*Plesiosauria*, *Mosasauria*, *Ichthyosauria*, *Chelonia*): aspectos fisiológicos y paleoecológicos implicados. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, pp. 264. Inédito].

- Tambussi, C., y Noriega, J.I. 1996. Summary of the avian fossil record from southern South America. *Muenchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 245-264.
- Thorbjarnarson, J.B. 1996. Reproductive characteristics of the order Crocodylia. *Herpetologica* 52: 8-24.
- Tinkle, D.W. 1961. Geographic variation in reproduction, size, sex ratio and maturity of *Sternothaerus odoratus* (Testudinata: Chelydridae). *Ecology* 42: 68-76.
- Trauth, S.E., y Worley, H.J. 1997. Skeletochronological Study of Adult Spiny Softshell Turtles (*Apalone spinifera*) from Northeastern Arkansas. *Journal of the Arkansas Academy of Science* 51: 169-173.
- Tucker, A.D. 1997. Validation of skeletochronology to determine age of freshwater crocodiles (*Crocodylus johnstoni*). *Marine and Freshwater Research* 48: 343-351.
- Tucker, M.E., y Benton, M.J. 1982. Triassic environments, climates and reptile evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 40: 361-379.
- Tumarkin-Deratzian, A.R. 2007. Fibrolamellar bone in wild adult *Alligator mississippiensis*. *Journal of Herpetology* 41: 341-345.
- Tumarkin-Deratzian, A.R., Vann, D.R., y Dodson, P. 2006. Bone surface texture as an ontogenetic indicator in long bones of the Canada goose *Branta canadensis* (Anseriformes: Anatidae). *Zoological Journal of the Linnean society* 148: 133-168.
- Turvey, S.T., Green, O.R., y Holdaway, R.N. 2005. Cortical growth marks reveal extended juvenile development in New Zealand moa. *Nature* 435: 940-943.
- Tutiempo Network, S.L.ES. 2019. Climate information for all countries of the world with historical data. <https://www.tutiempo.net/clima/ws-875930.html> (accessed 3 October 2019).
- van Dijk, P.P., Iverson, J.B., Rhodin, A.G., Shaffer, H.B., y Bour, R. 2014. Turtles of the world: annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution with maps, and conservation status. *Chelonian research monographs* 5: 329-479.
- Verdade, L.M., Larriera, A., y Piña, C.I. 2010. Broad-snouted Caiman *Caiman latirostris*. Crocodiles Status Survey and Conservation Action Plan. (eds.), Manolis SC, Stevenson C. 2010, *Crocodile Specialist Group, Darwin*, pp. 18-22.
- Verdade, L.M., y Sarkis, F. 1998. Age at first reproduction in captive *Caiman latirostris* (broad-snouted caiman). *Herpetological Review* 29: 227.
- Vermeij, G.J. 2016. Gigantism and its implications for the history of life. *PLoS One* 11: e0146092.
- Vlachos, E., y Rabi, M. 2018. Total evidence analysis and body size evolution of extant and extinct tortoises (Testudines: Cryptodira: Pan-Testudinidae). *Cladistics* 34: 652-683.
- Walker, W.F. 1973. The locomotor apparatus of Testudines. En: C. Gans y F.H. Pough (ed.), *Biology of the Reptilia, Volumen 13*. Academic Press, New York, pp. 1-99.

- Waller, T., Micucci, P., y Richard, E. 1989. Preliminary Results of the Research on Biology, Ecology and Conservation of the *Chelonoidis chilensis* (Sensu Lato) Gray, 1870 Tortoise in Argentina. *Buenos Aires: Proyecto Tortuga, Fundación Vida Silvestre Argentina*, 43 pp.
- Washburn, S.L. 1947. The relation of the temporal muscle to the form of the skull. *The Anatomical Record* 99: 239-248.
- Waskow, K., y Mateus, O. 2017. Dorsal rib histology of dinosaurs and a crocodylomorph from western Portugal: skeletochronological implications on age determination and life history traits. *Comptes Rendus Palevol* 16: 425-439.
- Watanabe, J. 2018. Ontogeny of macroscopic morphology of limb bones in modern aquatic birds and their implications for ontogenetic ageing. *Contribuciones del MACN* 7: 183-220.
- Webb, G.J.W., Manolis, S.C., y Buckworth, R. 1983. *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River area N. T., III.*Part II. Growth, movement and the population age structure. *Australian wildlife research* 10: 383-401.
- Webb, G.J.W., Messel, H., Crawford, J., y Yerbury, M.J. 1978. Growth rates of *Crocodylus porosus* (Reptilia: Crocodylia) from Arnhem Land, northern Australia. *Wildlife Research* 5: 385-399.
- Werning, S.A. 2013. [Evolution of bone histological characters in amniotes, and the implications for the evolution of growth and metabolism. Tesis doctoral. University of California, 453 pp. Inédito].
- Wilbur, H.M. 1975. A growth model for the turtle *Chrysemys picta*. *Copeia* 1975: 337-343.
- Wilkinson, P.M., Rainwater, T.R., Woodward, A.R., Leone, E.H., y Carter, C. 2016. Determinate growth and reproductive lifespan in the American alligator (*Alligator mississippiensis*): evidence from long-term recaptures. *Copeia* 104: 843-852.
- Wilkinson, P.M., y Rhodes, W.E. 1997. Growth rates of American alligators in coastal South Carolina. *The Journal of Wildlife Management* 61: 397-402.
- Willey, J.S., Biknevicius, A.R., Reilly, S.M., y Earls, K.D. 2004. The tale of the tail: limb function and locomotor mechanics in *Alligator mississippiensis*. *Journal of experimental biology* 207: 553-563.
- Wink, C.S., y Elsey, R.M. 1986. Changes in femoral morphology during egg-laying in *Alligator mississippiensis*. *Journal of Morphology* 189: 183-188.
- Wink, C.S., Elsey, R.M., y Hill, E.M. 1987. Changes in femoral robusticity and porosity during the reproductive cycle of the female alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Morphology* 193: 317-321.
- 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.N., Horner, J.R., y Farlow, J.O. 2014. Quantification of intraskeletal histovariability in *Alligator mississippiensis* and implications for vertebrate osteohistology. *PeerJ* 2: e422.
- Woodward, H., Padian, K., y Lee, A.H. 2013. Skeletochronology. En: *Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation* University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, pp. 195-215.
- Zacarías, G.G., de la Fuente, M.S., Fernández, M.S., y Zurita, A.E. 2013. Nueva especie de tortuga terrestre gigante del género *Chelonoidis* Fitzinger, 1835 (Cryptodira: Testudinidae), del Miembro inferior de la Formación Toropí/Yupoí (Pleistoceno tardío/Lujanense), Bella Vista, Corrientes, Argentina. *Ameghiniana* 50: 298-318.
- Zachos, J.C., Dickens, G.R., y Zeebe, R.E. 2008. An Early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451: 279-283.
- Zachos, J.C., Shackleton, N.J., Revenaugh, J.S., Pälike, H., y Flower, B.P. 2001. Climate response to orbital forcing across the Oligocene-Miocene boundary. *Science* 292: 274-278.
- Zug, G.R. 1971. Buoyancy, locomotion, morphology of the pelvic girdle and hindlimb, and systematics of cryptodiran turtles. Miscellaneous publications. *Museum of Zoology, University of Michigan* 142: 1-98.
- Zug, G.R. 1991. Age determination in turtles. *Society for Study of Amphibians and Reptiles. Herpetological Circular* 20: 1-28.
- Zug, G.R., Wynn, A.H., y Ruckdeschel, C. 1986. Age determination of loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, by incremental growth marks in the skeleton. *Smithsonian contributions to Zoology* 427: 1-34.

TRABAJO DE TESIS DOCTORAL

**MICROESTRUCTURA ÓSEA DEL ESQUELETO
POSTCRANEAL EN SAURÓPSIDOS VIVIENTES
(ARCHOSAURIA Y TESTUDINES):
IMPLICANCIAS EN ESTUDIOS
PALEOHISTOLÓGICOS Y PALEOBIOLÓGICOS**

MARIA EUGENIA PEREYRA

2020

DIRECTORES: PAULA BONA E IGNACIO CERDA

TOMO II

TOMO II

FIGURAS.....1

Figuras Capítulo I

Figuras I 1.....2

Figuras I 2.....4

Figuras I 3.....6

Figuras I 4.....8

Figuras I 5.....9

Figuras Capítulo II

Figuras II 1.....12

Figuras II 2.....14

Figuras II 3.....16

Figuras II 4.....18

Figuras II 5.....20

Figuras II 6.....22

Figuras II 7.....24

Figuras II 8.....26

Figuras II 9.....28

Figuras II 10.....30

Figuras II 11.....32

Figuras II 12.....34

Figuras II 13.....36

Figuras II 14.....38

Figuras II 15.....40

Figuras II 16.....42

Figuras II 17.....44

Figuras II 18.....46

Figuras II 19.....48

Figuras II 20.....50

Figuras II 21.....52

Figuras II 22.....54

Figuras II 23.....56

Figuras Capítulo III

Figuras III 1.....58

Figuras III 2.....60

Figuras III 3.....	62
Figuras III 4.....	64
Figuras III 5.....	66
Figuras III 6.....	68
Figuras III 7.....	70
Figuras III 8.....	72
Figuras III 9.....	74
Figuras III 10.....	76
Figuras III 11.....	78
Figuras III 12.....	80
Figuras III 13.....	82
Figuras III 14.....	84
Figuras III 15.....	86
Figuras III 16.....	88
Figuras III 17.....	90
Figuras III 18.....	92
Figuras III 19.....	94

Figuras Capítulo IV

Figuras IV 1.....	96
Figuras IV 2.....	98
Figuras IV 3.....	100
Figuras IV 4.....	102
Figuras IV 5.....	104
Figuras IV 6.....	106
Figuras IV 7.....	108
Figuras IV 8.....	110

TABLAS..... 112

Tablas Capítulo I

Tablas I 1.....	113
Tablas I 2.....	117
Tablas I 3.....	119
Tablas I 4.....	121

Tablas Capítulo II

Tablas II 1.....	123
Tablas II 2.....	127
Tablas II 3.....	133
Tablas II 4.....	134

Tablas II 5.....	143
Tablas II 6.....	145
Tablas II 7.....	148

Tablas Capítulo III

Tablas III 1.....	151
Tablas III 2.....	154
Tablas III 3.....	161
Tablas III 4.....	162
Tablas III 5.....	169
Tablas III 6.....	171
Tablas III 7.....	172
Tablas III 8.....	175

Tablas Capítulo IV

Tablas IV 1.....	177
Tablas IV 2.....	179

Figuras

Figura I 1 Preparación de moldes y calcos para materiales fósiles realizados en esta tesis: A, huesos con anillo de masilla epoxi de dos componentes. B, vista transversal del primer corte realizado en los materiales para la extracción de la sección de hueso para realizar el corte histológico de dicha sección. C, armado de base de plastilina para realizar el molde de silicona. D, calcos de resina acrílica y material original. E, pegado de calco en el material original para que no pierda información macroscópica.



Figura I 2. Elementos del esqueleto postcraneal muestreados en este trabajo. Las líneas rectas indican la posición donde se tomaron los cortes delgados: A, huesos de tortugas (MLPR-6402): 1, séptima vértebra cervical; 2, escápula; 3, acromion; 4, húmero; 5, ulna; 6, radio; 7, cintura pélvica; 8, fémur; 9, tibia; 10, fíbula. B, huesos de caimanes (MLPR-6772): 1, vértebra cervical; 2, vértebra troncal; 3, vértebra caudal; 4, costilla cervical; 5, chevron; 6, costilla troncal; 7, coracoides; 8, escápula; 9, ulna; 10, radio; 11, húmero; 12, pubis; 13, osteodermo; 14, ilion; 15, isquion; 16, tibia; 17, fíbula; 18, fémur. C, huesos de aves (MLP-897): 1, escápula y coracoides; 2, radio; 3, ulna; 4, húmero; 5, tibiotarso; 6, fíbula; 7, fémur.; 8, isquion y pubis.



Figura I 3. Pasos seguidos en la técnica petrográfica para cortes histológicos. A, inclusión en masilla epoxi. B y C, inclusión en resina. D, primer corte de los tacos. E, pulido. F, impregnación. G y H, montaje. I, último corte y pulido final.



Figura I 4. Conteo de marcas de crecimiento y cálculo de tasa de crecimiento: A, conteo de marcas de crecimiento desde la cavidad medular al margen subperiosteal. B, dibujo del recorrido completo de cada una de las marcas de crecimiento. Los diferentes colores de las líneas son solo de uso ilustrativo. C, determinación del centro geométrico y a partir de este, el trazado de líneas hacia cada una de las principales áreas (anterior, posterior, lateral y medial).

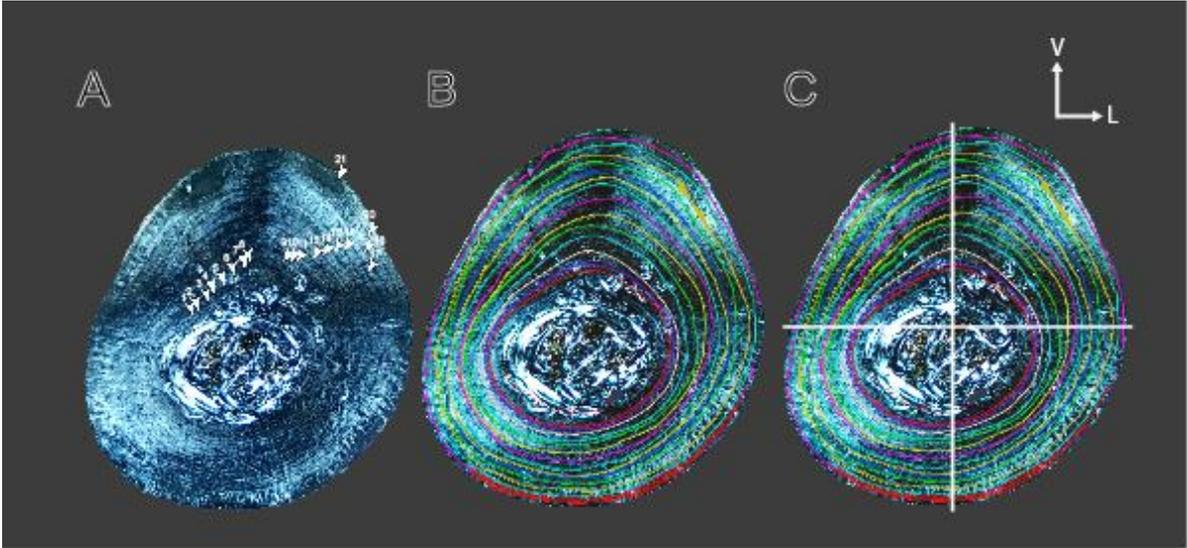


Figura I 5. Análisis miológico: A, disección e identificación de la musculatura apendicular. B, mapeo de la musculatura en el material óseo y su correspondiente digitalización. C, toma de medición del ángulo de inclinación de las fibras de Sharpey.

A



B



C

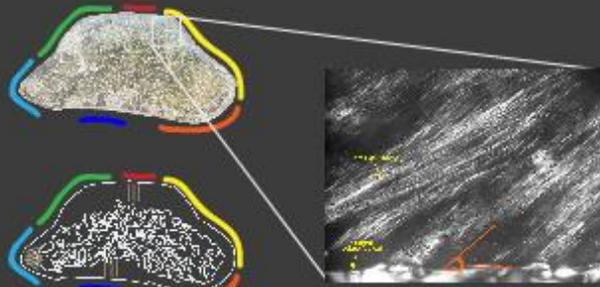


Figura II 1. Distribución de *Phrynops hilarii* en la actualidad basado en van Dijk et al. (2014). Las estrellas indican la localidad de donde provienen los materiales de especímenes actuales estudiados en esta tesis. La estrella azul corresponde al ejemplar MLPR-6402. La estrella verde indica la localidad correspondiente al ejemplar MLPR-6443.

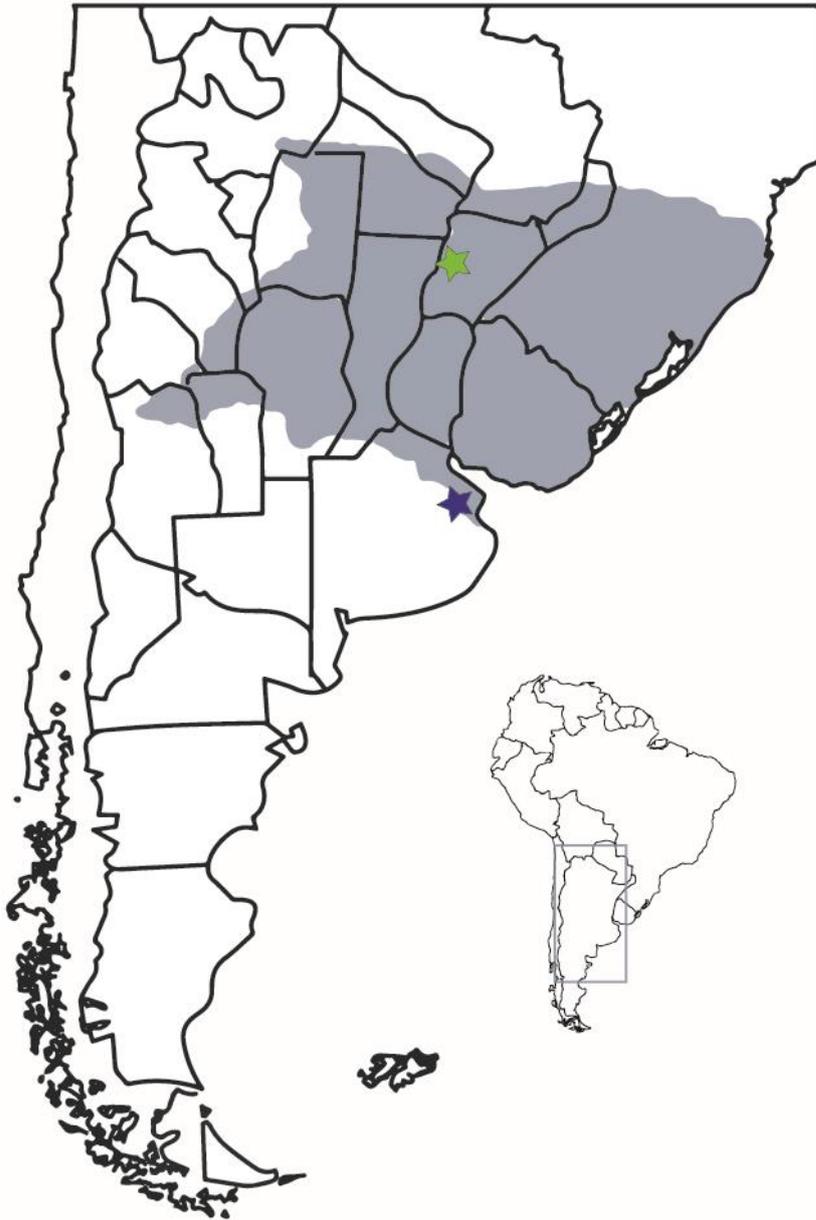


Figura II 2. Distribución de *Hydromedusa tectifera* en la actualidad basado en van Dijk et al. (2014) y Semeñiuk et al. (2019). Las estrellas indican la localidad de donde provienen los materiales estudiados en esta tesis. La estrella azul corresponde a los ejemplares actuales MLPR-6747 y MLPR-6411. La estrella amarilla indica la localidad correspondiente a los ejemplares fósiles *Yaminuchelys maior* MLP-14-9-23-1 y MEF-599. La estrella roja indica la localidad correspondiente al ejemplar fósil *Yaminuchelys* aff. *maior* MAU-Pv-PR-455.

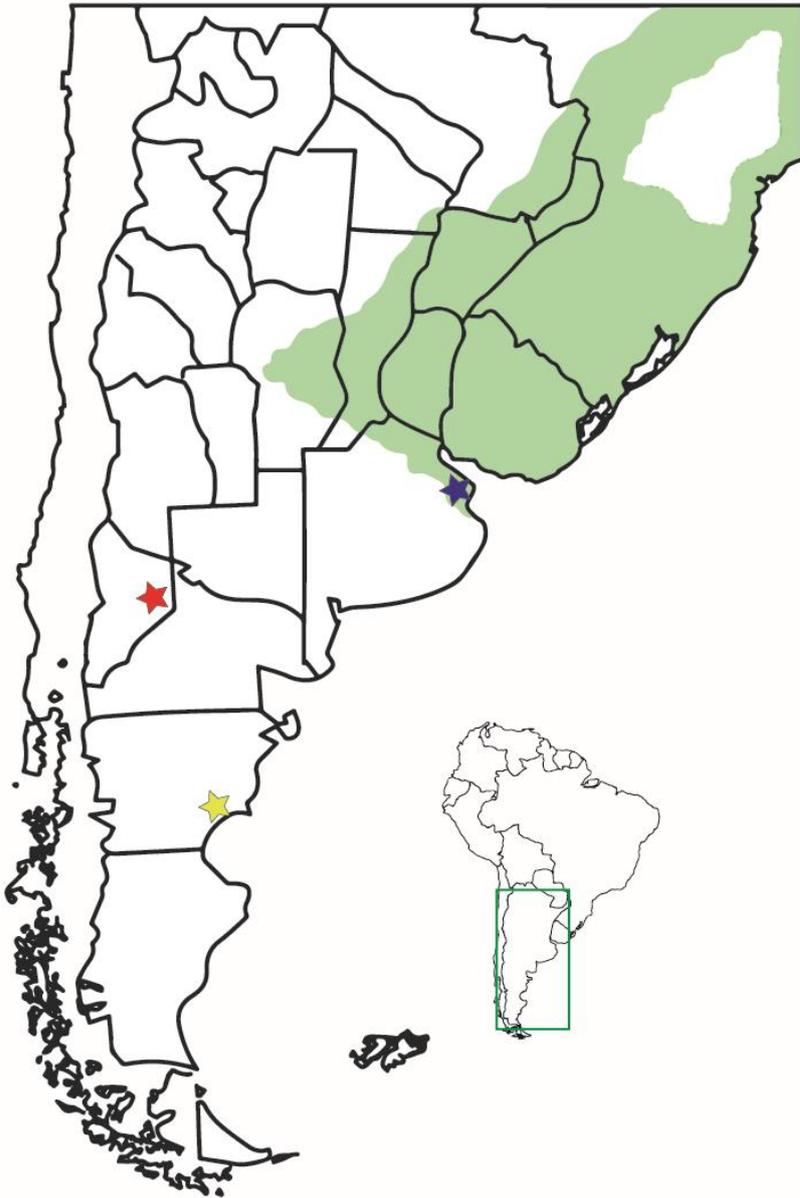


Figura II 3. Hipótesis filogenéticas alternativas basadas en caracteres morfológicos mostrando las relaciones de los quélidos de cuello largo (Pleurodira). Ambas recuperan dos hipótesis alternativas: la monofilia del clado quélido sudamericano (A) y la monofilia de las tortugas quélidos de cuello largo (B) (Tomado de Maniel et al., 2018). En negrita se marcan las especies que se estudiaron.

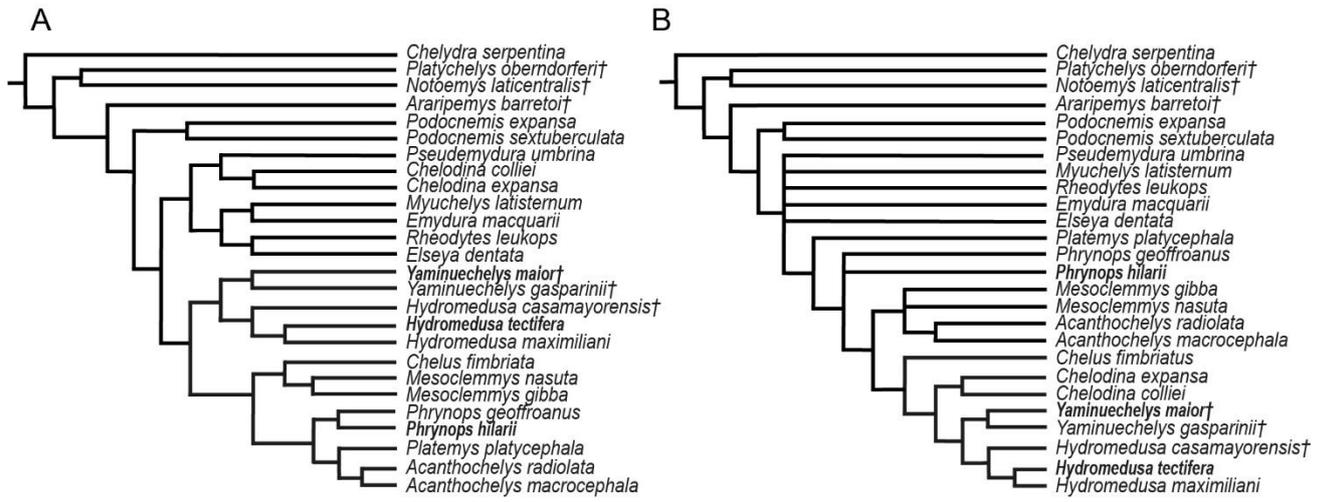


Figura II 4. Distribución de *Chelonoidis chilensis* en la actualidad basado en van Dijk et al. (2014) y Stazonelli et al. (2020). La estrella amarilla indica la localidad correspondiente de ejemplar fósil de *Chelonoidis gringorum* MPEF-PV-10920 estudiado en esta tesis.



Figura II 5. Hipótesis filogenética obtenida a partir de datos morfológicos de testudines de América del Sur. Las líneas continuas indican ubicaciones bien soportadas y las discontinuas indican ubicaciones tentativas (tomado de la Fuente et al., 2018).

A

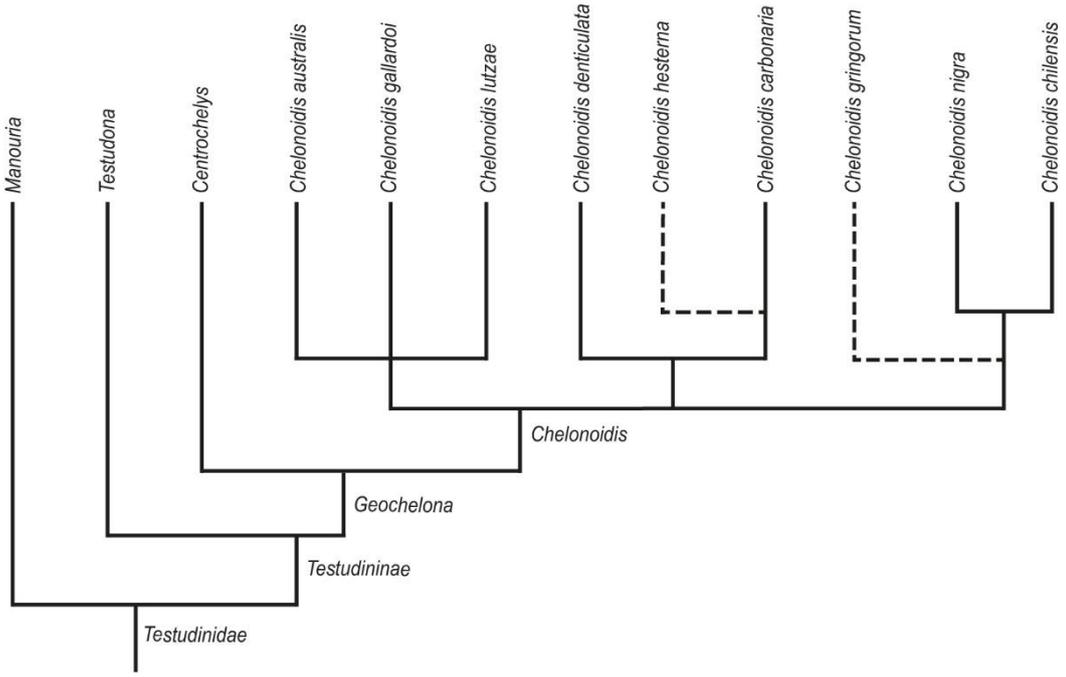


Figura II 6. Cortes histológicos de *Phrynops hilarii*: ejemplar juvenil, MLPR-6443 (B,C,G,I,J,L,M), ejemplar adulto, MLPR-6402 (A,D,E,F,H,K,). A, área dorsal de la 7ma vértebra cervical. B, área ventral de la 7ma vértebra cervical. C, área medial de la escápula. D, área lateral de la escápula. E y F, área medial de la escápula. G, área medial de la escápula. H, área posterior de la escápula. I, área ventral del acromion. J, área dorsal del acromion. K, área dorsal del acromion. L, área ventral del coracoides. M, área anterior del coracoides. Abreviaturas: CVL: canal vascular longitudinal; CVR: canal vascular radial; ER: espacio de reabsorción; FS: fibras de Sharpey; L: tejido lamelar; PL: tejido pseudolamelar. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (C,F), Luz polarizada (B,D,G,H,J,K,M), Luz polarizada y filtro lambda (A,E,I,L).

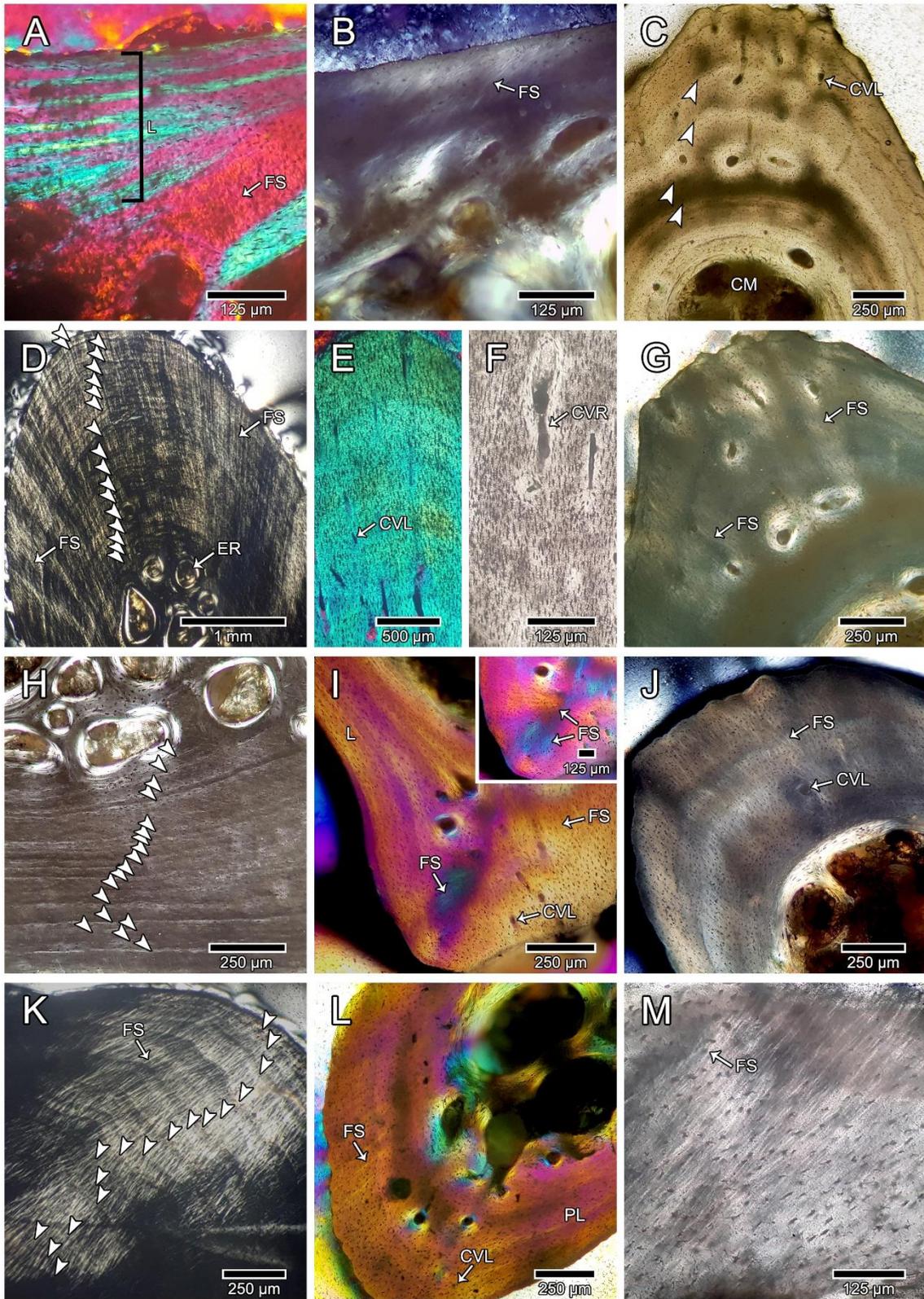


Figura II 7. Cortes histológicos de *Phrynops hilarii*: ejemplar juvenil, MLPR-6443 (B,D,E,K), ejemplar adulto, MLPR-6402 (A,C,F,G-J,L,M). A, área dorsal del coracoides. B, área dorsal de la metáfisis proximal del húmero. C, área dorsal de la metáfisis proximal del húmero. D, área ventral de la metáfisis proximal del húmero. E, F y G, área lateral de la diáfisis del húmero. H, área dorsal de la metáfisis distal del húmero. I, área dorsal de la diáfisis de la ulna. J, área lateral de la diáfisis de la ulna. K, área lateral de la diáfisis de la ulna. L, diáfisis del radio. M, área lateral de la diáfisis del radio. Abreviaturas: CM: cavidad medular; CVL: canal vascular longitudinal; ER: espacio de reabsorción; FS: fibras de Sharpey; L: tejido lamelar; PL: tejido pseudolamelar. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (B,C,E,F,M), Luz polarizada (A,D,G,H,J,K), Luz polarizada con filtro lambda (I,L).

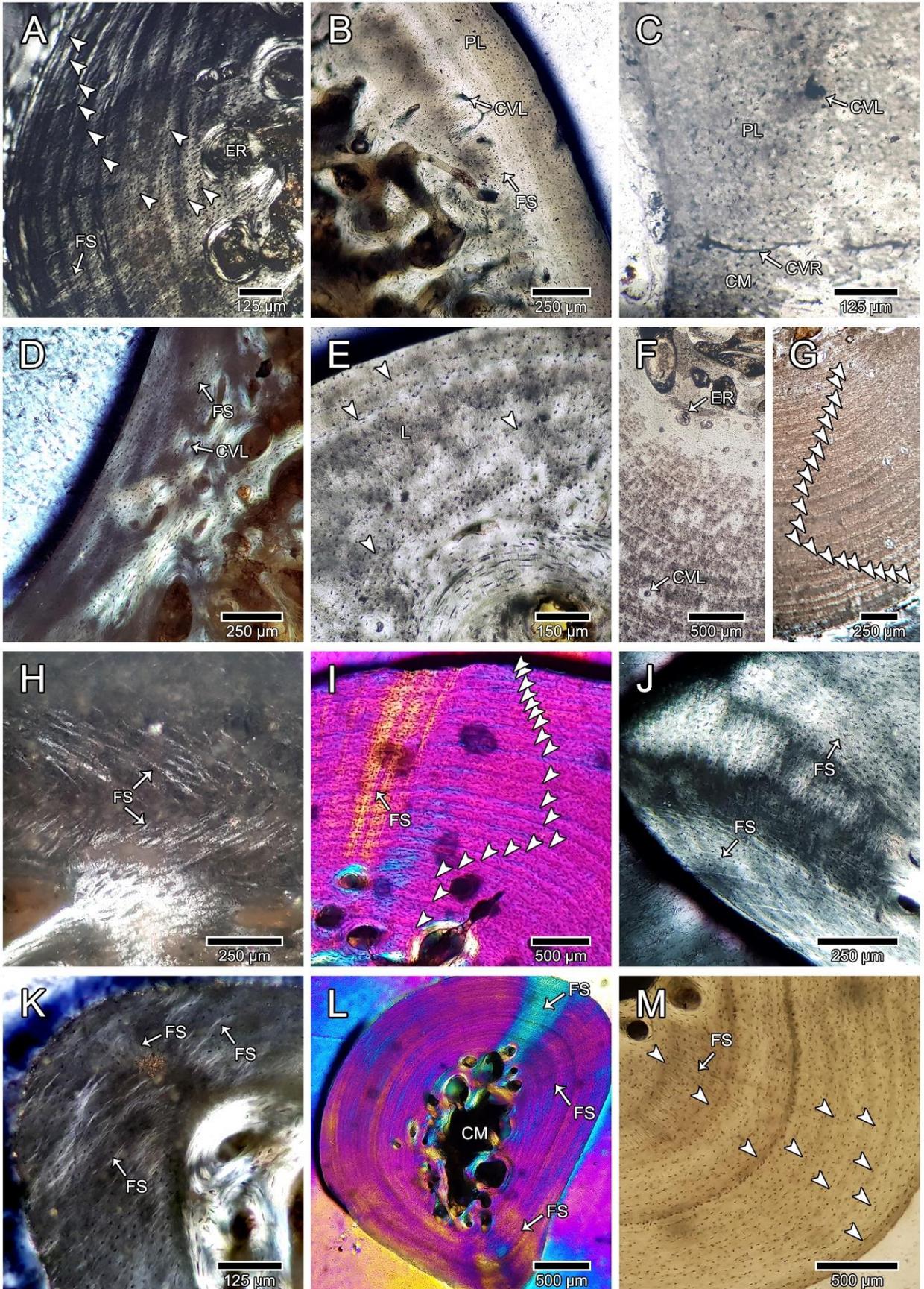


Figura II 8. Cortes histológicos de *Phrynops hilarii*: ejemplar juvenil, MLPR-6443 (A,I,J,P), ejemplar adulto, MLPR-6402 (B-H,K-O). A, diáfisis del radio. B, área lateral del ilion. C, área postero-lateral del ilion. D, área medial del isquion. E, área medial del isquion. F, área antero-medial del isquion. G, área medial del pubis. H, área medial del pubis. I, área dorsal de la metáfisis proximal del fémur. J, área dorso-lateral de la metáfisis proximal del fémur. K, área ventral de la metáfisis proximal del fémur. L, área dorsal de la metáfisis proximal del fémur. M, área ventral de la metáfisis proximal del fémur. N, área ventro-lateral de la metáfisis proximal del fémur. O, área dorso-lateral de la metáfisis proximal del fémur. P, área dorsal de la diáfisis del fémur. Abreviaturas: CM: cavidad medular; CVL: canal vascular longitudinal; CVR: canal vascular radial; ER: espacio de reabsorción; FS: fibras de Sharpey; L: tejido lamelar; PLcr: tejido pseudolamelar cruzado. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (A,D,H,L-N), Luz polarizada (O,P), Luz polarizada con filtro lambda (B-K).

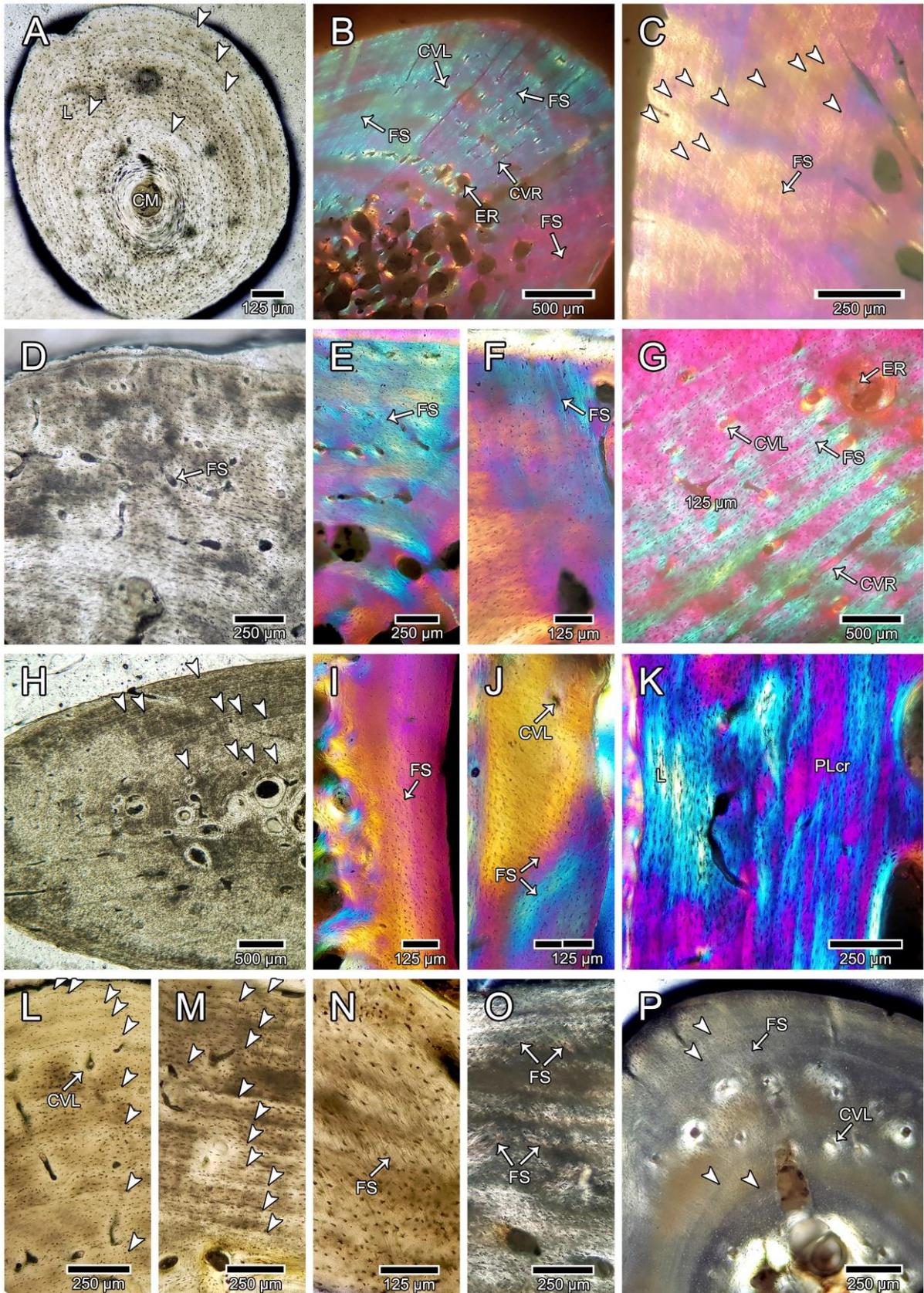


Figura II 9. Cortes histológicos de *Phrynops hilarii*: ejemplar adulto, MLPR-6402 (A-C,E,F,H,I), ejemplar juvenil, MLPR-6443 (D,G). A, área ventral de la diáfisis del fémur. B, área ventro-lateral de la diáfisis del fémur. C, área medial de la metáfisis distal del fémur. D, área medial de la diáfisis de la tibia. E, área dorsal de la diáfisis de la tibia. F, área lateral de la diáfisis de la tibia. G, área medial de la diáfisis de la fibula. H, área lateral de la diáfisis de la fibula. I, área ventral de la diáfisis de la fibula. Abreviaturas: CM: cavidad medular; CVL: canal vascular longitudinal; CVR: canal vascular radial; FS: fibras de Sharpey; L: tejido lamelar. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (A,E,G,H), Luz polarizada (F), Luz polarizada con filtro lambda (B-D,I).

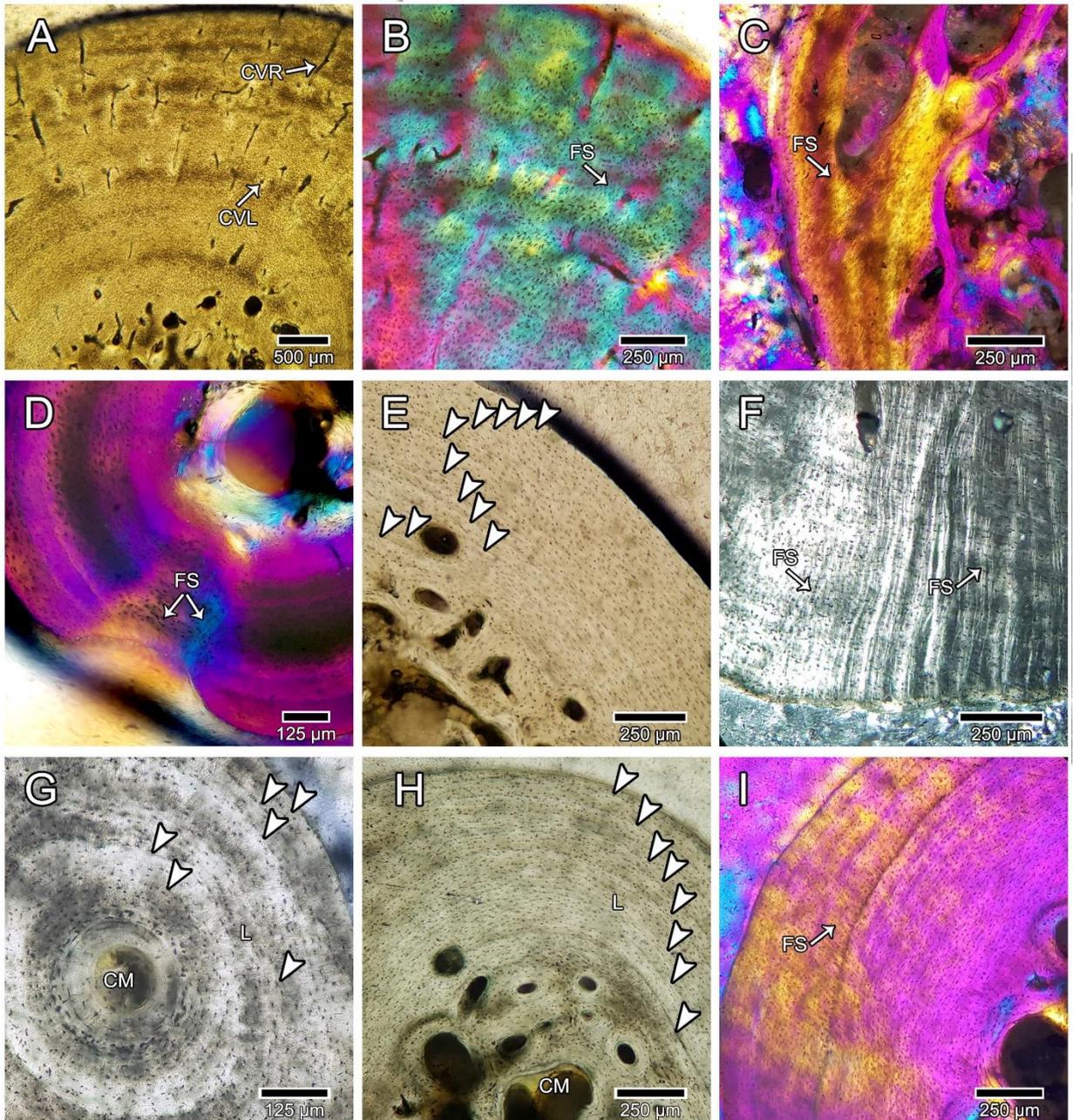


Figura II 10 cortes histológicos de *Hydromedusa tectifera*: ejemplar juvenil, MLPR-6747 (A,C,E,H,J,L), ejemplar adulto, MLPR-6411 (B,D,F,G,I,K,M). A, área dorsal de la 7ma vértebra cervical. B, área dorsal de la 7ma vértebra cervical. C, área anterior de la escápula. D, área posterior de la escápula. E, Acromion. F, área posterior del acromion. G, área dorsal del acromion. H, área posterior del coracoides. I, área dorsal del coracoides. J y K, área dorsal de la metáfisis proximal del humero. L, diáfisis del humero. M, área ventral de la diáfisis del humero. Abreviaturas: CM: cavidad medular; CVL: canal vascular longitudinal; CVR: canal vascular radial; ER: espacio de reabsorción; FS: fibras de Sharpey; L: tejido lamelar; PL: tejido pseudolamelar. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (A,B,C,E,G-L), Luz polarizada (D,M), Luz polarizada con filtro lambda (F).

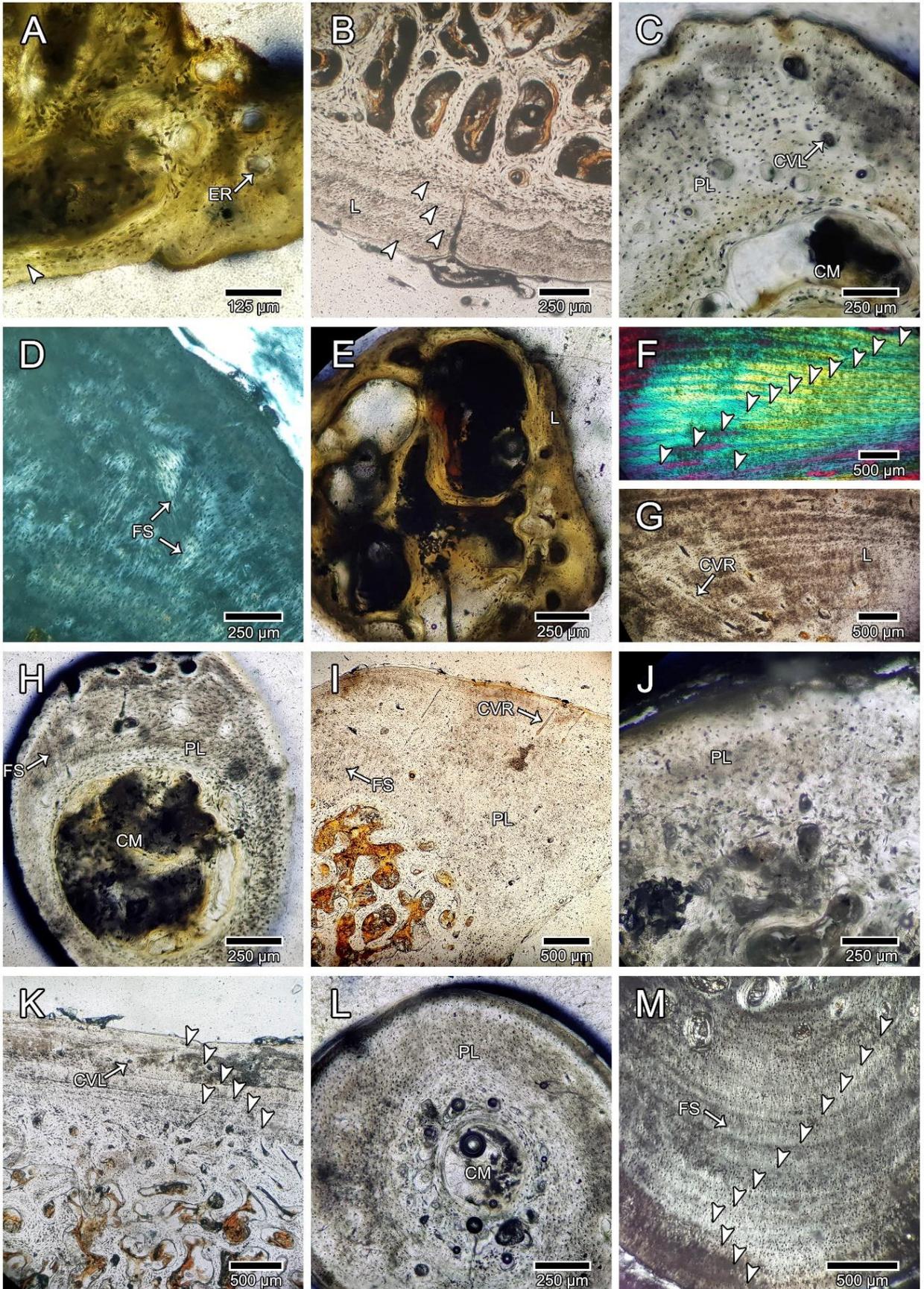


Figura II 11. Cortes histológicos de *Hydromedusa tectifera*: ejemplar juvenil, MLPR-6747 (A,C,E,G,I,K), ejemplar adulto, MLPR-6411 (B,D,F,H,J,L). A y B, área ventral de la metafisis distal del humero. C y D, diáfisis de la ulna. E, Radio. F, área medial de la diáfisis de la ulna. G, área lateral del ilion. H, área postero-medial del ilion. I área lateral del isquion. J, área medial del isquion. K, pubis. L, área lateral del pubis. Abreviaturas: CM: cavidad medular; CVL: canal vascular longitudinal; ER: espacio de reabsorción; FS: fibras de Sharpey; L: tejido lamelar; Os: osteona secundaria. Las flechas blancas indican marcas de crecimiento; la flecha roja indica doble marca de crecimiento. Luz normal (A,B,D,G-J), Luz polarizada con filtro lambda (C,K,L), Luz polarizada con nicoles cruzados (E,F).

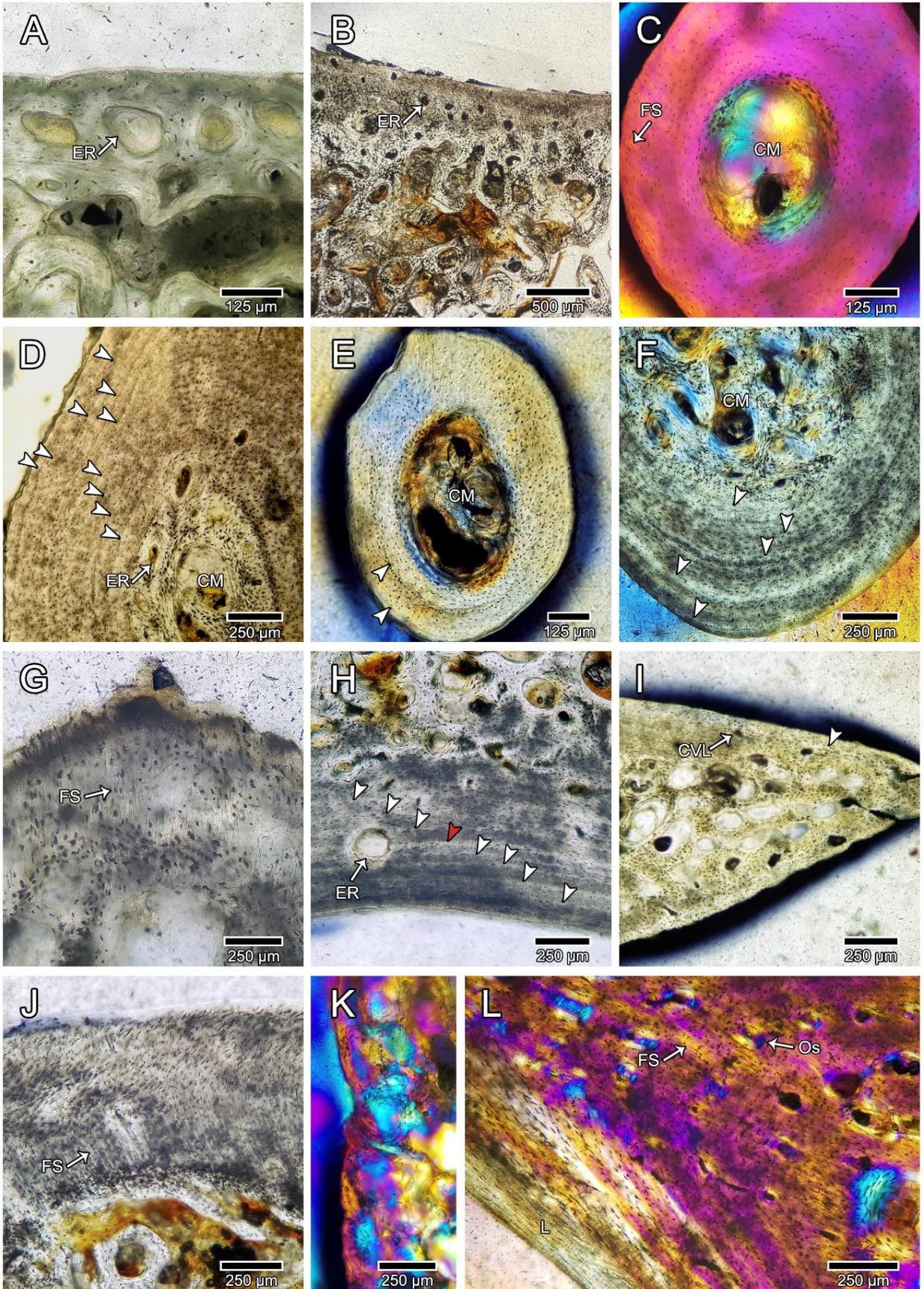


Figura II 12. Cortes histológicos de *Hydromedusa tectifera*: ejemplar juvenil, MLPR-6747 (A,C,I,H), ejemplar adulto, MLPR-6411 (B,D-G,I,J). A, área dorsal de la metáfisis proximal del fémur. B, área dorso-lateral de la metáfisis proximal del fémur. C, área ventral de la diáfisis del fémur. D, área lateral de la diáfisis del fémur. E-G, área ventral de la metáfisis distal del fémur. H, tibia. I, área ventro-lateral de la diáfisis de la tibia. J, área dorso-lateral de la diáfisis de la fíbula. Abreviaturas: CM: cavidad medular; CVL: canal vascular longitudinal; ER: espacio de reabsorción; FS: fibras de Sharpey; PL: tejido pseudolamelar. Las flechas indican marcas de crecimiento; la flecha roja indica doble marca de crecimiento. Luz normal (A-C,H,I), Luz polarizada (E,F,J), Luz polarizada con filtro lambda (D,G).

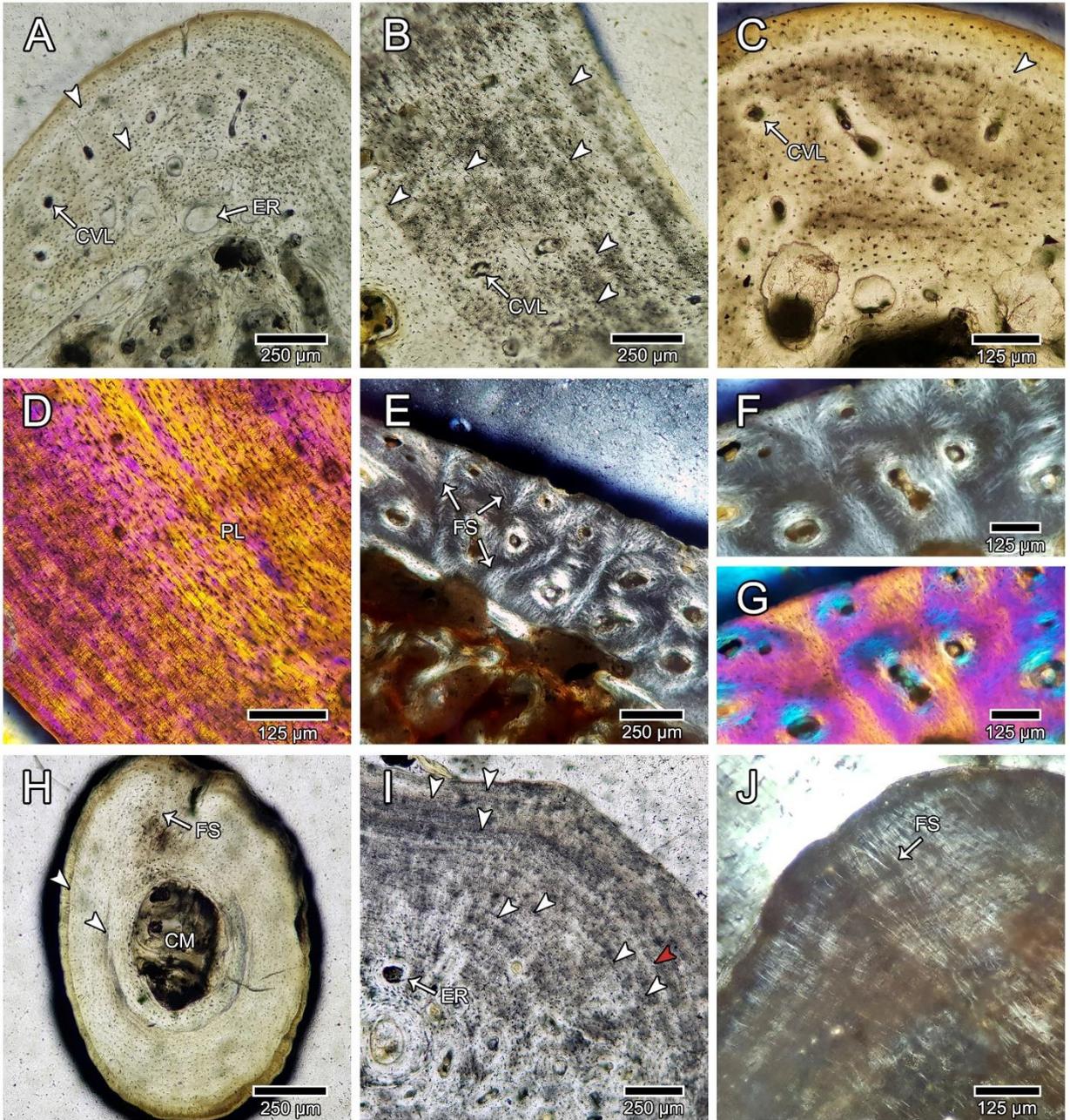


Figura II 13. cortes histológicos de *Chelonoidis chilensis*: ejemplar juvenil, MLPR-6007 (A,C,E,G,I,K), ejemplar adulto, MLPR-6773 (B,D,F,H,J,L). A y B, séptima vértebra cervical. C, área medial de la escápula. D, área anterior de la escápula. E, área dorsal del acromion. F, área postero-ventral del acromion. G y H, área ventral del coracoides. I y J, área dorsal de la metáfisis proximal del húmero. K, área ventral de la diáfisis del húmero. L, diáfisis del húmero de AC. Abreviaturas: CM: cavidad medular; CVL: canal vascular longitudinal; ER: espacio de reabsorción; FS: fibras de Sharpey; PL: tejido pseudolamelar. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (C,G,J,L,M), Luz polarizada (A,D,E,H,K), Luz polarizada con filtro lambda (B,F).

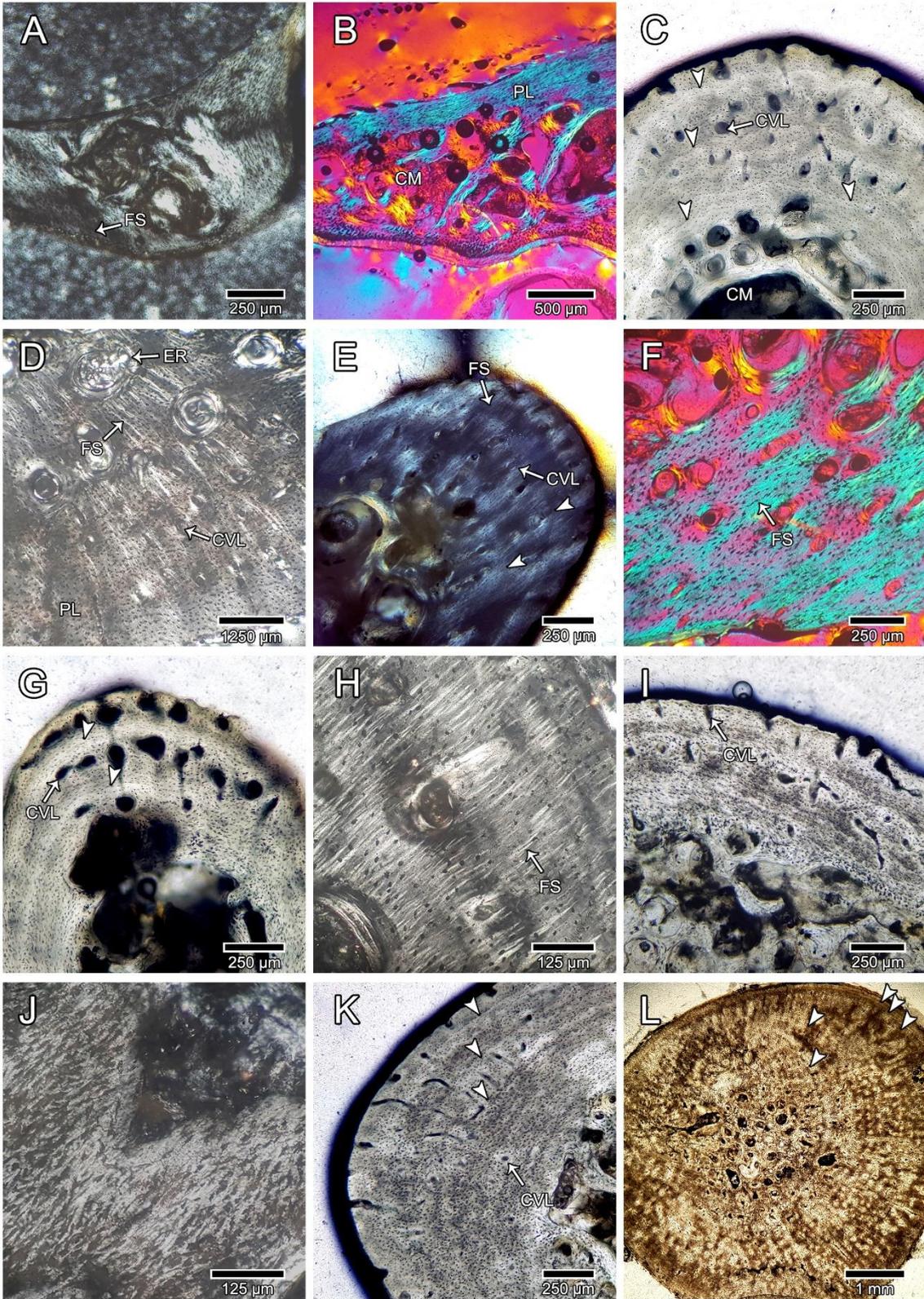


Figura II 14. Cortes histológicos de *Chelonoidis chilensis*: ejemplar juvenil, MLPR-6007 (A,C,E,H,J,L), ejemplar adulto, MLPR-6773 (B,D,F,G,I,K,M). A y B, área dorsal de la metáfisis distal del húmero. C, área medial de la diáfisis de la ulna. D, área dorso-medial de la diáfisis de la ulna. E, diáfisis del radio. F y G, área latero-ventral de la diáfisis del radio. H e I, área posterior del ilion. J y K, área medial del isquion. L, área medial del pubis. M, área antero-lateral del pubis. Abreviaturas: CM: cavidad medular; CN: canal nutricio; CVL: canal vascular longitudinal; CVR: canal vascular radial; EC: tejido esponjoso compactado; ER: espacio de reabsorción; FS: fibras de Sharpey; LR: línea de reabsorción; PL: tejido pseudolamelar. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (B,E,F), Luz polarizada (C,D,H), Luz polarizada con filtro lambda (A,G,I,J,K,L,M).

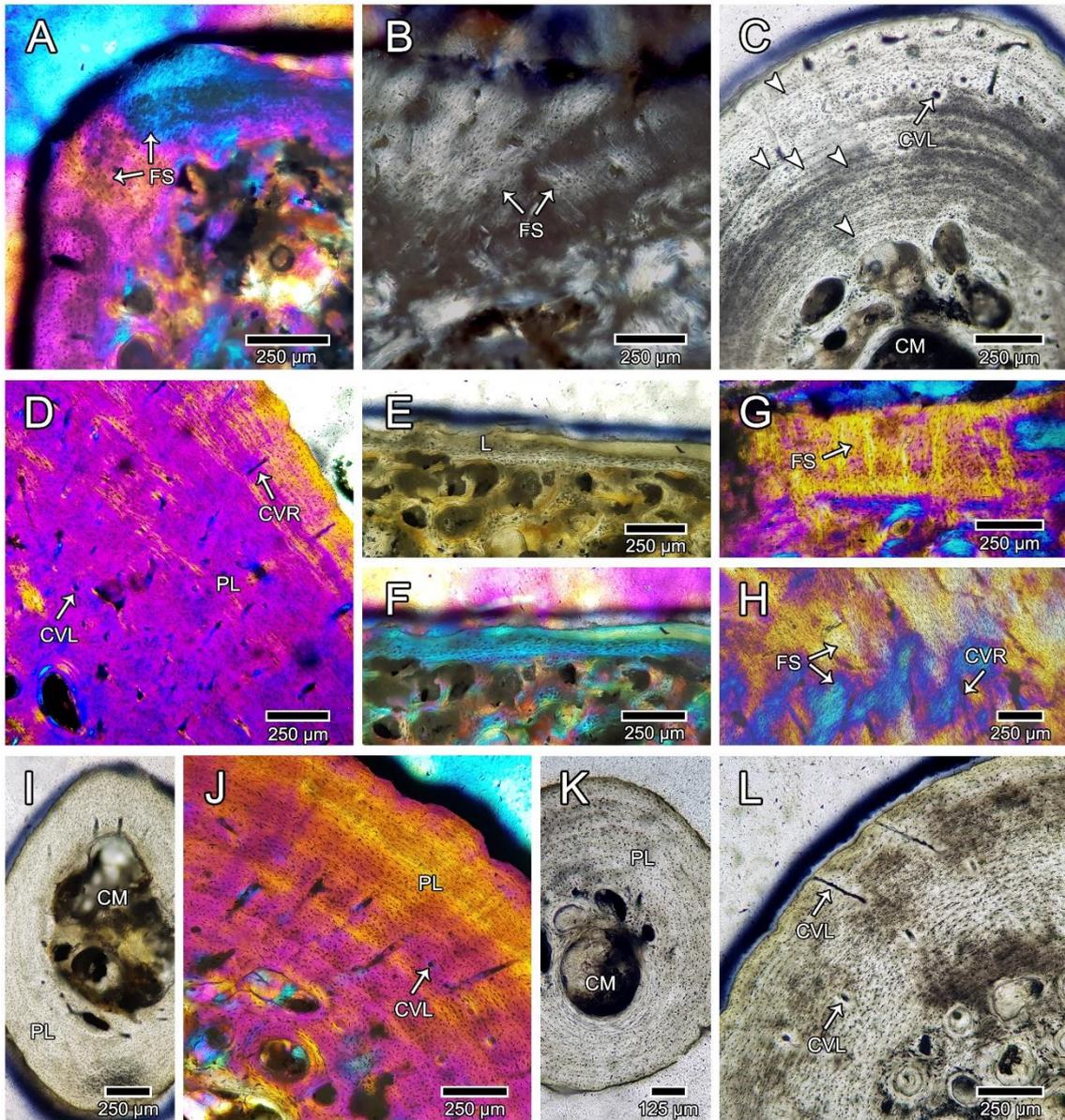


Figura II 15. Cortes histológicos de *Chelonoidis chilensis*: ejemplar juvenil, MLPR-6007 (A,C,E,F,I,K), ejemplar adulto, MLPR-6773 (B,D,G,H,J,L). A, área lateral de la metáfisis proximal del fémur. B, área anterior de la metáfisis proximal del fémur. C, área ventral de la diáfisis del fémur. D, área ventro-lateral de la diáfisis del fémur. E y F, área dorsal de la metáfisis distal del fémur. G, área antero-medial de la metáfisis distal del fémur. H, área lateral de la metáfisis distal del fémur. I, diáfisis de la tibia. J, área ventro-medial de la diáfisis de la tibia. K, diáfisis de la fíbula. L, área ventral diáfisis de la fíbula. Abreviaturas: CM: cavidad medular; CVL: canal vascular longitudinal; CVR: canal vascular radial; FS: fibras de Sharpey; PL: tejido pseudolamelar; L: tejido lamelar. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (C,E,I,K,L), Luz polarizada (B), Luz polarizada con filtro lambda (A,D,F-H,J).

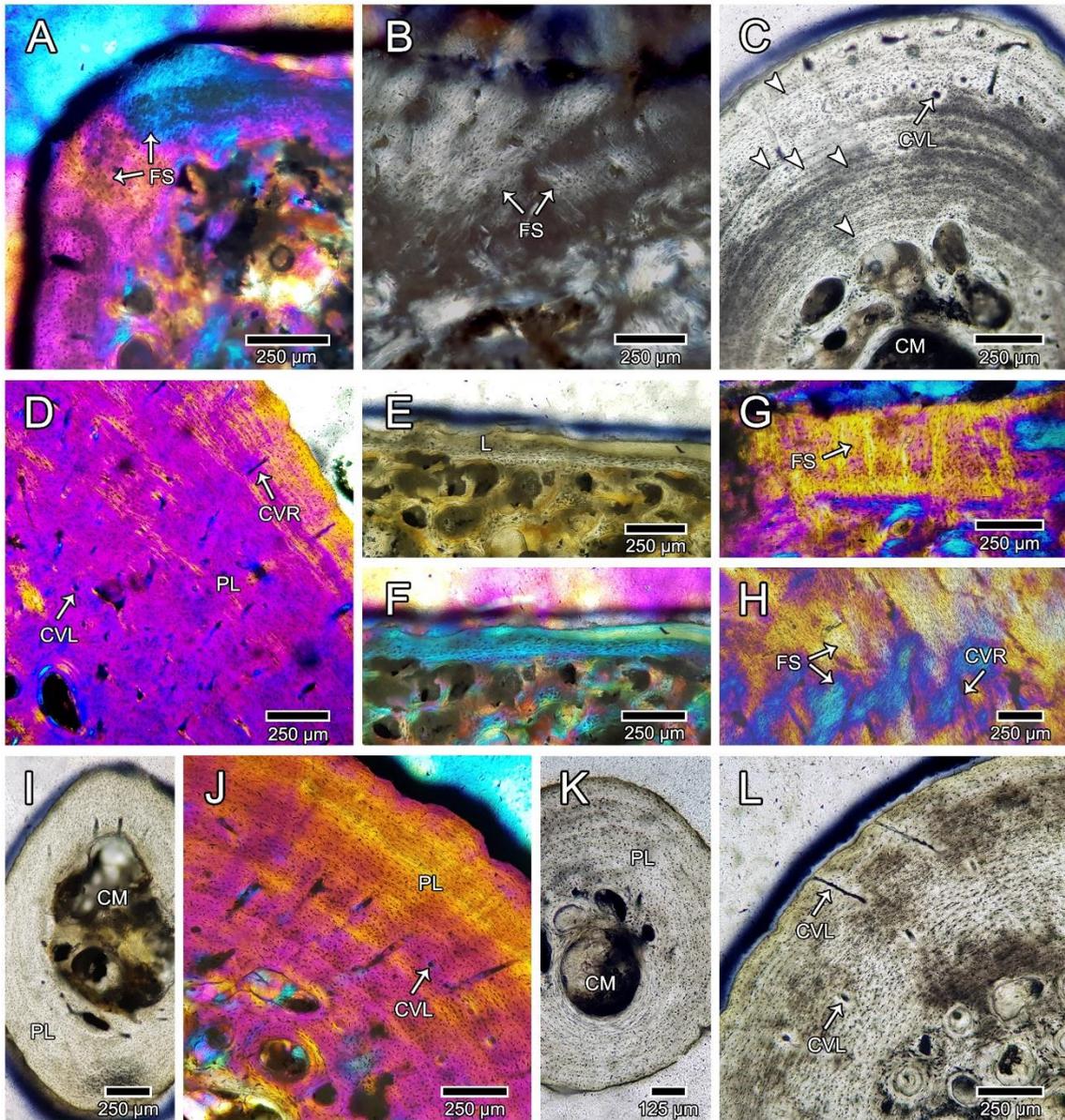


Figura II 16. Cortes histológicos a nivel de la diáfisis del húmero y fémur de tortugas fósiles. A y D: húmero de *Yaminuechelys maior* MLP-14-9-23-1; B y C: húmero de *Yaminuechelys maior* MPEF-PV-599; E: fémur de *Yaminuechelys maior* MPEF-PV-599; F-H: fémur de *Yaminuechelys aff. maior* (MAU-Pv-PR-455); I y J: fémur de *Chelonoidis gringorum* (MPEF-PV-10920). A, área dorsal. B, área lateral. C, área dorsal. D, área ventral. E, área dorsal. F, área dorsal. G, detalle de F. H, área ventral. I, área ventral. J, área dorsal. Abreviaturas: CVL: canal vascular longitudinal; CVR: canal vascular radial; EC: esponjoso compactado; ER: espacio de reabsorción; FS: fibras de Sharpey; L: tejido lamelar; PL: tejido pseudolamelar; PLcr: tejido pseudolamelar cruzado. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (C,F,I), Luz polarizada (G) Luz polarizada y filtro lambda (A,B,D,E,H,J).

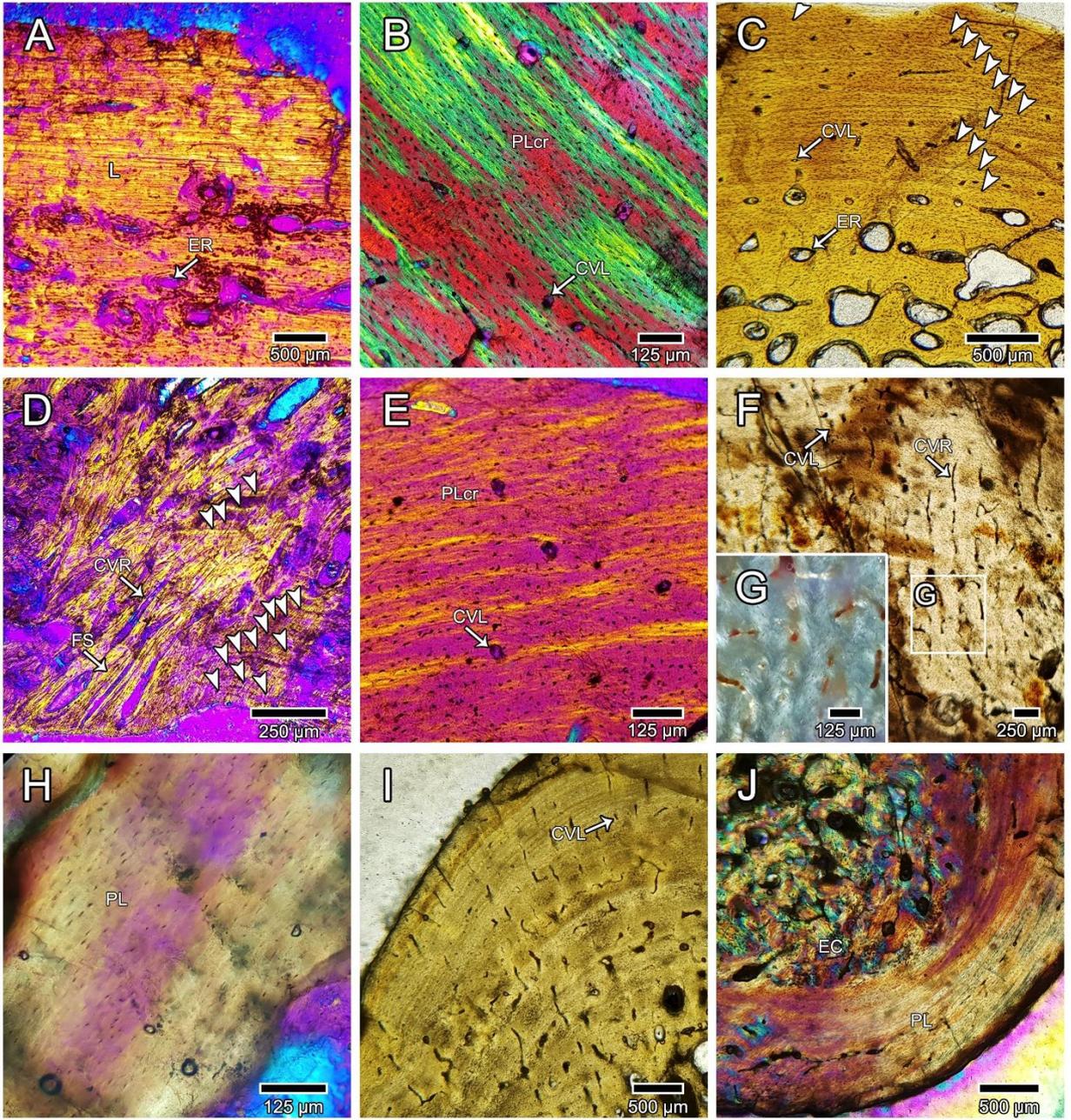


Figura II 17. Músculos diseccionados del miembro anterior y posterior de tortugas: (A) húmero de *Phrynops hilarii*, vista dorsal; (B) húmero izquierdo de *P. hilarii*, vista ventral; (C) húmero de *Chelonoidis chilesnsis*, vista lateral; (D) húmero de *Ch. chilensis*, vista ventral; (E,F) *Phrynops hilarii*, vista lateral; (G) *Chelonoidis chilesnsis*, vista medial; (H) *Ch. chilensis*, vista ventral. Abreviaturas: *Add. F.*: *adductor femoris*; *Brac.*, *Braquialis inferior*; *Cdil. fem.*: *caudi-iliofemoralis*; *Corbra. M.*, *Coracobrachialis magnus*; *DI.*, *Deltoideus*; *Femtib.*: *femorotibialis*; *Ilfem.*: *iliofemoralis*; *Ischtr.*: *Ischiotrocantericus*; *Lat. D. y Ter. Mj.*, *Latissimus dorsi y teres major*; *Tri.*, *Tríceps braquial*; *Sbscap.*, *Subescapularis*; *Pect.*, *Pectoralis*; *Pubischfem. E.*: *puboichiofemoralis externus*; *Pubischfem. I.*: *puboischiofemoralis internus*.

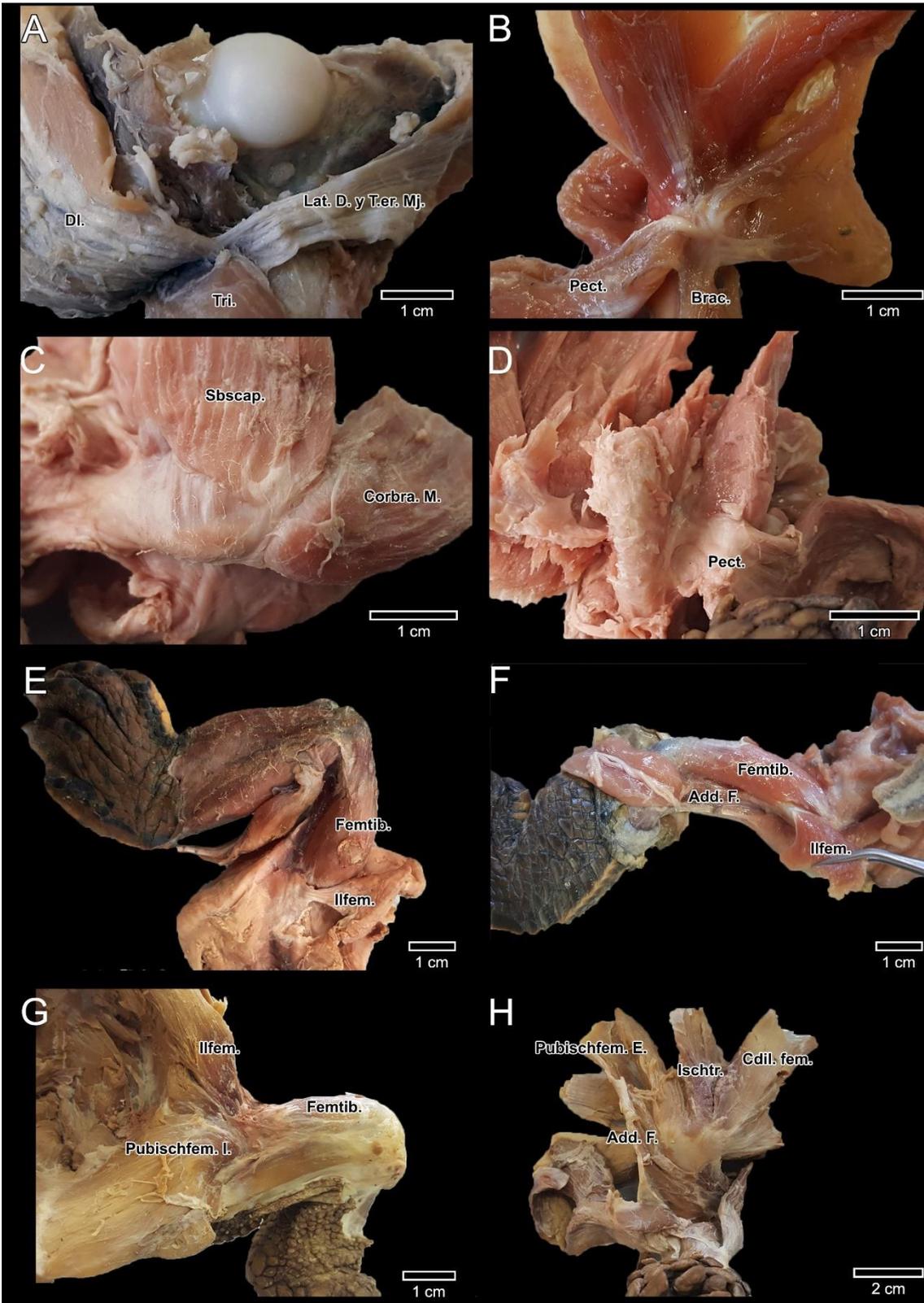


Figura II 18. Sitios de unión muscular en el húmero de *Phrynops hilarii* y *Chelonoidis chilensis* y la presencia de fibras de Sharpey en relación a cada musculo en las secciones delgadas de las metáfisis proximal y distal. (A, B) Húmero izquierdo de *Phrynops hilarii* (en vista dorsal y ventral, respectivamente). (C, D) Secciones transversales del húmero izquierdo de *Phrynops hilarii* (metáfisis proximal y distal, respectivamente). (E, F) Húmero izquierdo de *Chelonoidis chilensis* (en vista dorsal y ventral, respectivamente). (G, H) Secciones transversales del fémur húmero de *Chelonoidis chilensis* (metáfisis proximal y distal, respectivamente). Abreviaturas: *Brac.*: *Braquialis inferior*; *Di.*: *Deltoideus*; *Corbra. B.*: *coracobrachialis brevis*; *Corbra. M.*: *coracobrachialis magnus*; *Flex. C. R.*: *flexor radial del carpo*; *Lat. D.* y *Ter. Mj.*: *latissimus dorsi* y *teres major*; *Pal. L.*: *palmaris longus*; *Pect.*: *Pectoralis*; *Sbscap.*: *Subescapularis*; *Tra. Radii.*: *Tractor radii*; *Tri.*: *Tríceps braqui*. Las fibras de Sharpey de color negro son las que no tendrían un correlato con la unión de ningún musculo.

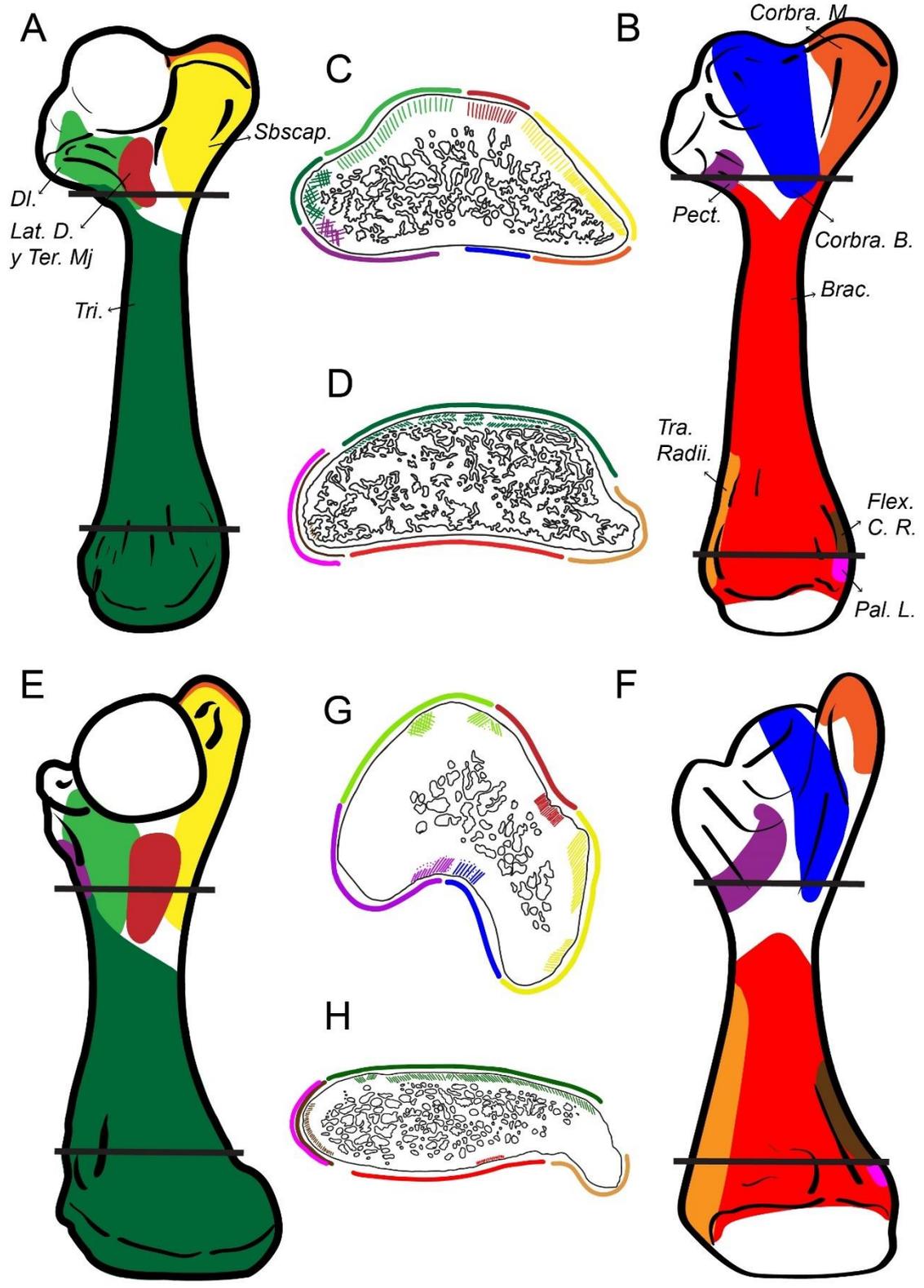


Figura II 19. Sitios de unión muscular en el fémur de *Phrynops hilarii* (MLPR 6402) y *Chelonoidis chilensis* (MLPR-6773) y la presencia de fibras de Sharpey en relación a cada músculo en las secciones delgadas de las metáfisis proximal y distal. (A, B) Fémur izquierdo de *Phrynops hilarii* (en vista dorsal y ventral, respectivamente). (C, D) Secciones transversales del fémur izquierdo de *Phrynops hilarii* (metáfisis proximal y distal, respectivamente). (E, F) Fémur izquierdo de *Chelonoidis chilensis* (en vista dorsal y ventral, respectivamente). (G, H) Secciones transversales del fémur izquierdo de *Chelonoidis chilensis* (metáfisis proximal y distal, respectivamente). Abreviaturas: *Add. F.*: *adductor femoris*; *Cdil. fem.*: *caudi-iliofemoralis*; *Femtib.*: *femorotibialis*; *Gast.*: *gastrocnemio*; *Ifem.*: *iliofemoralis*; *Ischtr.*: *Ischiotrocantericus*; *Pubischfem. E.*: *puboichiofemoralis externus*; *Pubischfem. I.*: *puboischiofemoralis internus*. Las fibras de Sharpey de color negro son las que no tendrían un correlato con la unión de ningún músculo.

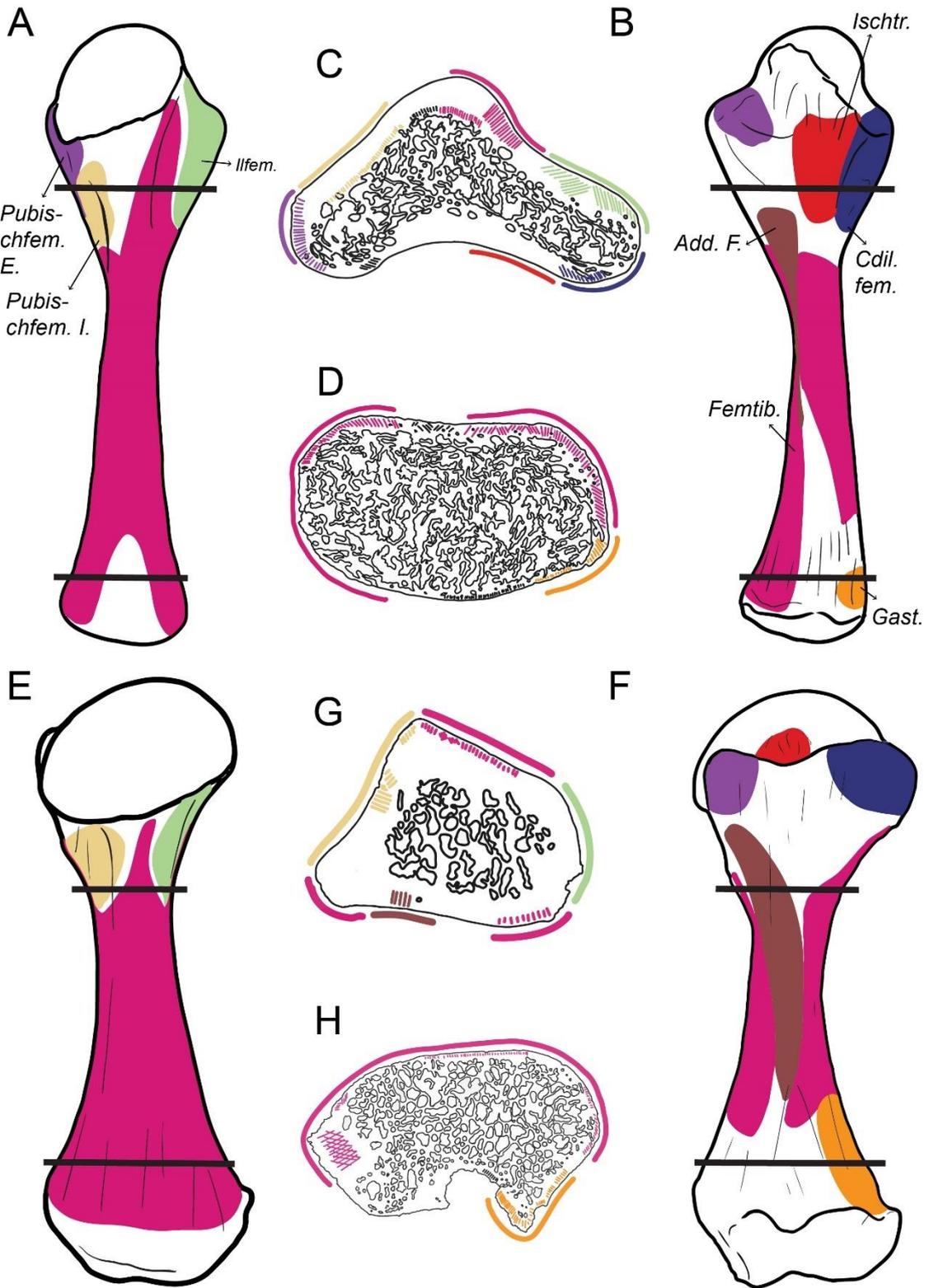
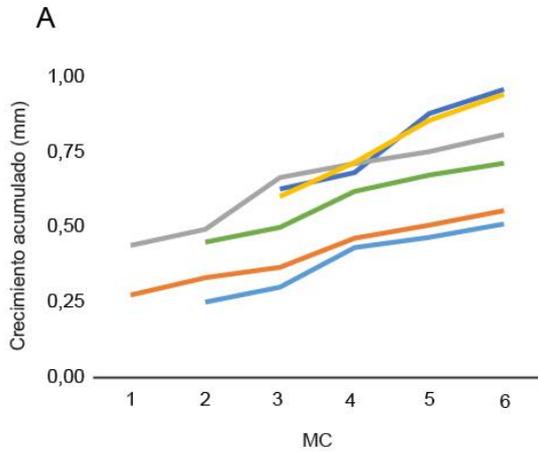


Figura II 20. Curvas de crecimiento calibradas del estilopodio y zeugopodio. (A,B) *Phrynops hilarii* (MLPR-6443); (B,C) *Hydromedusa tectifera* (MLPR-6474); (C,D) *Chelonoidis chilensis* (MLPR-6007). (A,C,E) curvas de crecimiento acumulado; (B,D,F) curva de las tasas de crecimiento anual. MC: marcas de crecimiento.

■ Húmero ■ Radio ■ Ulna ■ Femúr ■ Fíbula ■ Tibia

Crecimiento Acumulado



Tasa de Crecimiento Anual

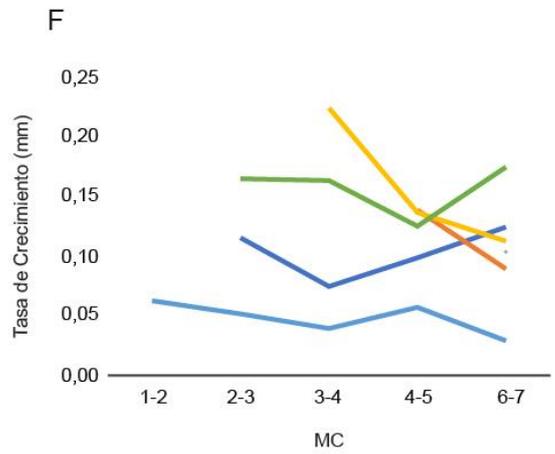
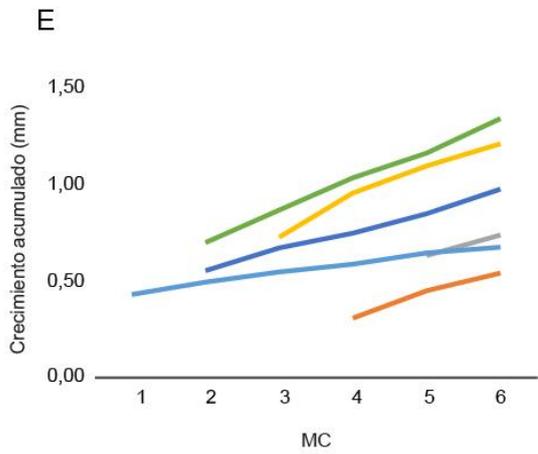
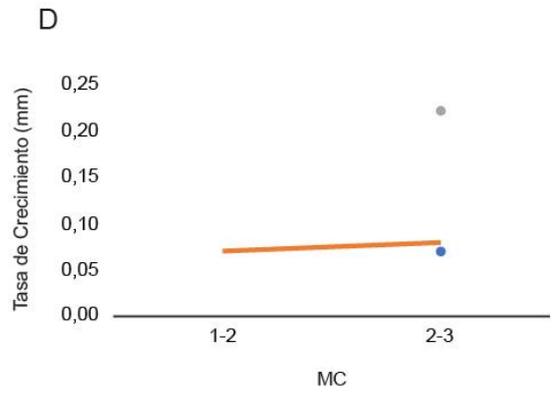
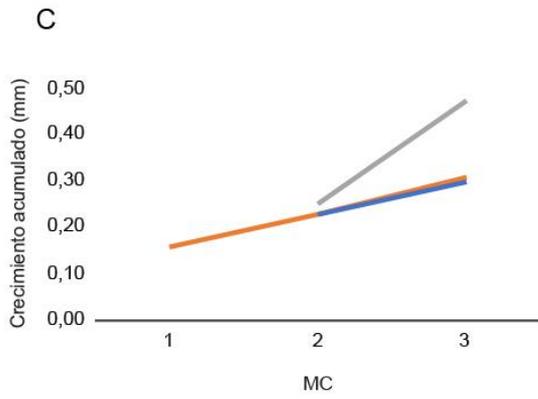
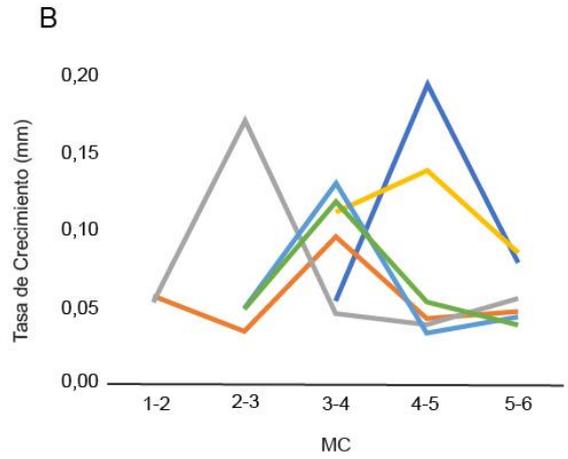
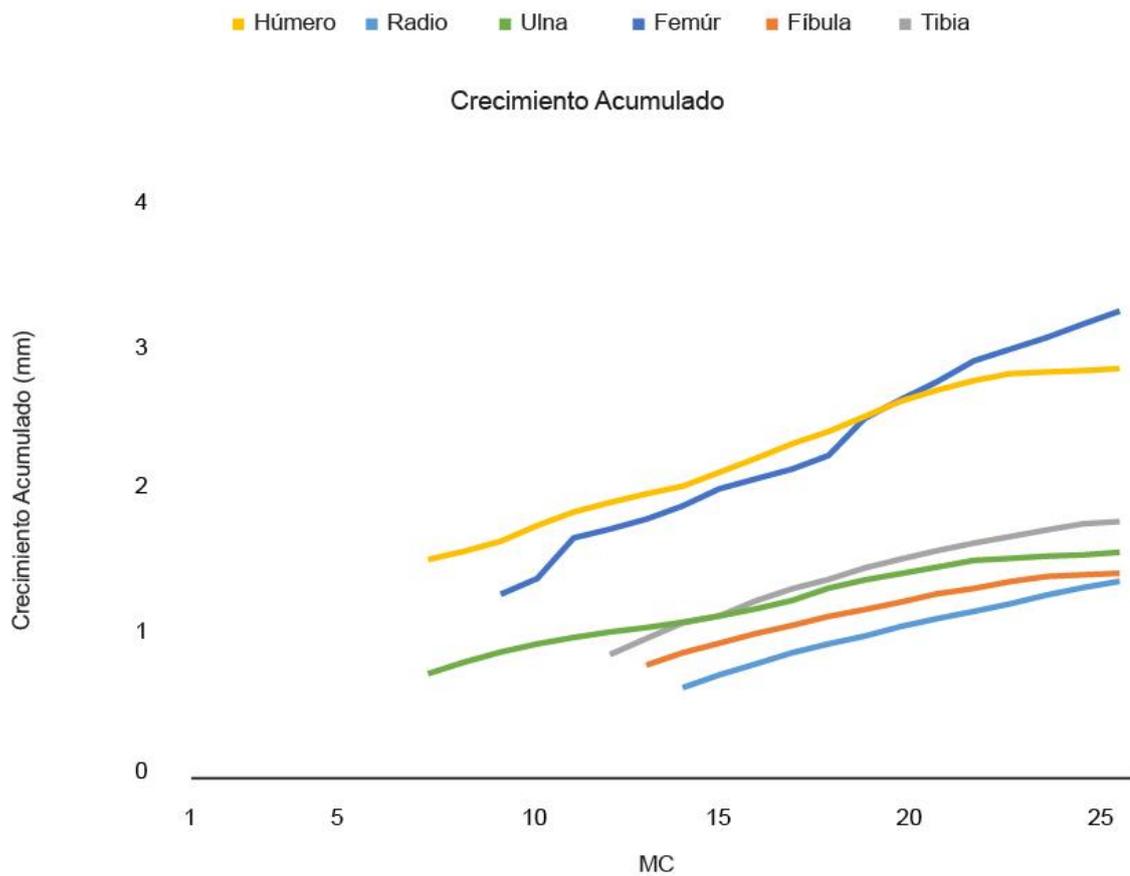


Figura II 21. Curvas de crecimiento calibradas del estilopodio y zeugopodio de *Phrynops hilarii* (MLPR-6402); (A) curva de crecimiento acumulado; (B) curva de las tasas de crecimiento anual. MC: marcas de crecimiento.

A



B

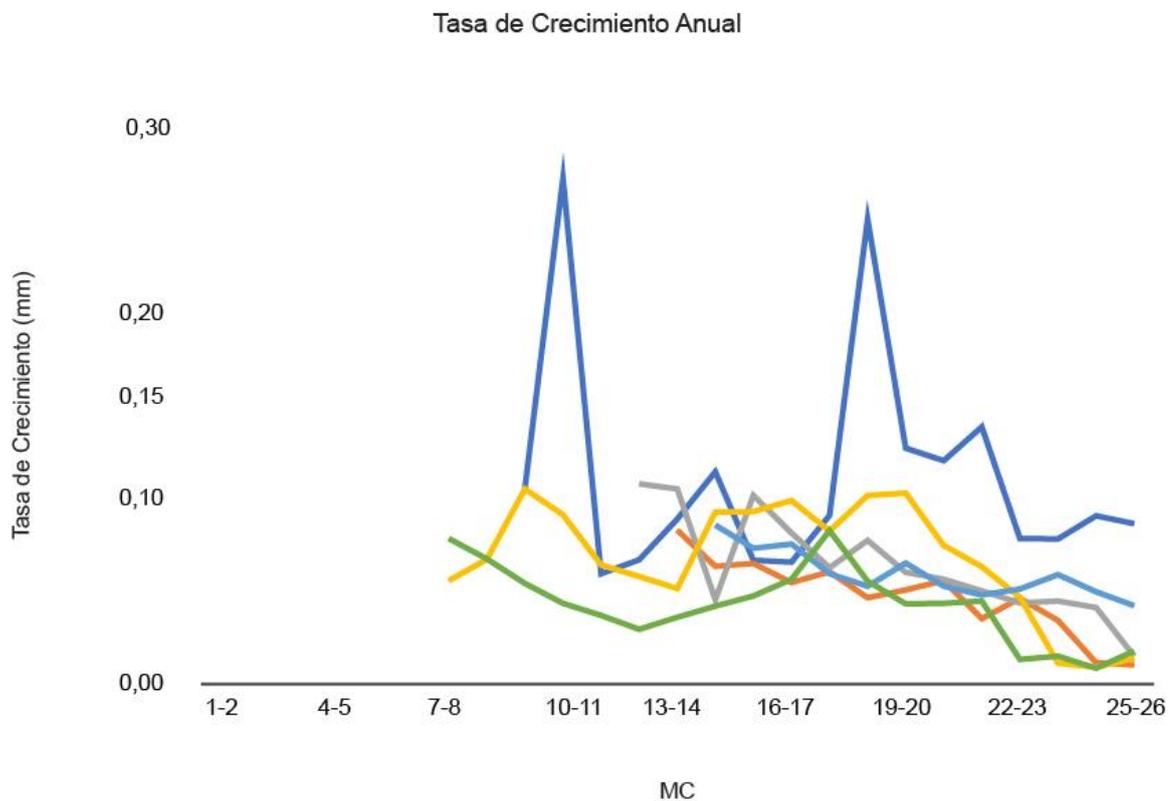


Figura II 22. Curvas de crecimiento calibradas del estilopodio y zeugopodio de *Hydromsedusa tectifera* (MLPR-6411); (A) curva de crecimiento acumulado; (B) curva de las tasas de crecimiento anual. MC: marcas de crecimiento.

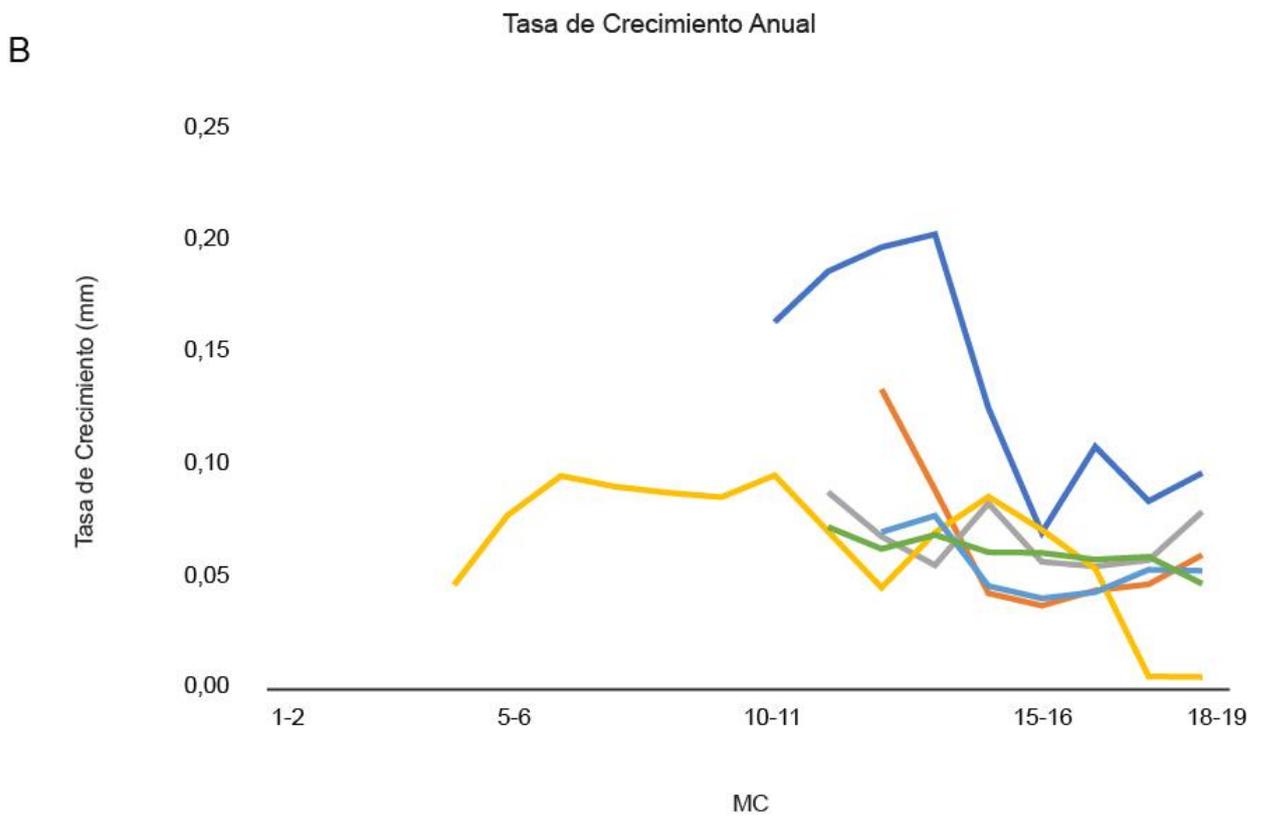
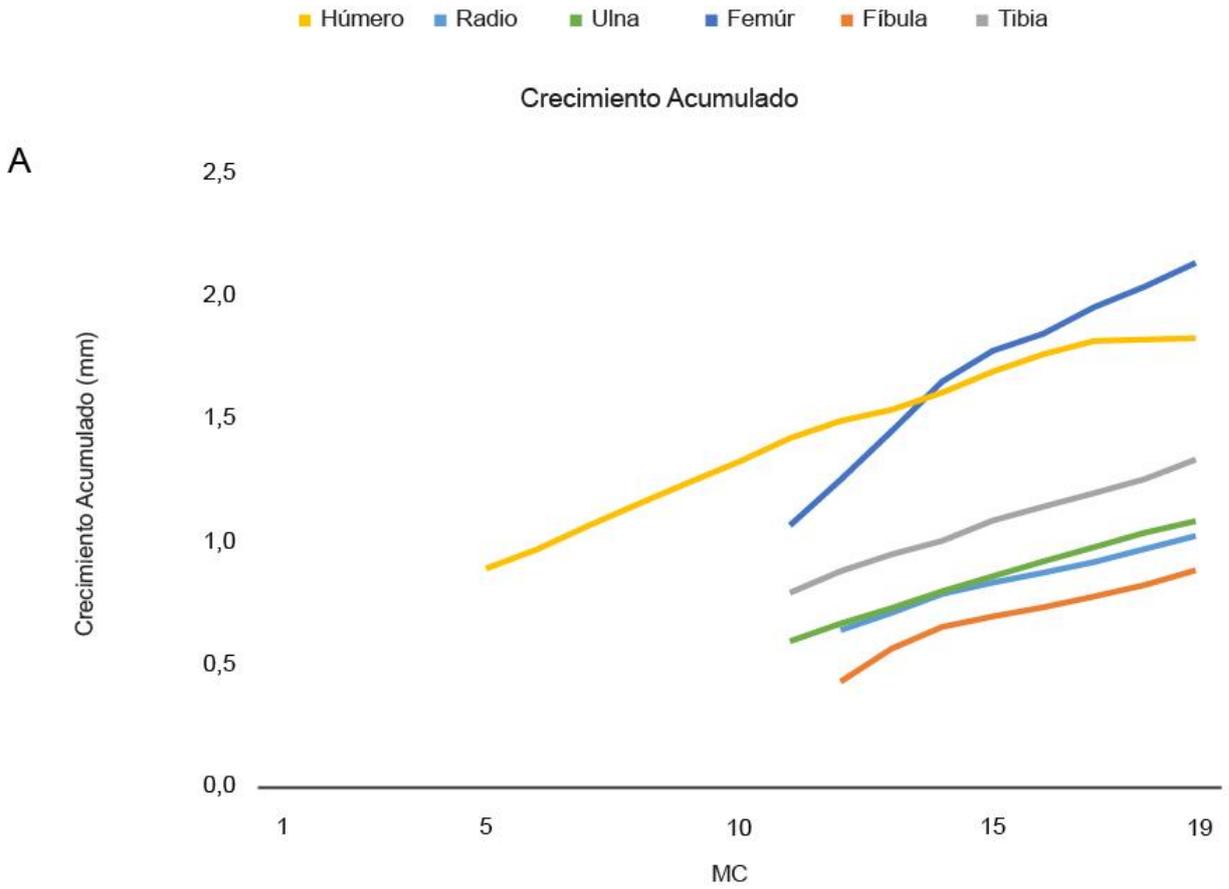


Figura II 23. Curvas de crecimiento calibradas del estilopodio y zeugopodio de *Chelonoidis chilensis* (MLPR-6773); (A) curva de crecimiento acumulado; (B) curva de las tasas de crecimiento anual. MC: marcas de crecimiento.

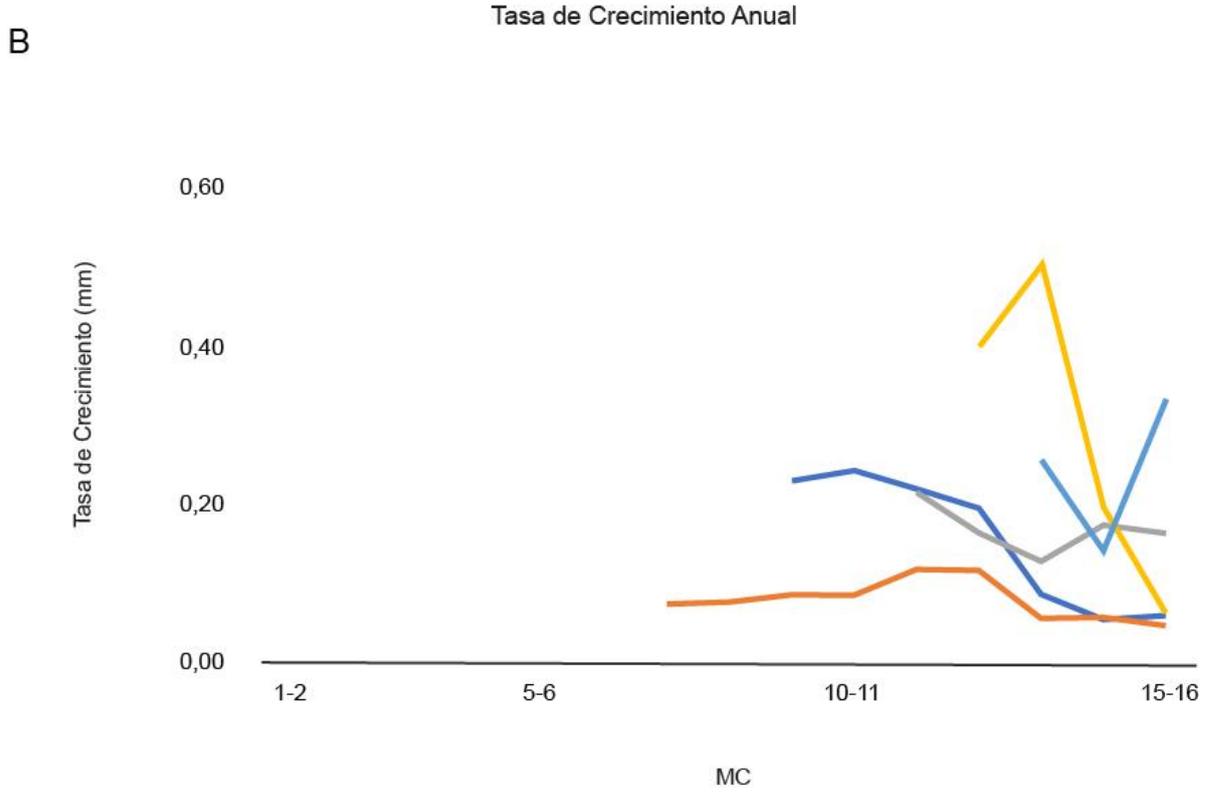
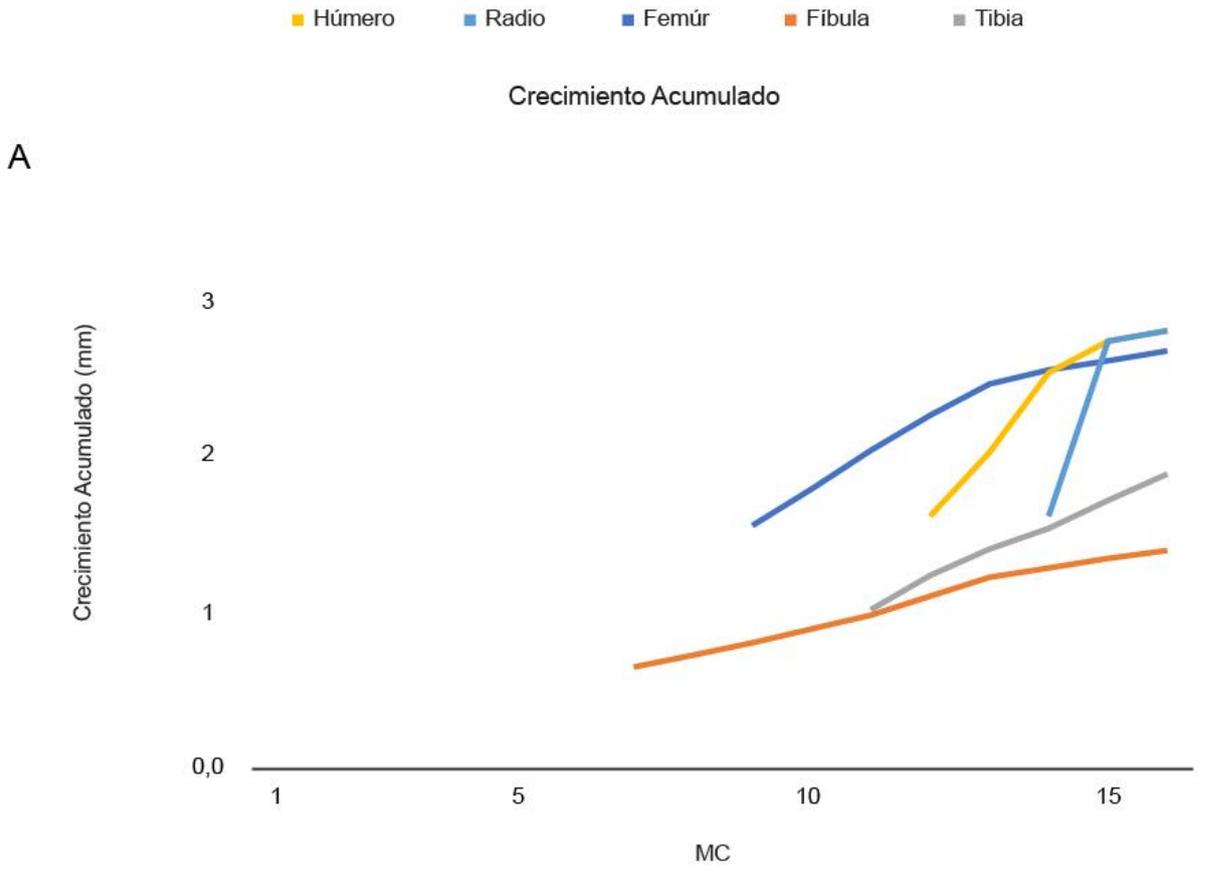


Figura III 1. Consenso estricto de 70 árboles más parsimoniosos recuperados de un análisis cladístico basado en caracteres morfológicos, mostrando las relaciones filogenéticas de los caimaninos (Modificado de Salas Gismondi et al 2015, figura S6).

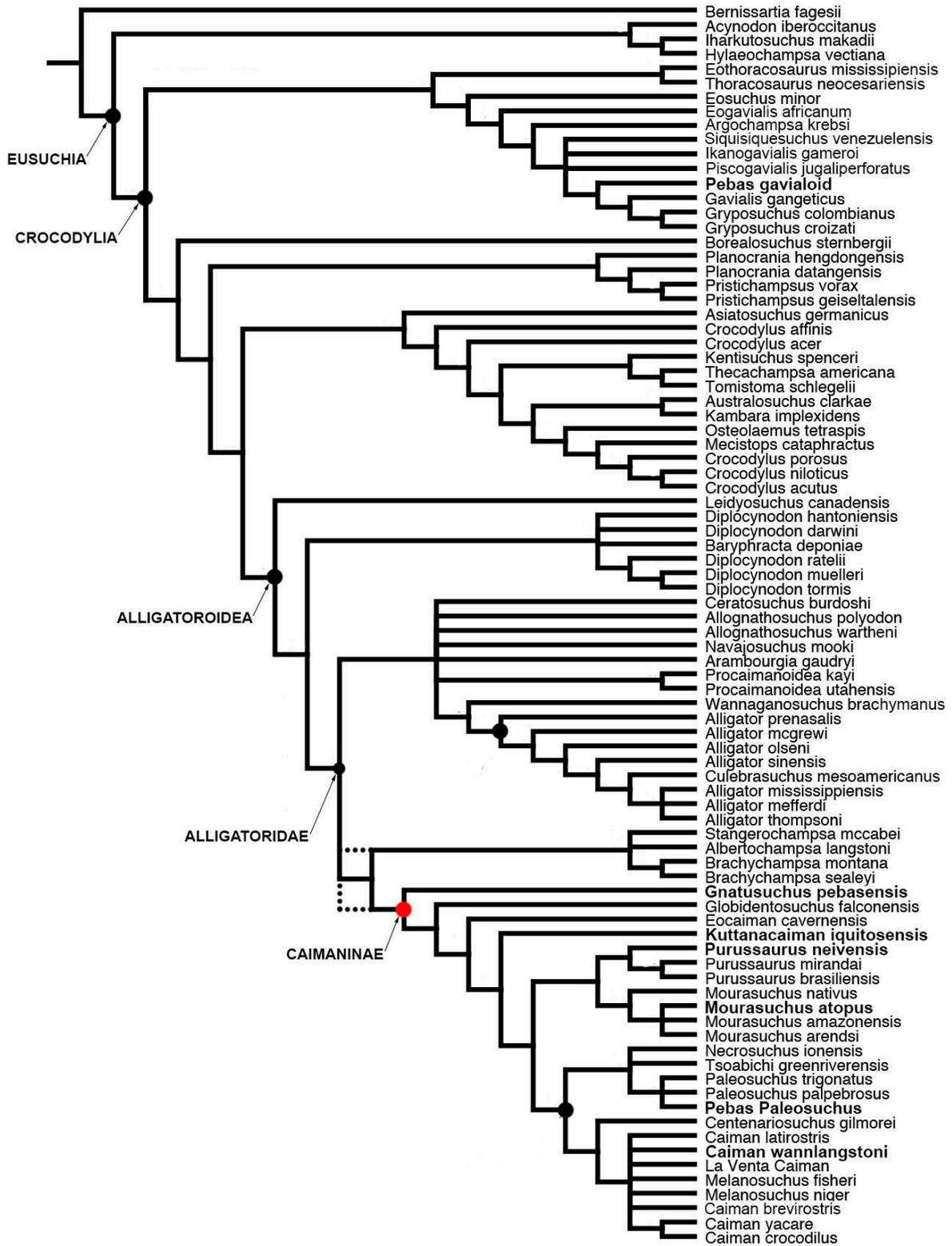


Figura III 2. Distribución actual de *Caiman yacare* y *Caiman latirostris* basado en Verdade et al. (2010) y Farias et al. (2013). Las estrellas indican la localidad de donde provienen los materiales estudiados en esta tesis. Las estrellas rojas corresponden a los ejemplares fósiles de *Caiman* sp. Las estrellas azules corresponden a ejemplares actuales de *Caiman latirostris*.

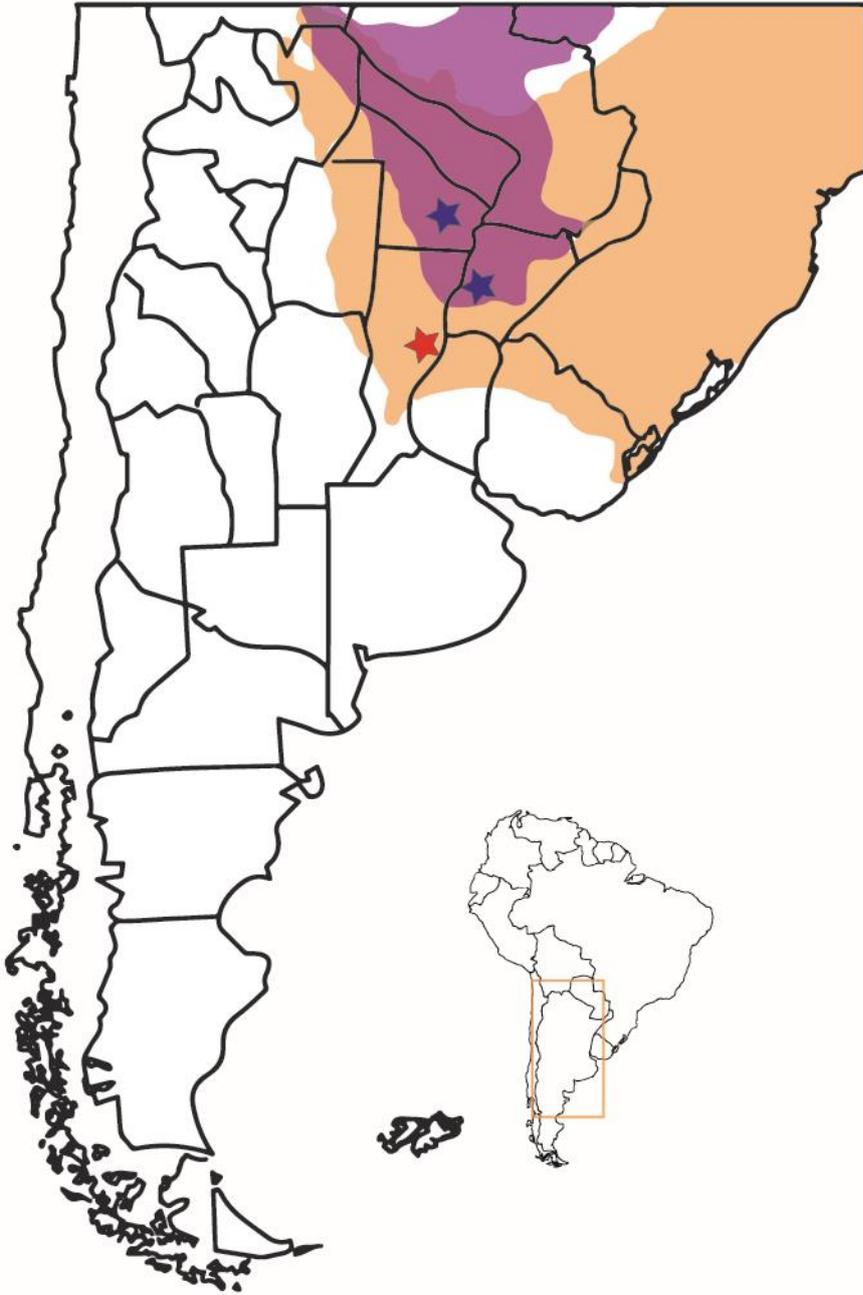


Figura III 3. Cortes histológicos de *Caiman latirostris*: ejemplar juvenil MLPR-6771 (A-C, F, I, J, L, N, P, Q), ejemplar adulto MLPR-6770 (D, E, G, H, K, M, O). A, área ventro-lateral del cuerpo de la vértebra cervical I. B, área lateral del cuerpo de la vértebra cervical II. C, área dorso-lateral del cuerpo de la vértebra cervical I. D y E, área lateral del cuerpo de la vértebra cervical I. E, cuadrado marcando un detalle. F, área ventral del cuerpo de la vértebra cervical I. G, área dorso-lateral del cuerpo de la vértebra cervical I. H, área lateral de la espina de la vértebra cervical I. I, área lateral de la espina de la vértebra cervical II. J y K, área lateral de la espina de la vértebra cervical I. L y M, área lateral del cuerpo de la vértebra troncal II. N y O, área lateral de la espina de la vértebra troncal I. P, área ventral del cuerpo de la vértebra caudal I. Q, cavidad medular del cuerpo de la vértebra caudal I. Abreviaturas: CCI: capa circunferencial interna; CVL: canal vascular longitudinal; CVR: canal vascular radial; EC: tejido esponjoso compactado; FS: fibras de Sharpey; L: tejido lamelar; PL: tejido pseudolamelar; PLcr: tejido pseudolamelar cruzado. Luz normal (E, L), Luz polarizada (A, F, I, K, M-O), Luz polarizada con filtro lambda (B-E, G, H, J, P, Q).

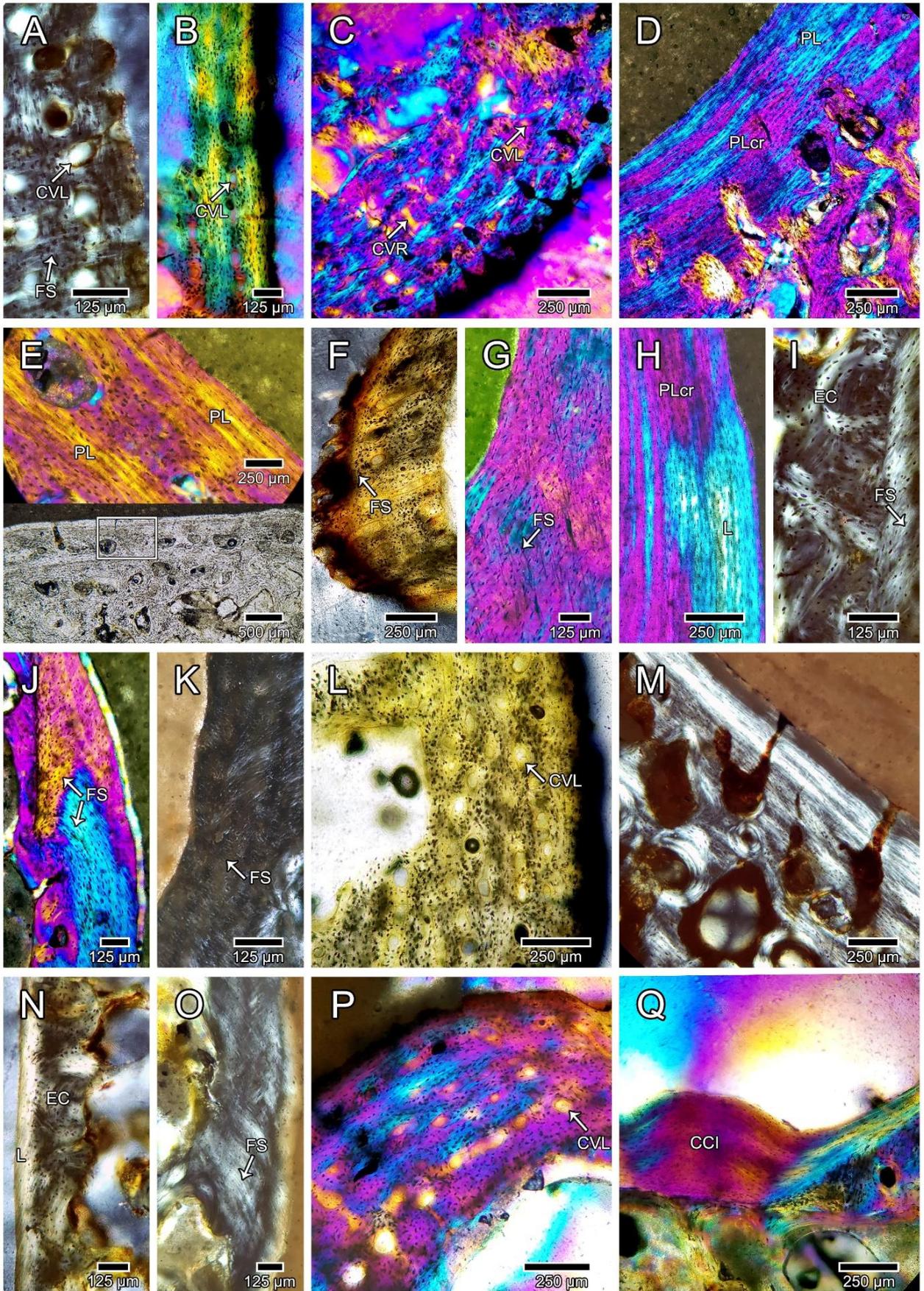


Figura III 4. Cortes histológicos de *Caiman latirostris*: ejemplar juvenil MLPR-6771 (A-C,E,G-I,K,M,O,P), ejemplar adulto MLPR-6770 (D,F,J,L,N). A, espina de la vértebra caudal II. B, área anterior de la espina de la vértebra caudal I. C, costilla cervical I. D, costilla troncal, extremo proximal. E y F, costilla troncal, extremo distal. G y H, chevron. I, área medial de la escápula. J, área lateral de la escápula. K, área posterior de la escápula. L, área posterior de la escápula. M, área lateral del coracoides. N, área medial del coracoides. O, área lateral de la metáfisis proximal del húmero. P, área posterior de la metáfisis proximal del húmero. Abreviaturas: CCI: capa circunferencial interna; CVL: canal vascular longitudinal; CVR: canal vascular radial; E: hueso entretejido; EC: hueso esponjoso compactado; FS: fibras de Sharpey; LR: línea de reabsorción; OP: osteona primaria; PL: tejido pseudolamelar. Las flechas indican LCDs. Luz normal (D, J, N), Luz polarizada (B, H, M), Luz polarizada con filtro lambda (A,C, E-G, I, K, L, O, P).

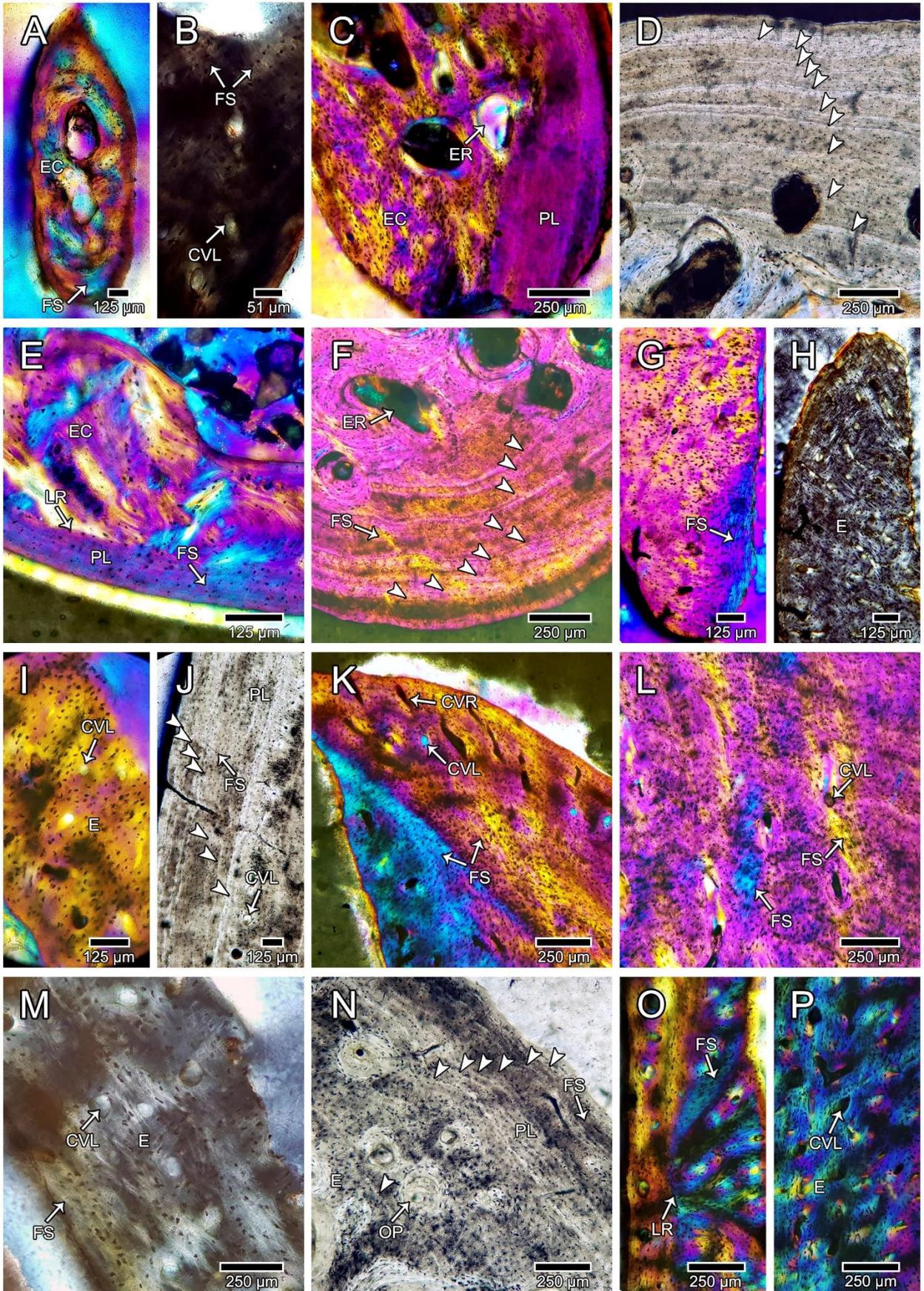


Figura III 5. Cortes histológicos de *Caiman latirostris*: ejemplar adulto, MLPR-6770 (A,B,C,F,I,L,N,P), ejemplar juvenil, MLPR-6771 (D,E,G,H,J,K,M,O,Q). A, área posterior de la metáfisis proximal del húmero. B, detalle de figura A. C, área postero-lateral de la metáfisis proximal del húmero. D, diáfisis del húmero. E, detalle de F, diáfisis del húmero. G, área posterior de la metáfisis distal del húmero. H, área anterior de la metáfisis distal del húmero. I, área posterior de la metáfisis distal del húmero. J, área medial de la diáfisis de la ulna. K, área posterior de la diáfisis de la ulna. L, área medial de la diáfisis de la ulna. M y N, área medial de la diáfisis del radio. O, área lateral del ilion. P, área latero-dorsal del ilion. Q, área ventral del ilion. Abreviaturas: CCI: capa circunferencial interna; CN: canal nutricio; CVL: canal vascular longitudinal; E: hueso entretejido; EC: hueso esponjoso compactado; FS: fibras de Sharpey; LR: línea de reabsorción; OP: osteona primaria; PL: tejido pseudolamelar; PLcr: hueso pseudolamelar cruzado. Las flechas indican LCDs. Luz normal (E,F), Luz polarizada (C,I,L,O), Luz polarizada con filtro lambda (A-D,G,H,J,K,M,N,P,Q).

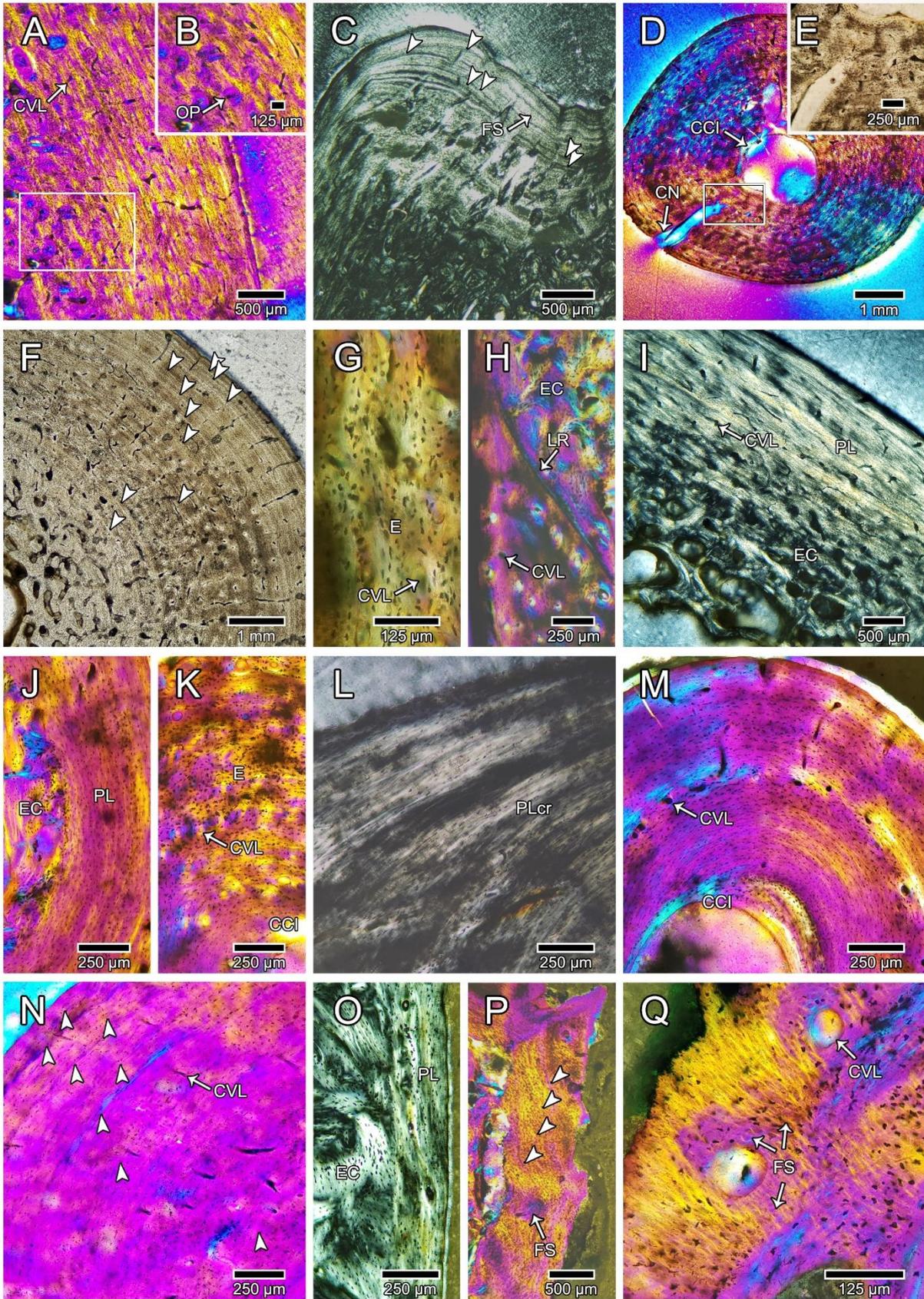


Figura III 6. Cortes histológicos de *Caiman latirostris*: ejemplar juvenil MLPR-6771 (A,C,E,G,H,J,K,M,O), ejemplar adulto MLPR-6770 (B,D,F,I,L,N,P). A, área ventral del pubis. B, área dorsal del pubis. C, área postero-medial del isquion. D, área anterior del isquion. E, área lateral de la metáfisis proximal del fémur. F, área medial de la metáfisis proximal del fémur. G-I, diáfisis del fémur. J, área postero-medial de la metáfisis distal del fémur. K, área anterior de la metáfisis distal del fémur. L, área antero-lateral de la metáfisis distal del fémur. M, área anterior de la diáfisis de la fíbula. N, diáfisis de la fíbula. O, área anterior de la diáfisis de la tibia. P, área lateral de la diáfisis de la tibia. Abreviaturas: CM: cavidad medular; CVL: canal vascular longitudinal; CVR: canal vascular radial; E: hueso entretejido; EC: hueso esponjoso compactado; ER: espacio de reabsorción; FS: fibras de Sharpey; LR: línea de reabsorción; PL: tejido pseudolamelar; PLcr: hueso pseudolamelar cruzado. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (A,B,D,I,P), Luz polarizada (E,F,J), Luz polarizada con filtro lambda (C,G,H,K-O).

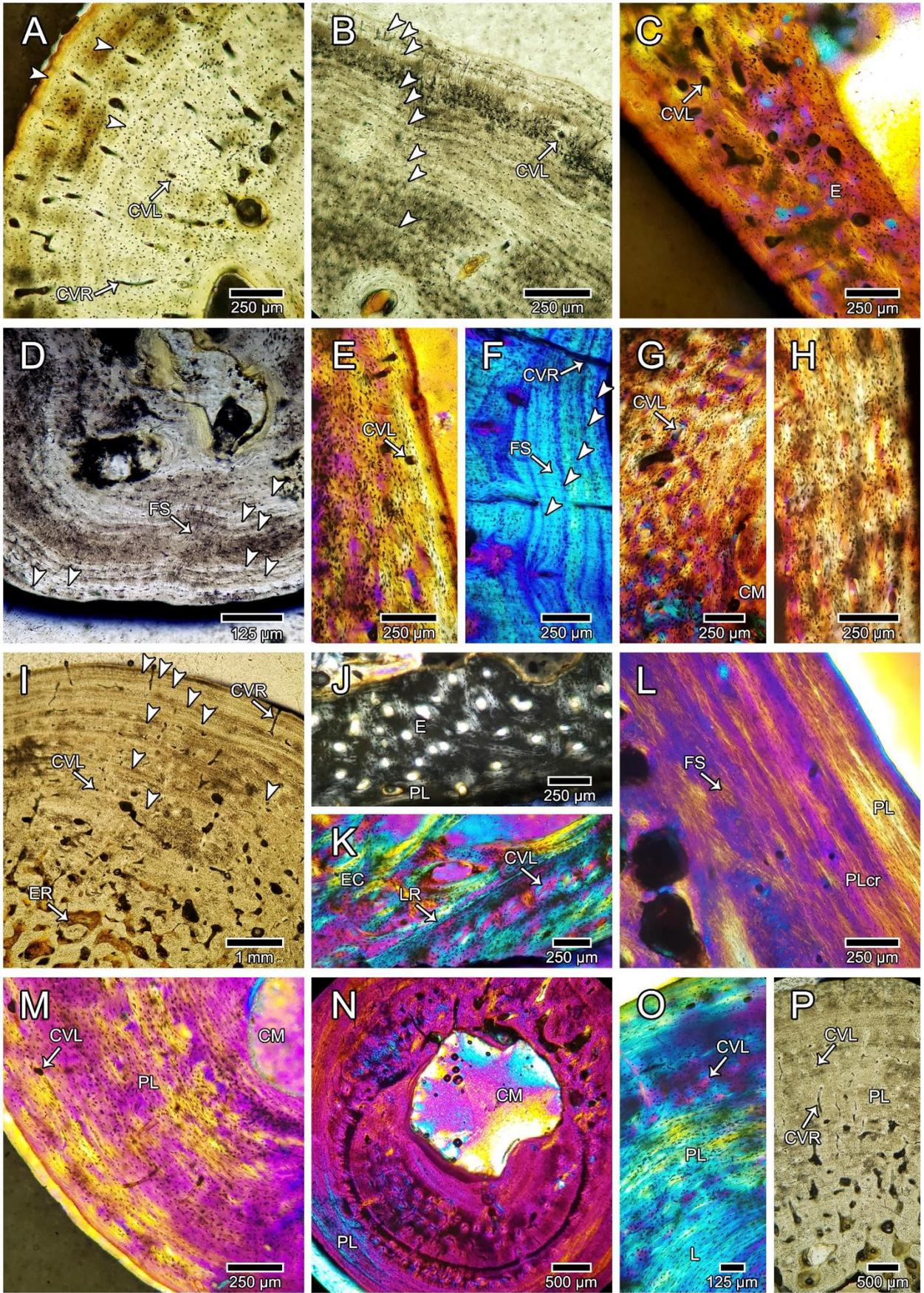


Figura III 7. Cortes histológicos de *Caiman latirostris*: ejemplar juvenil MLPR-6771 (A,D), ejemplar adulto MLPR-6770 (B,C). A y B, región superficial osteodermos nucales. C y D: osteodermos dorsales, áreas profunda y superficial respectivamente. Luz normal (A,B), Luz polarizada (C), Luz polarizada con filtro lambda (D).

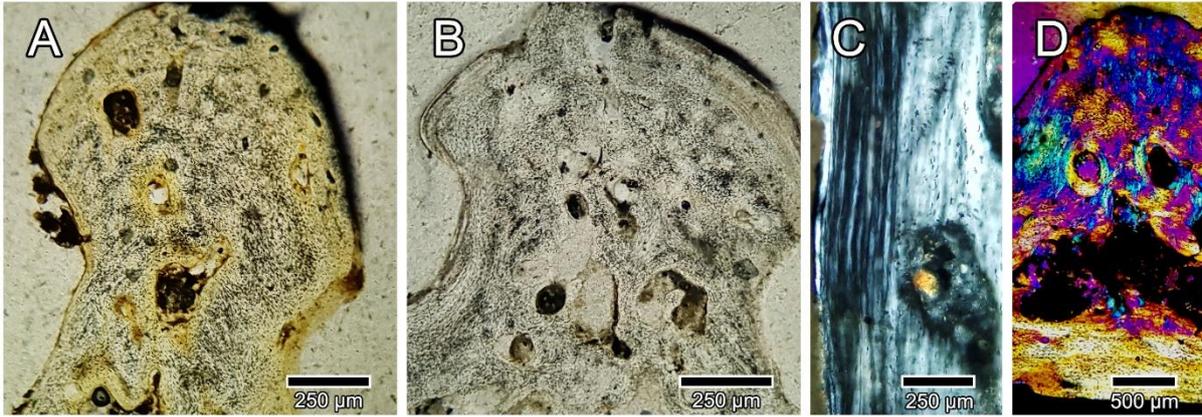


Figura III 8. Cortes histológicos de *Caiman yacare*: ejemplar juvenil MLPR-6772 (A,C,E,G,H), ejemplar adulto MACN-48841 (B,D,F,I,J). A, área ventral del cuerpo de la vértebra cervical. B, área lateral del cuerpo de la vértebra cervical. C y D, área lateral de la espina de la vértebra cervical. E y F, área lateral del cuerpo de la vértebra troncal. G-J, área lateral de la espina de la vértebra troncal. Abreviaturas: CVL: canal vascular longitudinal; FS: fibras de Sharpey; E: hueso entretrejido; EC: tejido esponjoso compactado; LR: línea de reabsorción; PLcr: hueso pseudolamelar cruzado. Las flechas indican marcas de crecimiento. La flecha roja indica una doble marca de crecimiento. Luz normal (D,F,G), Luz polarizada (C,-J), Luz polarizada con filtro lambda (A,B,E).

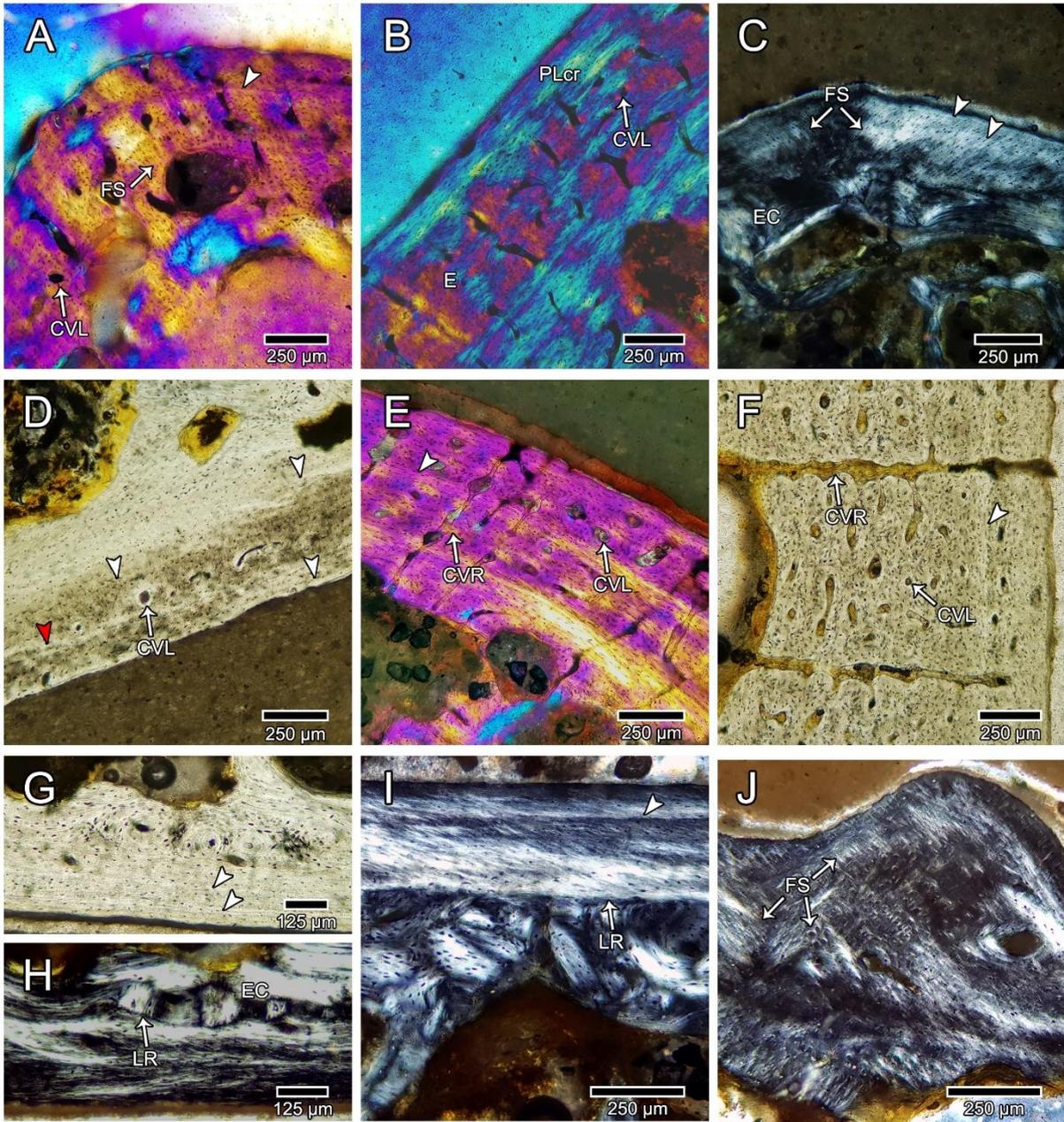


Figura III 9. Cortes histológicos de *Caiman yacare*: ejemplar juvenil MLPR-6772 (A-C,F,G,I,K,N,P,R,T), ejemplar adulto MACN-48841 (D,E,F,H,J,L,M,O,Q,S). A-C, área lateral del cuerpo de la vértebra caudal. D, área ventral del cuerpo de la vértebra caudal. E, área lateral del cuerpo de la vértebra caudal. F, espina de la vértebra caudal. G, espina de la vértebra caudal. H, espina de la vértebra caudal de. I y J, costilla cervical. K-M, costilla troncal, extremo proximal. N y O, costilla troncal, extremo distal. P y Q, chevron. R, área postero-lateral de la escápula. S, área antero-medial de la escápula. T, área medial del coracoides. Abreviaturas: CCI: capa circunferencial interna; CM: cavidad medular; CVL: canal vascular longitudinal; CVR: canal vascular radial; E: hueso entretejido; FS: fibras de Sharpey; L: lamelar; PL: tejido pseudolamelar; PLcr: tejido pseudolamelar cruzado. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (B,E,H,J,L,N,Q), Luz polarizada (A,I,M,O), Luz polarizada con filtro lambda (C,D,F,G,K,P,R-T).

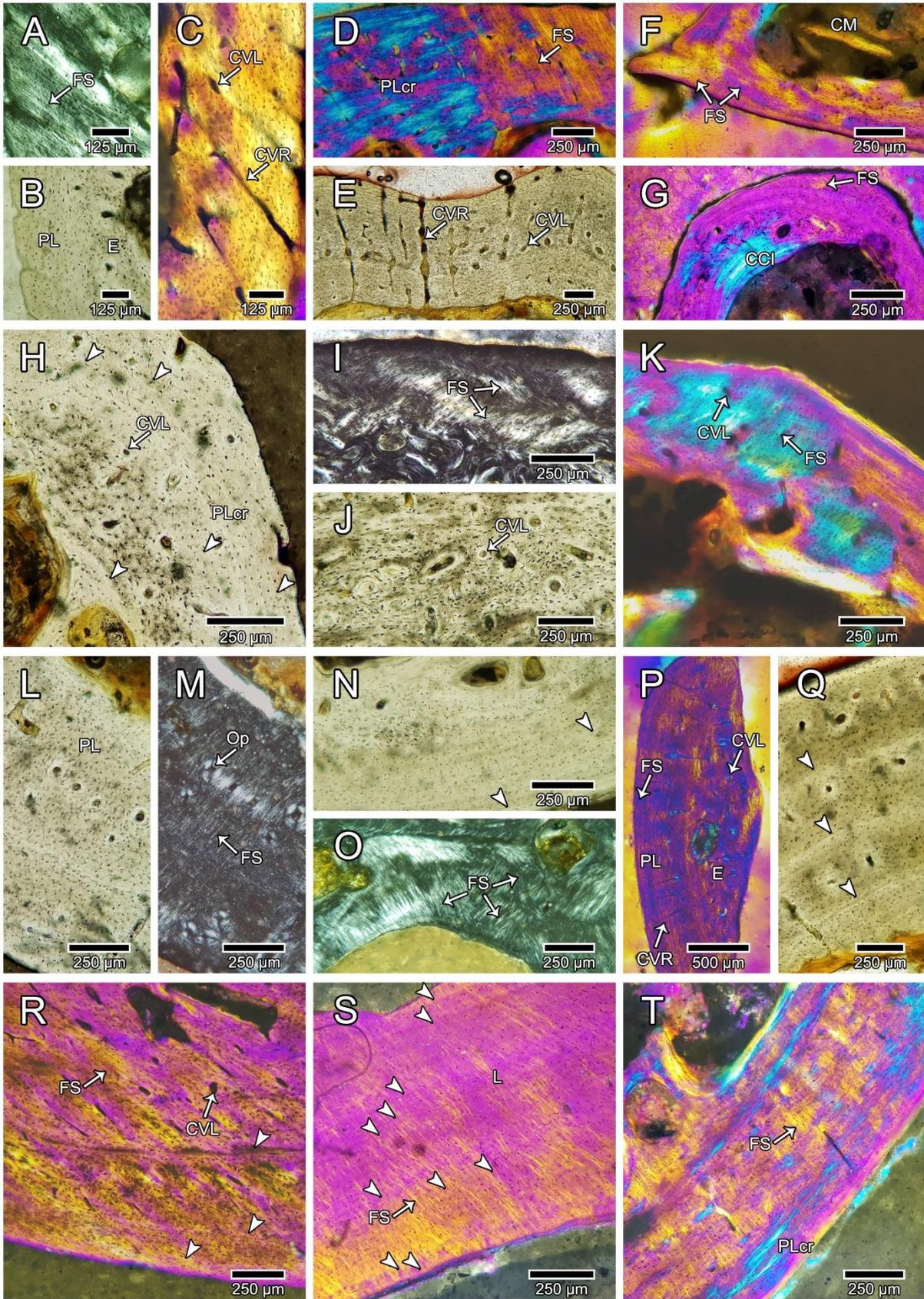


Figura III 10. Cortes histológicos de *Caiman yacare*: ejemplar adulto MACN-48841 (A,C-E,H,J,K,M,O), ejemplar juvenil MLPR-6772 (B,F,G,I,L,N,P). A, área medial del coracoides. B, área posterior de la metáfisis proximal del húmero. C, área antero-medial de la metáfisis proximal del húmero. D y E, detalle de la figura C. F, área lateral de la diáfisis del húmero. G, área anterior de la diáfisis del húmero. H, área antero-medial de la diáfisis del húmero. I, área posterior de la metáfisis distal del húmero. J, área anterior de la metáfisis distal del húmero. K, área postero-lateral de la metáfisis distal del húmero. L, área lateral de la diáfisis de la ulna. M, área posterior de la diáfisis de la ulna. N, área posterior de la diáfisis del radio. O, área anterior de la diáfisis del radio. P, área lateral del ilion. Abreviaturas: CCI: capa circunferencial interna; CM: cavidad medular; CVL: canal vascular longitudinal; CVR: canal vascular radial; EC: tejido esponjoso compactado; FS: fibras de Sharpey; L: tejido lamelar; LR: línea de reabsorción; PL: tejido pseudolamelar; PLcr: tejido pseudolamelar cruzado. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (E,G), Luz polarizada (D,H,K), Luz polarizada con nicoles cruzados (L), Luz polarizada con filtro lambda (A-C,F,I,J,M-P).

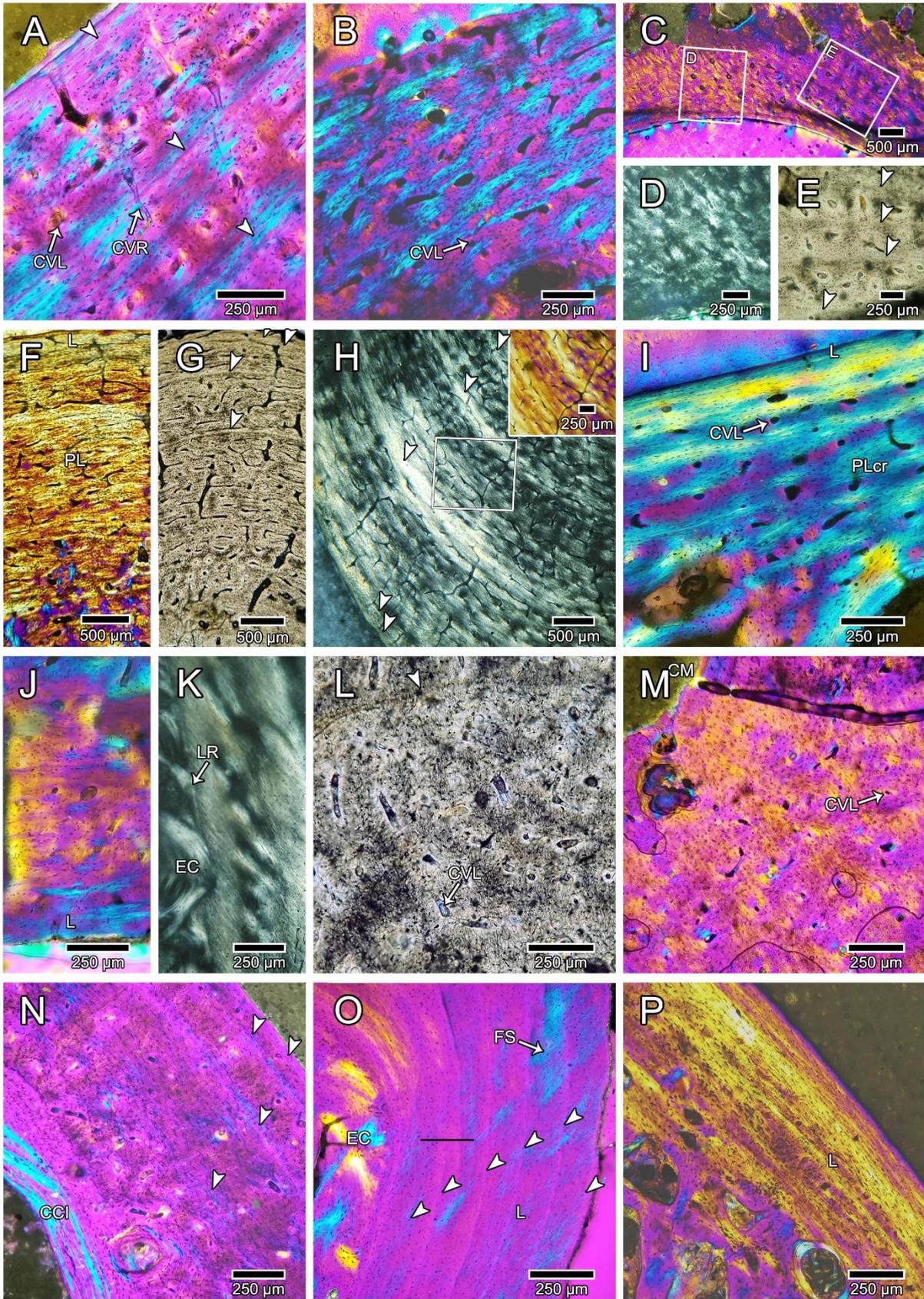


Figura III 11. Cortes histológicos de *Caiman yacare*: ejemplar adulto MACN-48841 (A,C,E,G,K), ejemplar juvenil MLPR-6772 (B,D,F,H,J,L). A, área ventral del ilion. B, área postero-ventral del pubis. C, área dorsal del pubis. D, área dorso-lateral del isquion. E, área postero-medial del isquion. F, área anterior de la metáfisis proximal del fémur. G, área lateral de la metáfisis proximal del fémur. H, área medial de la diáfisis del fémur. I, área posterior de la diáfisis del fémur de MACN-48841. J, área anterior de la metáfisis distal del fémur. K, área posterior de la metáfisis distal del fémur. L, área medial de la diáfisis de la fíbula de ZOO. Abreviaturas: CCI: capa circunferencial interna; CM: cavidad medular; CVL: canal vascular longitudinal; CVR: canal vascular radial; E: hueso entretejido; FS: fibras de Sharpey; L: tejido lamelar; Op: osteona primaria; PL: tejido pseudolamelar; PLcr: hueso pseudolamelar cruzado. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (B-F), Luz polarizada (A,H), Luz polarizada con filtro lambda (G,I,J,K,L).

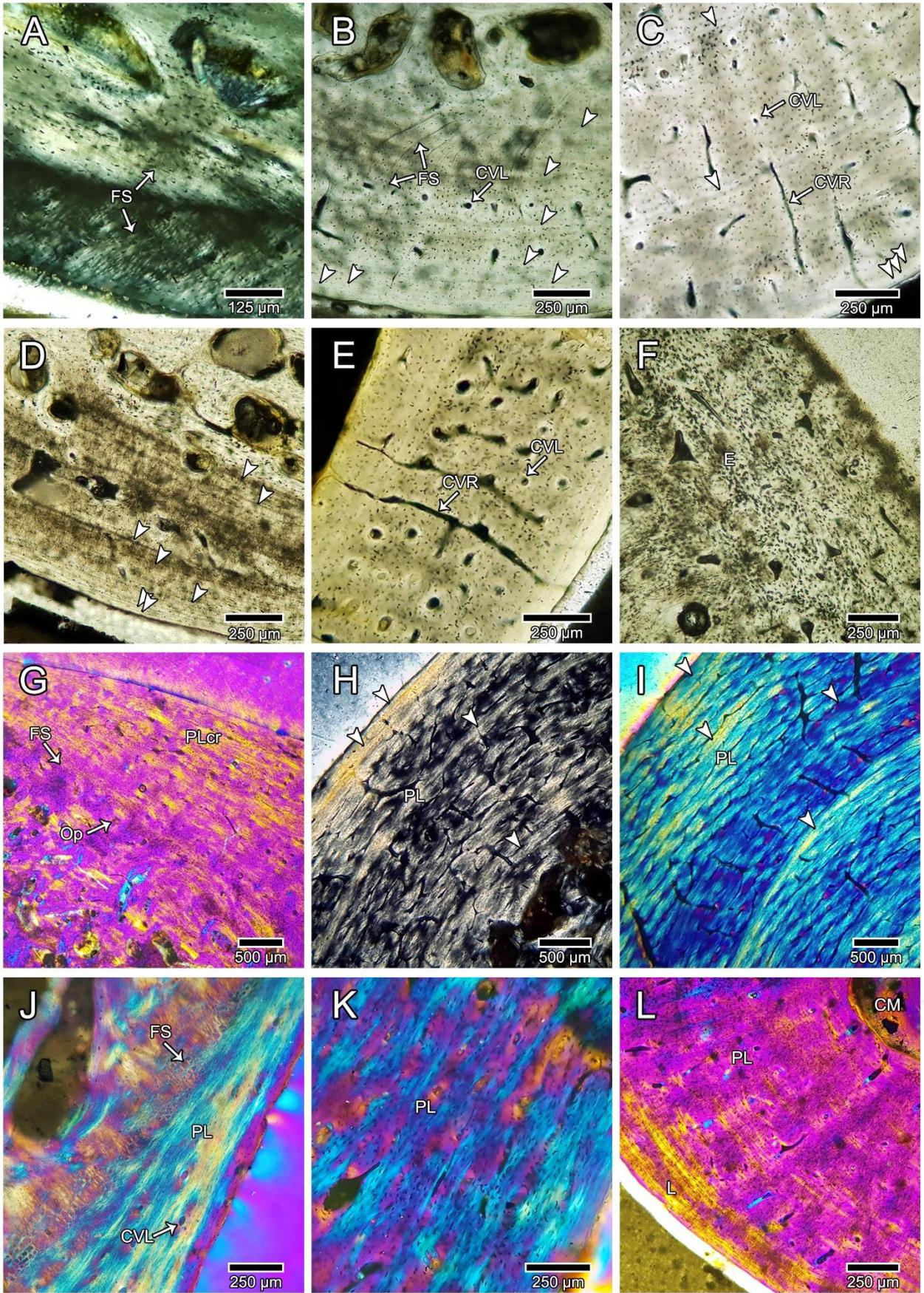


Figura III 12. Cortes histológicos de *Caiman yacare*: ejemplar adulto MACN-48841 (A,C), ejemplar juvenil MLPR-6772 (B,D-F). A, área antero-lateral de la diáfisis de la fíbula. B, área medial de la diáfisis de la tibia. C, diáfisis de la tibia. D y E, osteodermo troncal. F, osteodermo nual. Abreviaturas: CCI: capa circunferencial interna; CVC: canal vascular circunferencial; E: hueso entretejido; EC: tejido esponjoso compactado; L: tejido lamelar; PL: tejido pseudolamelar; PL/L: tejido pseudolamelar/lamelar. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (A,E,F), Luz polarizada con filtro lambda (B-D).

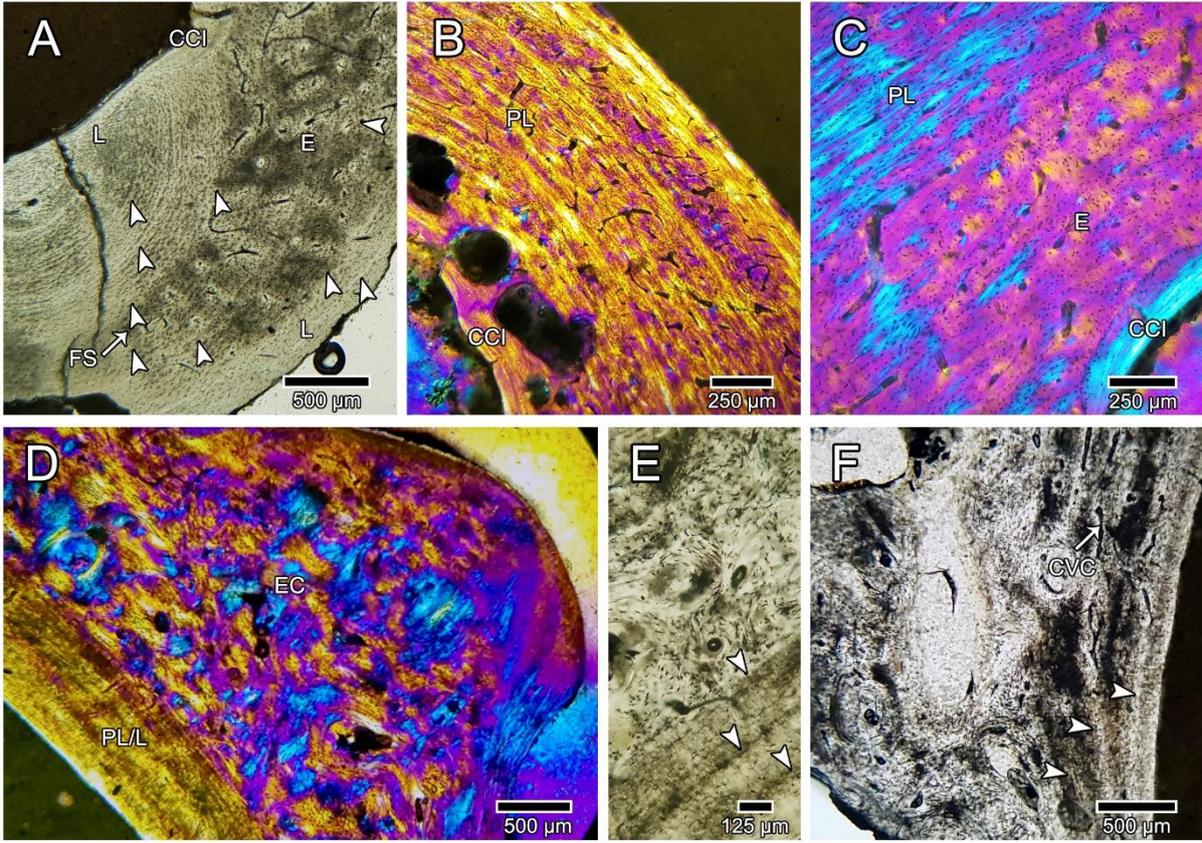


Figura III 13. Cortes histológicos de *Caiman* sp. (MLP 41-XII-13-1035, MLP 41-XII-13-1036, MLP 41-XII-13-1041 y MACN-Pv-5687). A, área lateral del cuerpo de la vértebra cervical de MLP 41-XII-13-1035. B y C, área lateral del cuerpo de la vértebra caudal de MLP 41-XII-13-1036. D, extremo proximal de la costilla troncal de MLP 41-XII-13-1041. E, extremo distal de la costilla troncal de MLP 41-XII-13-1041. F, área lateral de la diáfisis del húmero de MACN-Pv-5687. G, área anterior de la diáfisis del húmero de MACN-Pv-5687. Abreviaturas: CVL: canal vascular longitudinal; CVR: canal vascular radial; E: entretejido; FS: fibras de Sharpey; Op: osteonas primarias. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (D), Luz lambda (A-C,E-G).

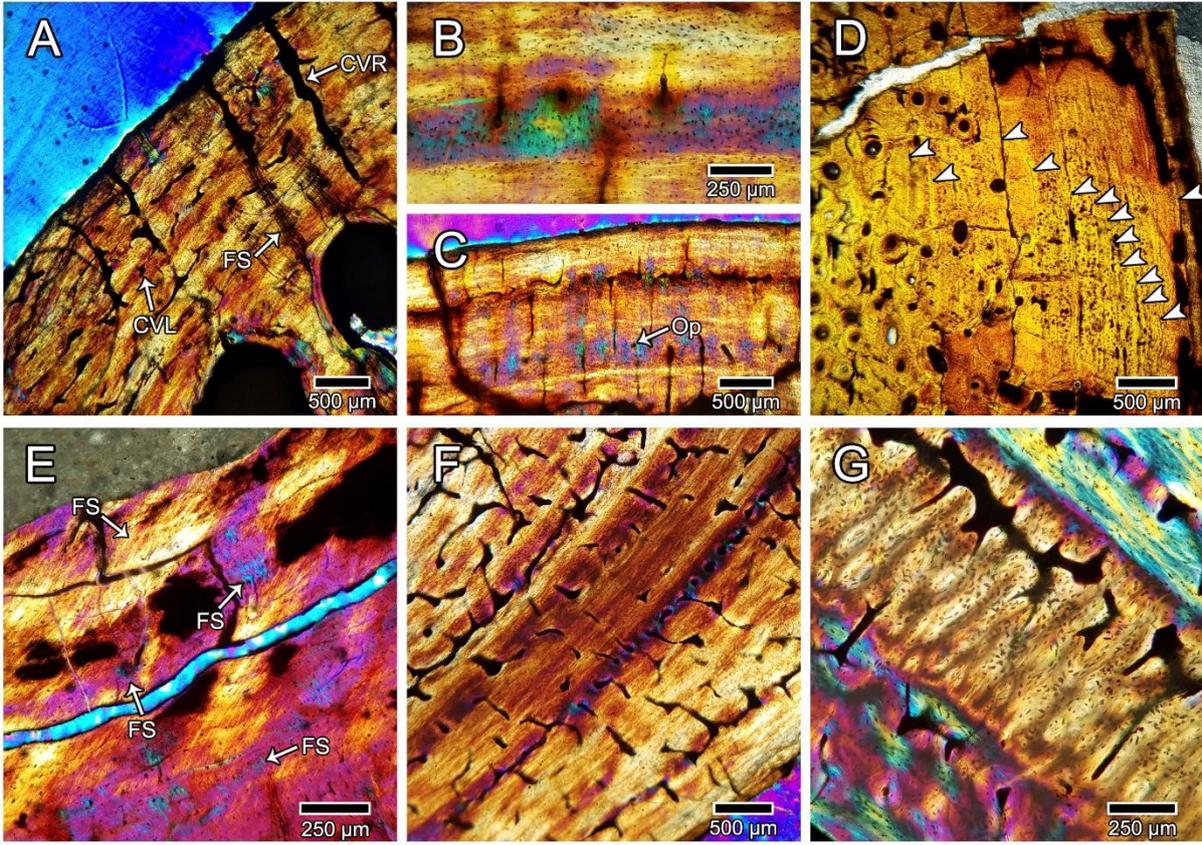


Figura III 14. Músculos diseccionados del miembro anterior y posterior de caimanes (*Caiman yacare* MACN-48841, *Caiman yacare* MLPR-6772). (A, B) Húmero en vista dorsal y lateral. (C, D) Fémur en vista anterior y lateral, respectivamente. Abreviaturas: *Di. Clav.*, *Deltoideus Clavicularis*; *Caufem. B.*, *Caudofemoralis Brevis*; *Caufem. L.*, *Caudofemoralis Longus*; *Corbra B. V.*, *coracobrachialis brevis ventralis*; *Femtib.*, *femorotibialis*; *Iliofem.*, *Iliofemoralis*.

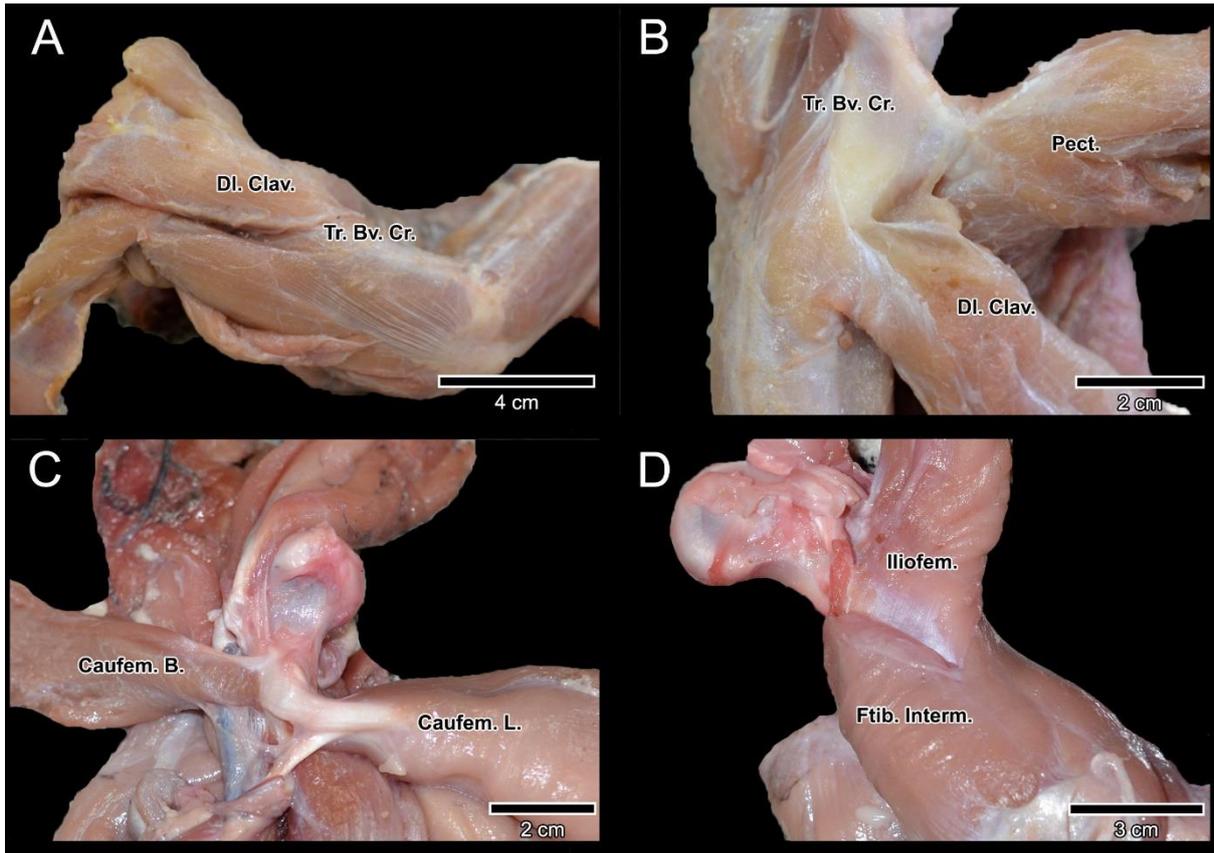


Figura III 15. Sitios de unión muscular en el húmero y fémur de *Caiman latirostris* y la presencia de fibras de Sharpey en relación a cada musculo en las secciones delgadas de las metáfisis proximal y distal. (A, B) Húmero izquierdo en vista dorsal y ventral, respectivamente. (C, D) Secciones transversales del húmero izquierdo de *Caiman latirostris* (metáfisis proximal y distal, respectivamente). (E, F) Fémur izquierdo de *Caiman latirostris* (en vista medial y anterior, respectivamente). (G, H) Secciones transversales del fémur de *Caiman latirostris* (metáfisis proximal y distal, respectivamente). Abreviaturas: *DI. Clav.*, *Deltoideus Clavicularis*; *Caufem. B.*, *Caudofemoralis Brevis*; *Caufem. L.*, *Caudofemoralis Longus*; *Corbra B. V.*, *coracobrachialis brevis ventralis*; *Femtib.*, *femorotibialis*; *Iliofem.* *Iliofemoralis*; *Lat. D.* y *Ter. Mj.*, *latissimus dorsii* y *teres major*; *Pubischfem. I1.*, *puboischiofemoralis internus 1*; *Pubischfem. I2.*, *puboischiofemoralis internus 2*; *Pect.*, *Pectoralis*; *Tri. Bv. Cr*, *Tri. Bv. Int.*; *Tri. Bv. Cau.*, *Tríceps brevis cranialis, intermedius* y *caudalis*. Las fibras de Sharpey de color negro son las que no tendrían un correlato con la unión de ningún musculo.

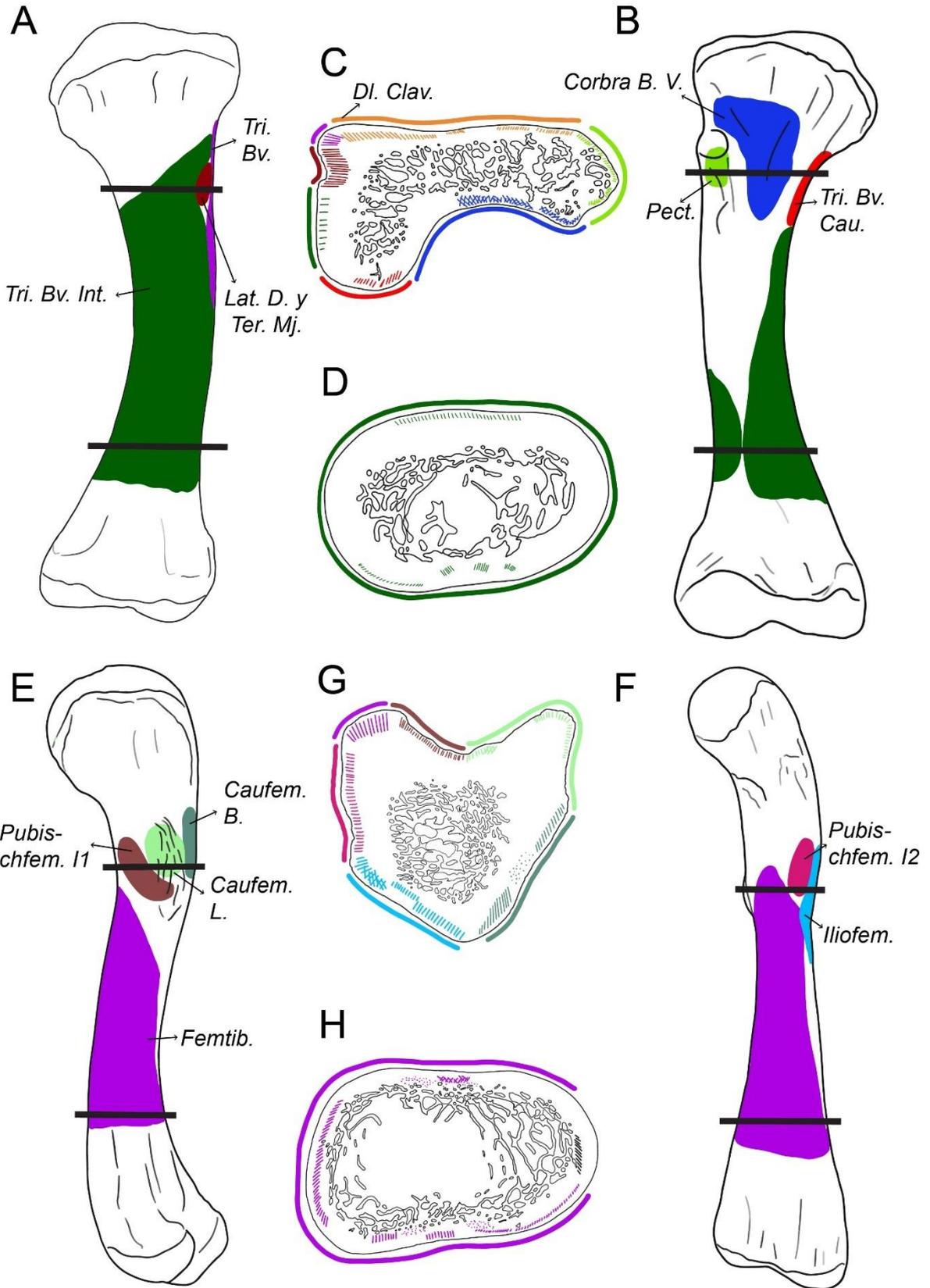
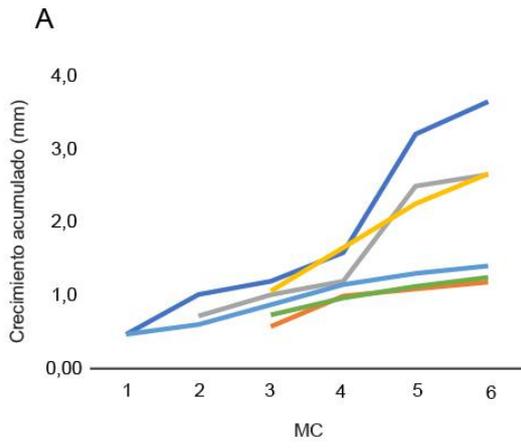


Figura III 16. Curvas de crecimiento calibradas del estilopodio y zeugopodio. (A,B) *Caiman latirostris* (MLPR-6771); (C,D) *Caiman yacare* (MLPR-6770); (A) curva de crecimiento acumulado; (B) curva de las tasas de crecimiento anual. MC: marcas de crecimiento.

■ Húmero ■ Radio ■ Ulna ■ Femúr ■ Fíbula ■ Tibia

Crecimiento Acumulado



Tasa de Crecimiento Anual

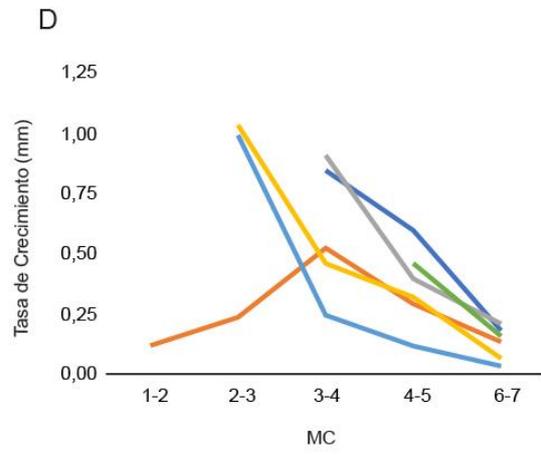
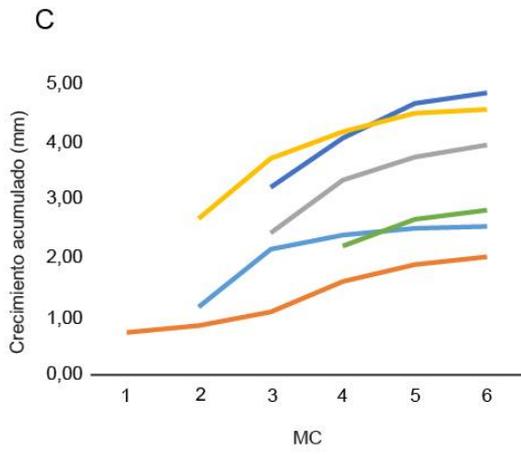
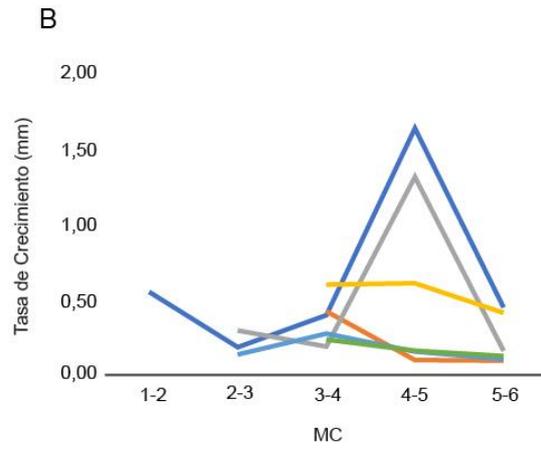


Figura III.17. Curvas de crecimiento calibradas del estilopodio y zeugopodio de *Caiman latirostris* (MLPR-6770); (A) curva de crecimiento acumulado; (B) curva de las tasas de crecimiento anual. MC: marcas de crecimiento.

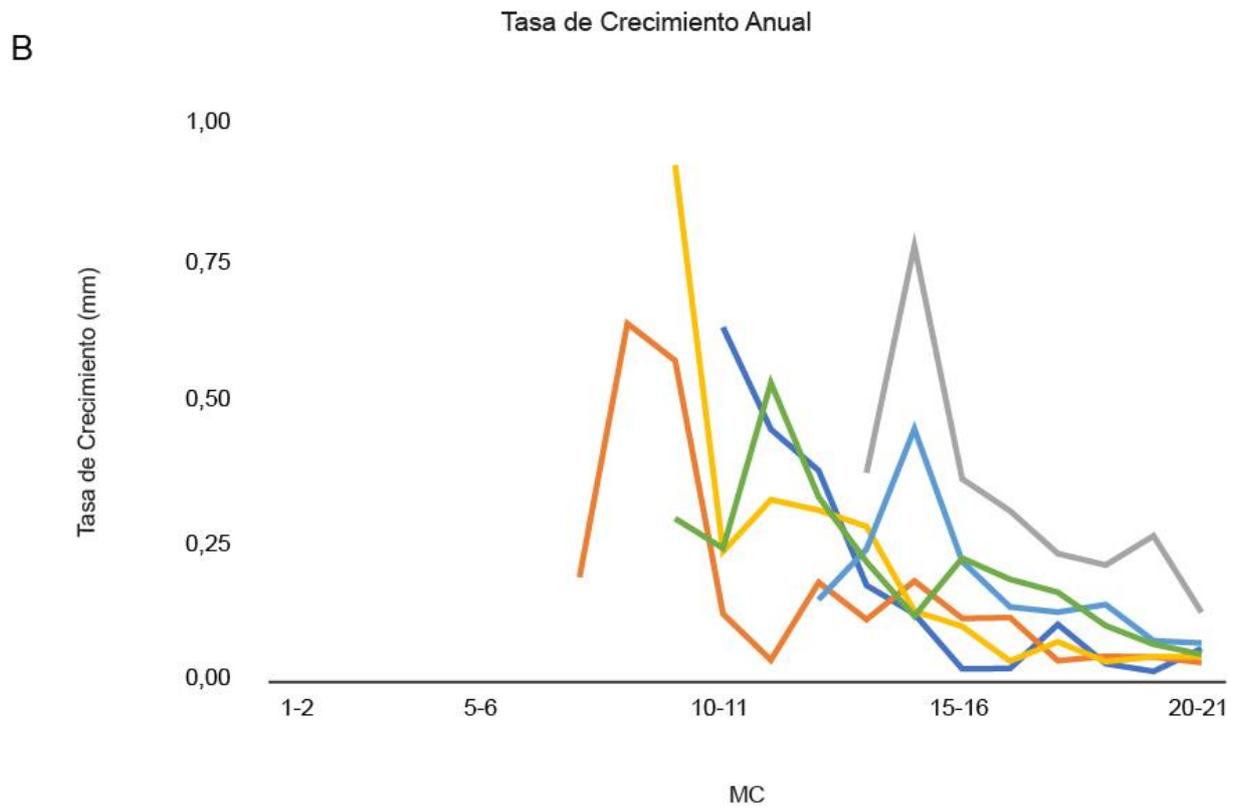
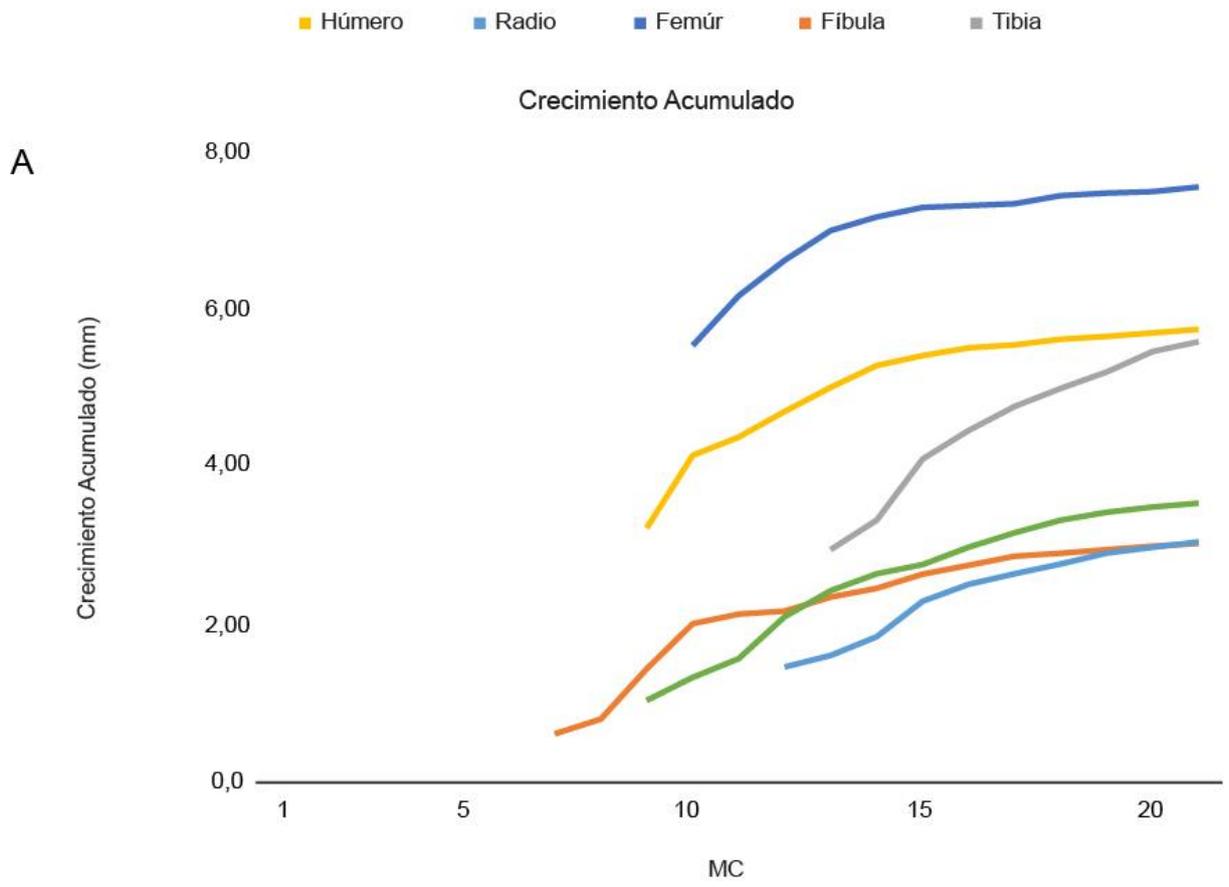


Figura III 18. Curvas de crecimiento calibradas del estilopodio y zeugopodio *Caiman yacare* (MACN-48841); (A) curva de crecimiento acumulado; (B) curva de las tasas de crecimiento anual. MC: marcas de crecimiento.

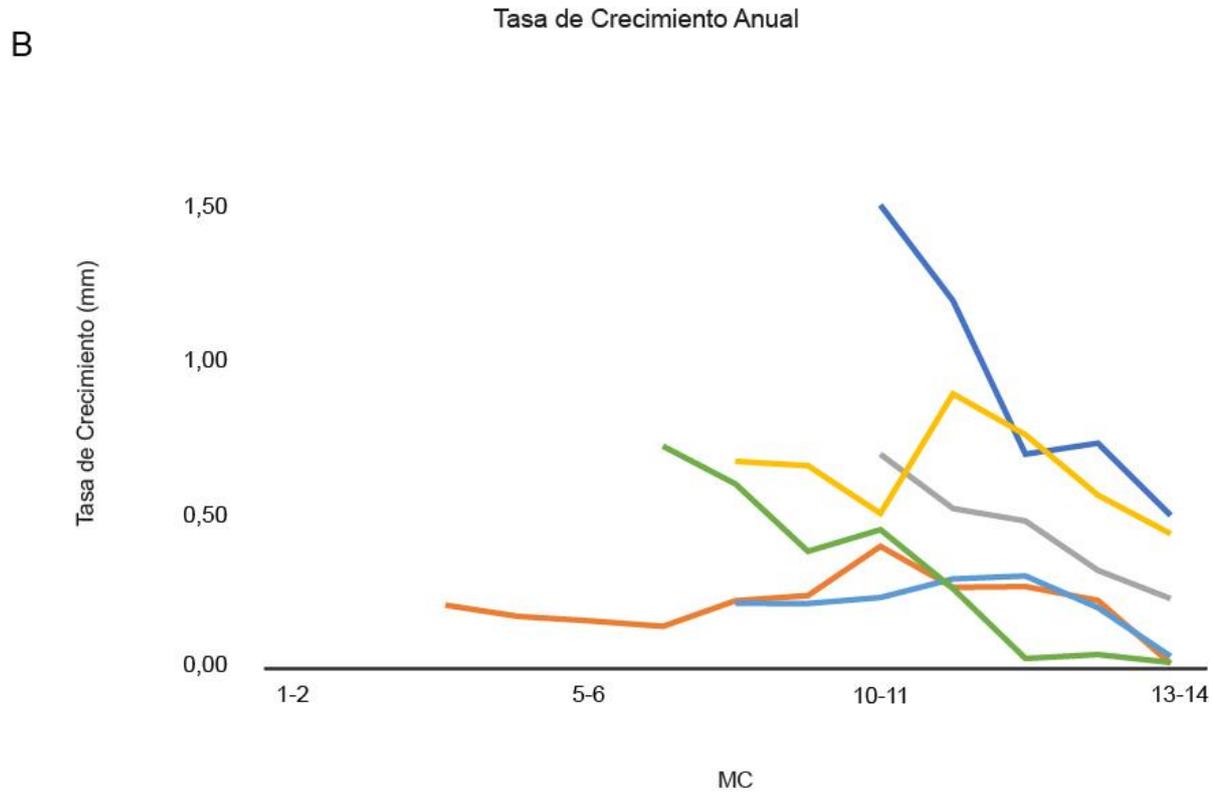
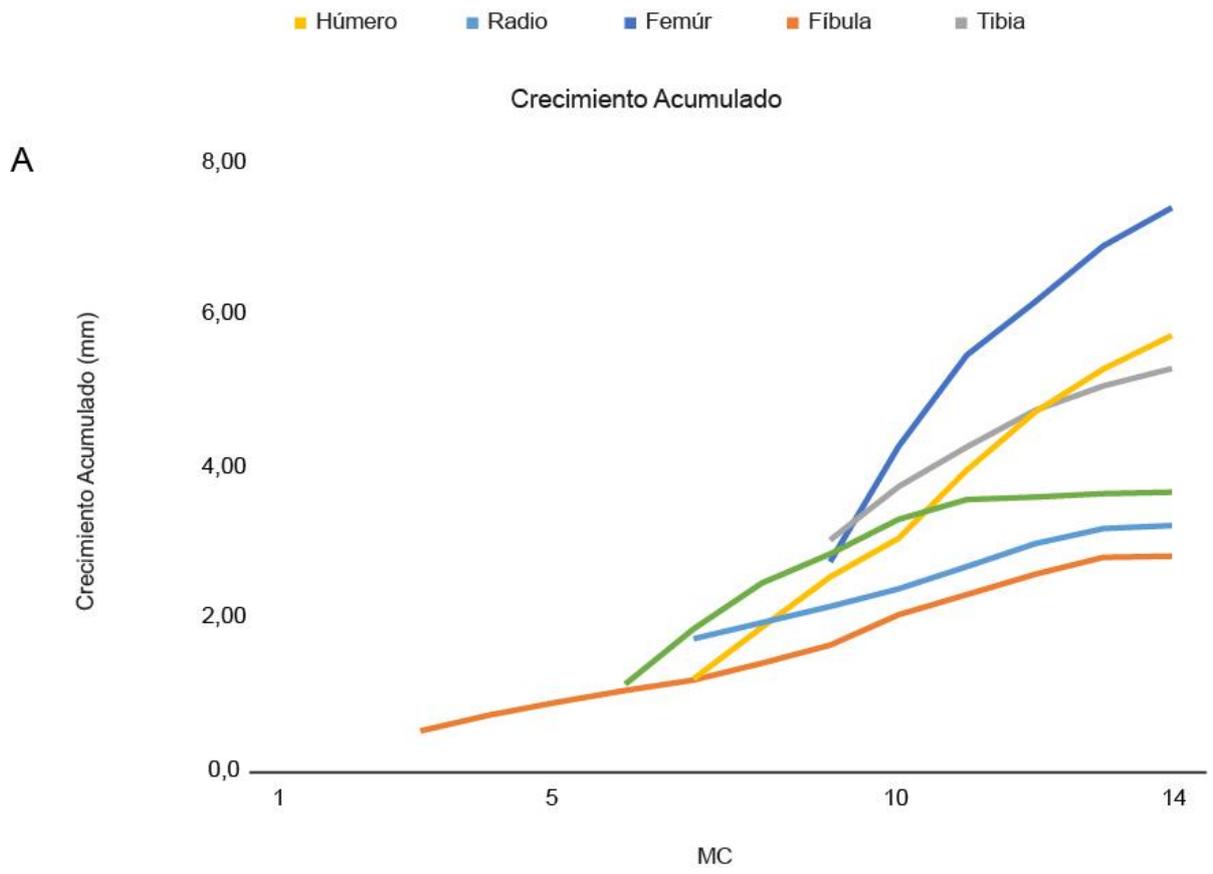
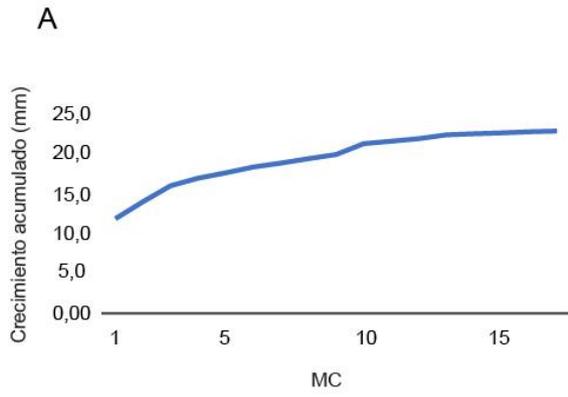


Figura III 19. Curvas de crecimiento calibradas del húmero de ejemplares fósiles de *Caiman* sp. (MACN-Pv-5688, MACN-Pv-5687); (A) curva de crecimiento acumulado; (B) curva de las tasas de crecimiento anual. MC: marcas de crecimiento.

Crecimiento Acumulado



Tasa de Crecimiento Anual

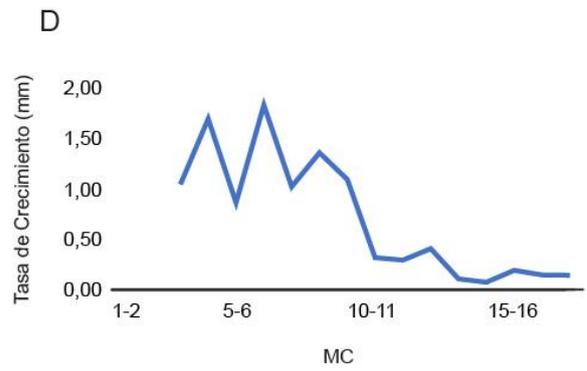
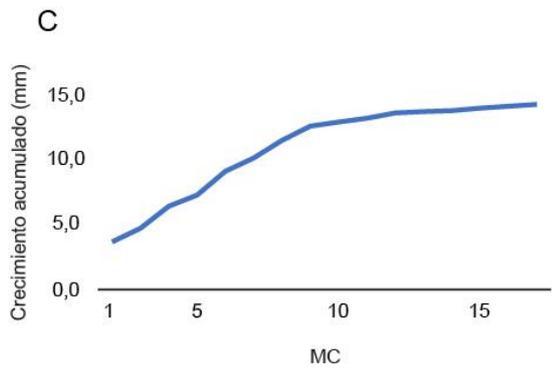
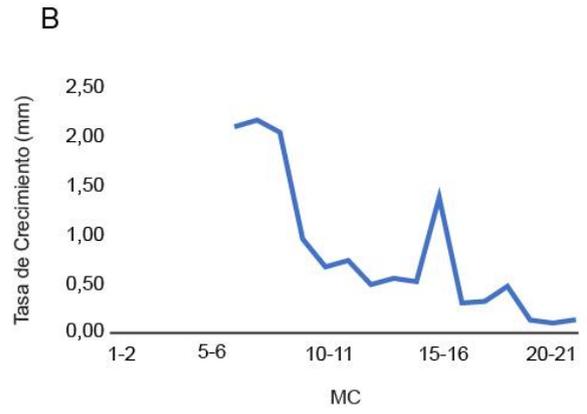


Figura IV 1. Superarbol simplificado de distintas propuestas filogenéticas tomadas de Jarvis et al. (2014) y Prum et al. (2015) mostrando las relaciones filogenéticas de los Rheiformes y considerando a las Palaeognathae como grupo monofilético (Modificado de Braun et al., 2019, figura1).

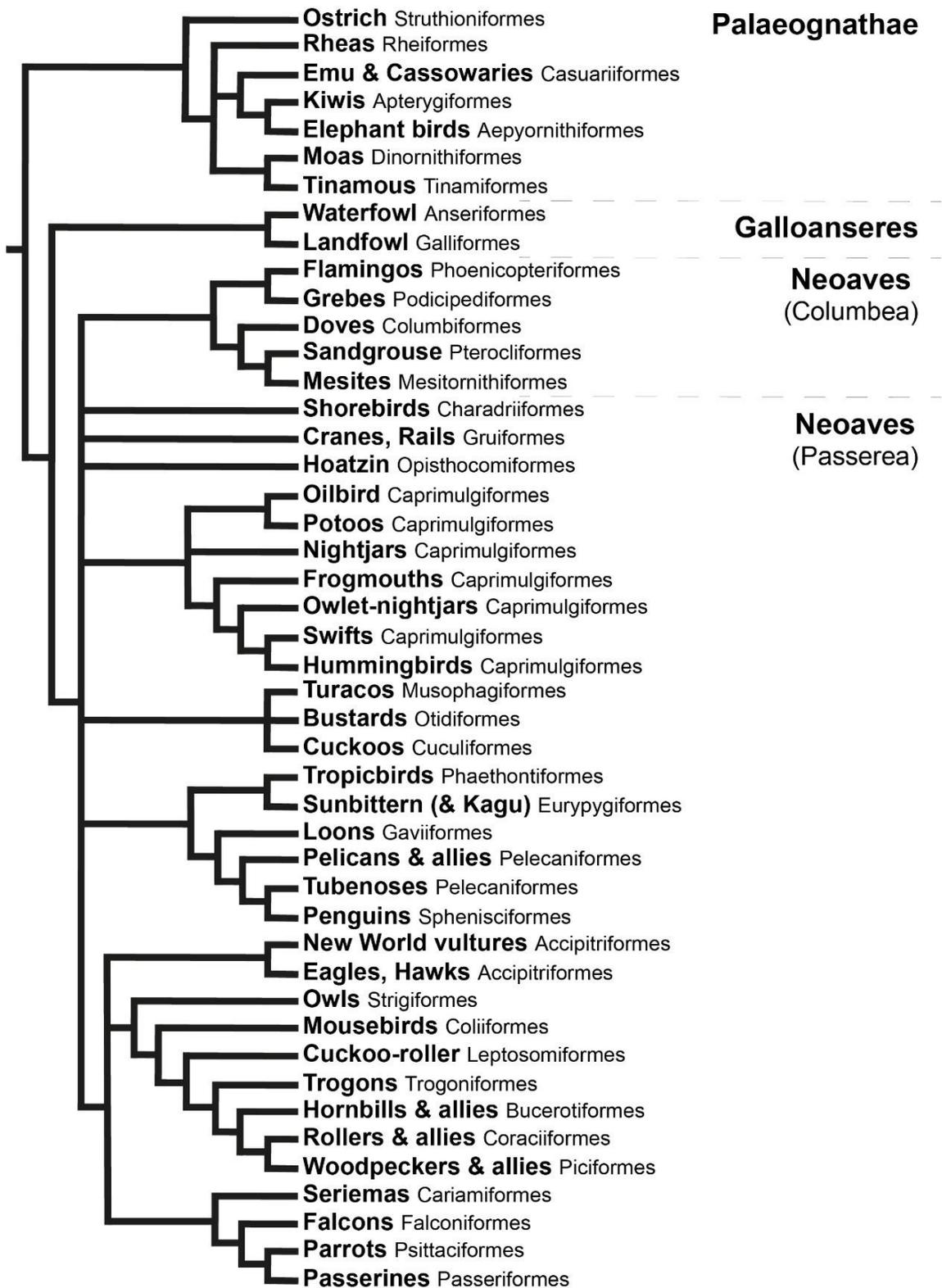


Figura III 2. Distribución actual de *Rhea americana* tomado de Fernández (1998), Tambussi y Acosta Hospitaleche (2002) y Agnolin et al. (2016). Las estrellas azules indican la localidad de donde provienen los materiales fósiles de *Rhea* estudiados en esta tesis.



Figura IV 3. Cortes histológicos de *Rhea americana*: ejemplares juvenil MLP-975 (A,C,E,G,K,M) y adulto MLPR-650 (B,D,F,H,J,M). A, área dorsal de la escápula. B, área postero-ventral de la escápula. C, área ventral del coracoides. D, área anterior del coracoides. E, área medial de la metáfisis proximal del húmero. F, área antero-medial de la metáfisis proximal del húmero. G y H, área dorsal de la diáfisis del húmero. I y J, metáfisis distal del húmero. K, área dorsal de la diáfisis de la ulna. L y M, área medial de la diáfisis de la ulna. Abreviaturas: CCI: capa circunferencial interna; CM: cavidad medular; CVL: canal vascular longitudinal; CVC: canal vascular circunferencial; Fs: fibras de Sharpey; H: tejido haversiano; L: tejido lamelar; Os: osteona secundaria. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (C,G,H,J,M), Luz polarizada (D,F,I), Luz polarizada con filtro lambda (A,B,E,K,L).

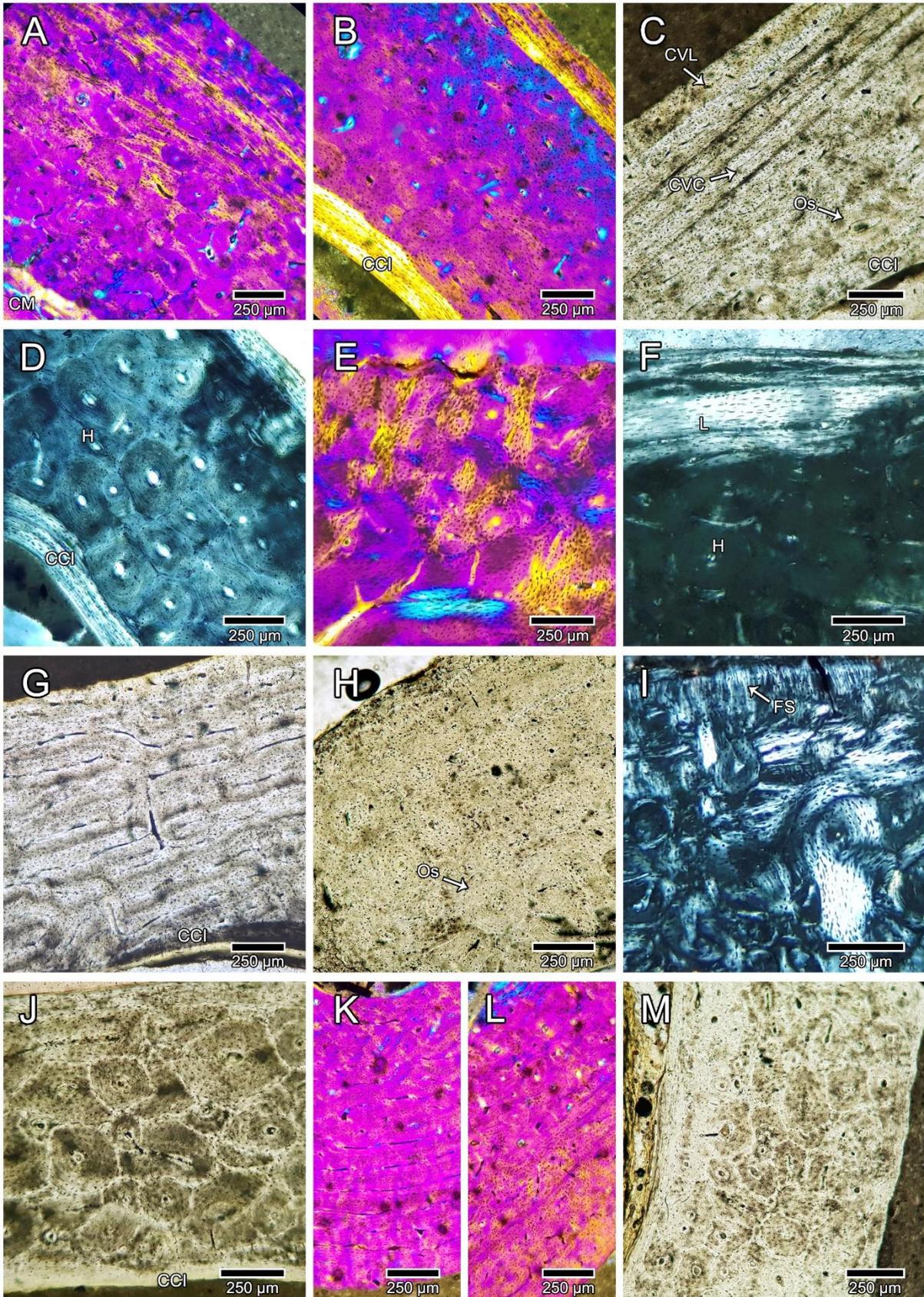


Figura IV 4. Cortes histológicos de *Rhea americana*: ejemplares juveniles MLP-897 (A,B,E-H,L,N), MLP-975 (C), MLP-160 (J) y adulto MLPR-650 (D,I,K,M). A, área latero-ventral de la diáfisis del radio. B, área ventral de la diáfisis del radio. C, área medial de la diáfisis del radio. D, área posterior de la diáfisis del radio. E, diáfisis del pubis. F y G, diáfisis del isquion. H e I, metáfisis proximal del fémur. J, área anterior de la diáfisis del fémur. K, área lateral de la diáfisis del fémur. L y M, metáfisis distal del fémur. N, área lateral de la diáfisis de la fíbula. Abreviaturas: CCI: capa circunferencial interna; CVL: canal vascular longitudinal; H: tejido haversiano; CVR: canal vascular radial; EC: hueso esponjoso compactado; FL: tejido fibrolamelar; L: tejido lamelar; Op: osteona primaria; Os: osteona secundaria; PI: tejido pseudolamelar. Las flechas indican marcas de crecimiento. Luz normal (A,H,I,K,L), Luz polarizada (M), Luz polarizada con filtro lambda (B-G,J,N).

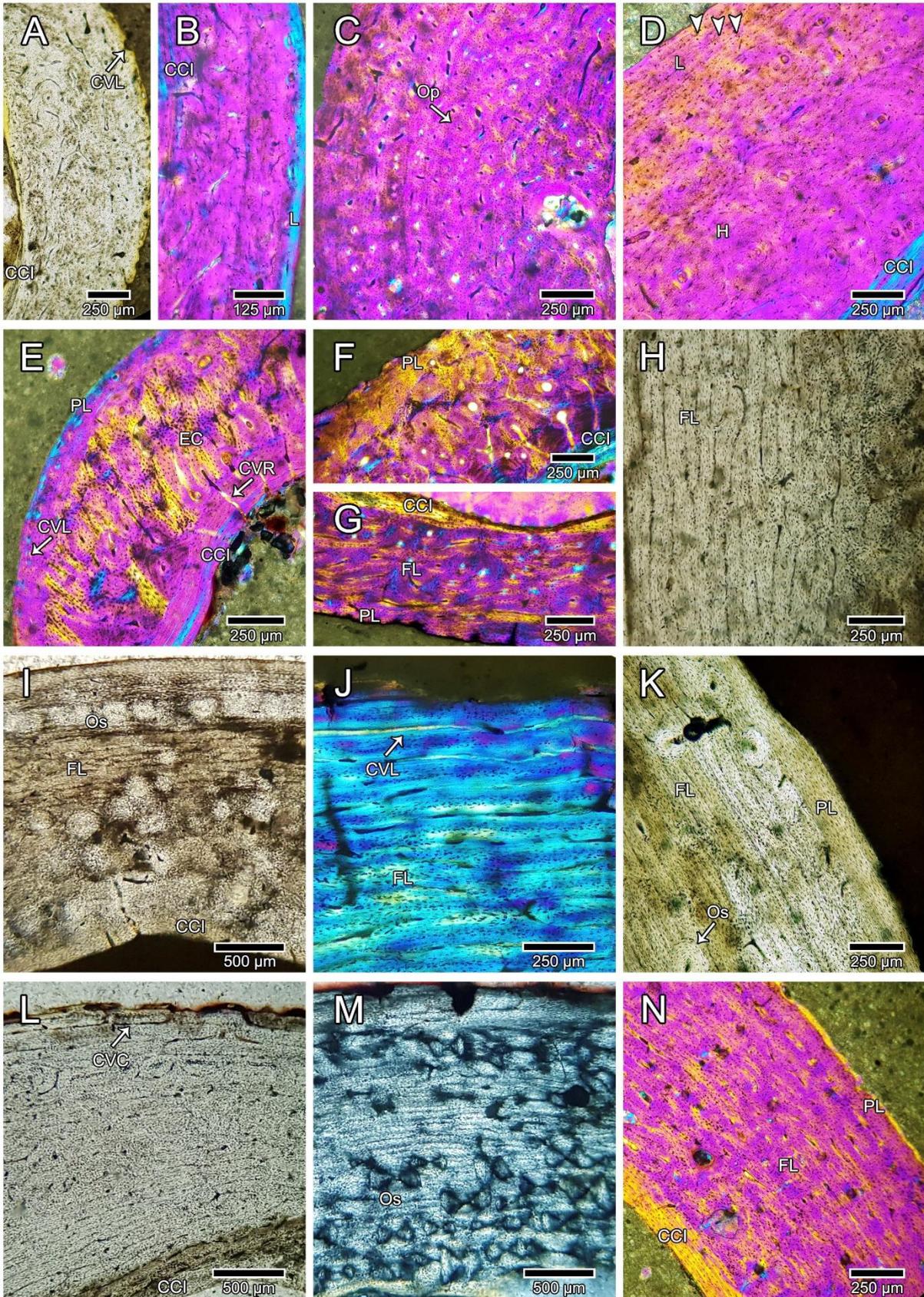


Figura IV 5. Cortes histológicos de *Rhea americana*: ejemplares adulto MLPR-650 (A) y juveniles MLP-897 (B-E). A, área antero-lateral de la diáfisis de la fíbula; B, área postero-medial de la mitad de la diáfisis del tibiotarso; C y D, detalles de B. E, área postero-lateral de la parte más angosta de la diáfisis del tibiotarso. Abreviaturas: CCI: capa circunferencial interna; CCE: capa circunferencial externa; H: tejido haversiano; EC: hueso esponjoso compactado; FL: tejido fibrolamelar; PI: tejido pseudolamelar. Luz polarizada (A), Luz polarizada con filtro lambda (B-E).

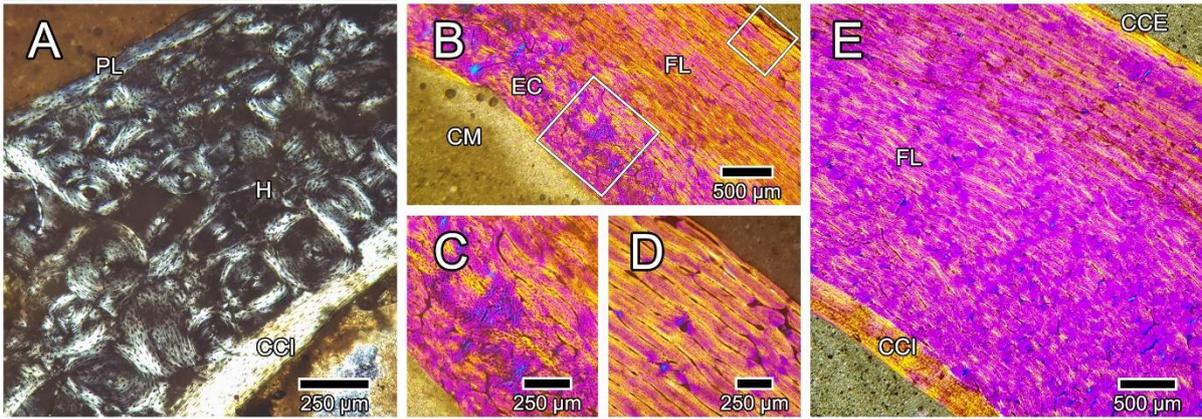


Figura IV 6. Cortes histológicos a nivel de la diáfisis de huesos largos de *Rhea*. A-C: húmero de MACN-Pv-14375; D y E: ulna de MLP-20-210; F y G: fémur de MACN-Pv-10141; H: tibiotarso de MLP-20-229; I y J: tibiotarso de MLP-20-215. A, área antero-ventral. B, área ventral. C, área anterior. D, área dorsal. E, área ventral. F, área posterior. G, área antero-lateral. H, área lateral. I, área lateral. J, área medial. Abreviaturas: CCI: capa circunferencial interna; CM: cavidad medular; CVC: canal vascular circunferencial; CVL: canal vascular longitudinal; FL: fibrolamelar; FS: fibras de Sharpey; Lam: laminar; Os: osteona secundaria; Plx: plexiforme; Ret: reticular. La flecha indica una marca de crecimiento. Luz normal (E,F), Luz polarizada (A,B), Luz polarizada con filtro lambda (C,D,G,H-J).

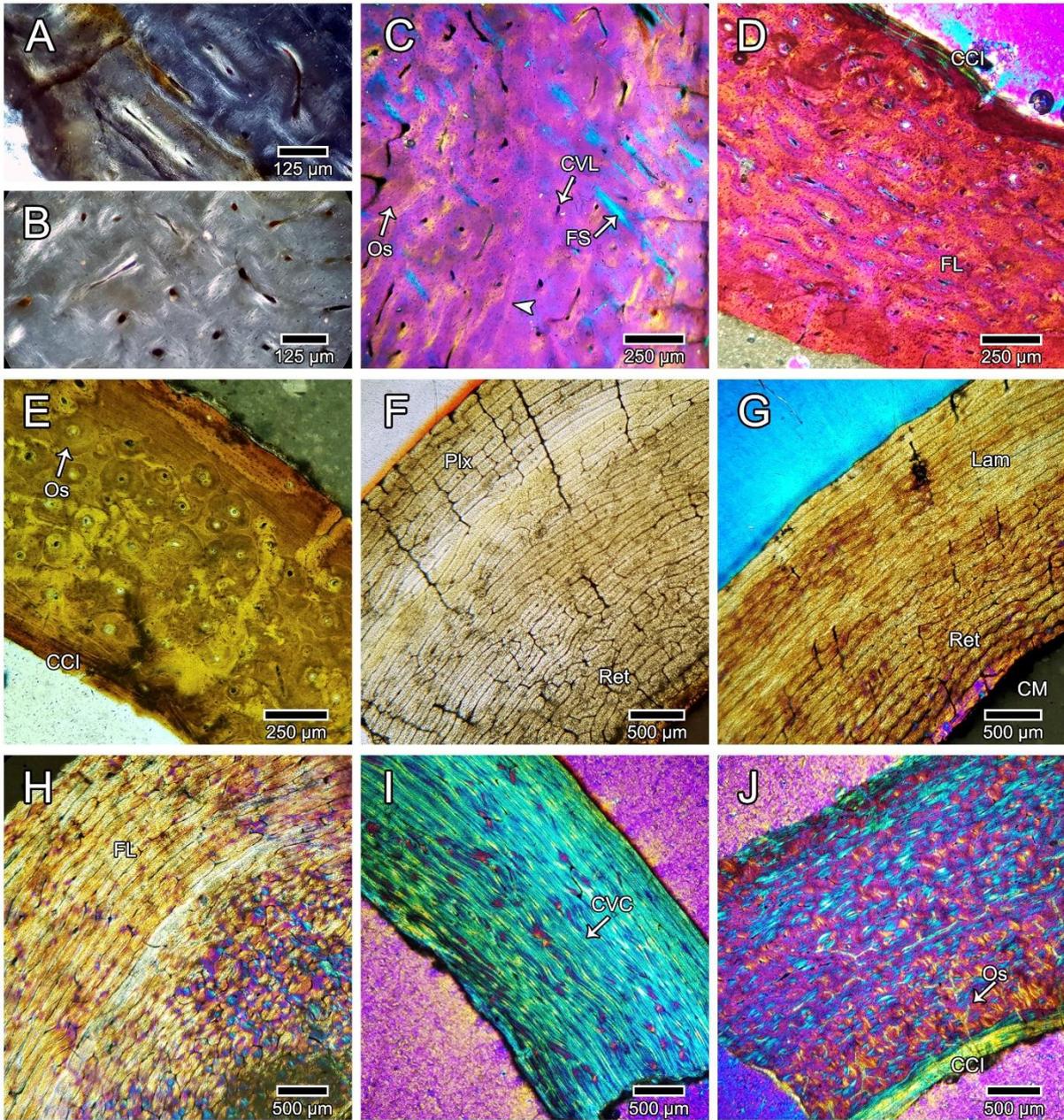


Figura IV 7. Músculos diseccionados del miembro anterior y posterior de *Rhea americana* (MLP-962). (A, B) Húmero. (C, D) Fémur. Abreviaturas: *Brach.*, brachialis; *Di. M.*, *Deltoideus major*; *Femt. Int.*, *femorotibialis intermedius*; *Femt. Lat. P. Dist.*, *femorotibialis lateralis pars distalis*; *Femt. Lat. P. Prox.*, *femorotibialis lateralis pars proximalis*; H., húmero, *Humtri.*, *humero-triceps*; *Lat. D. Cau.*, *latissimus dorsi caudalis*.

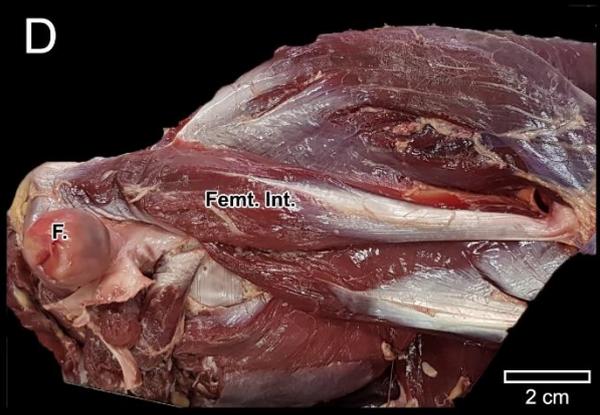
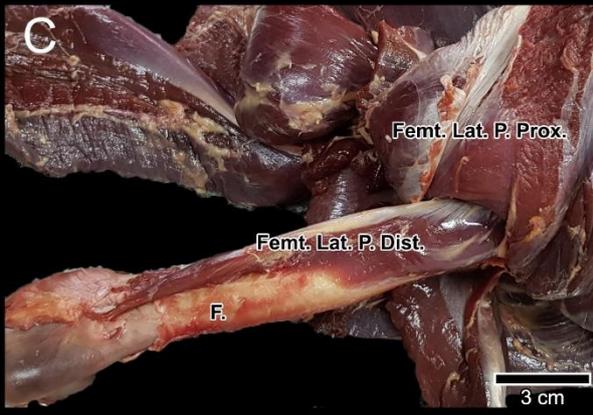
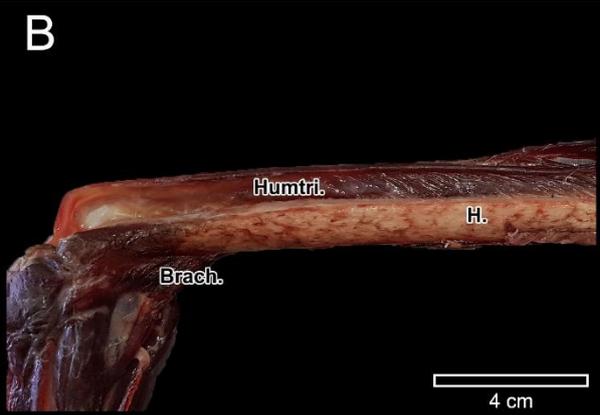
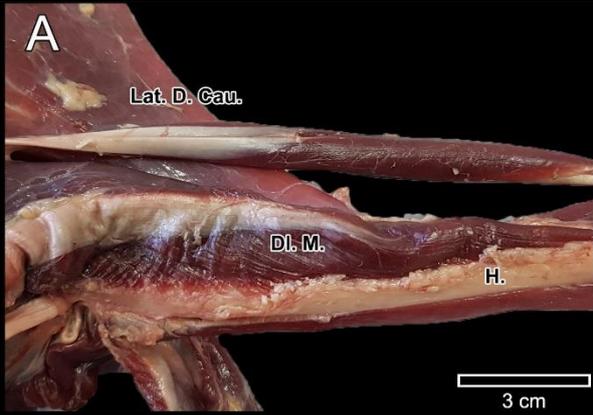
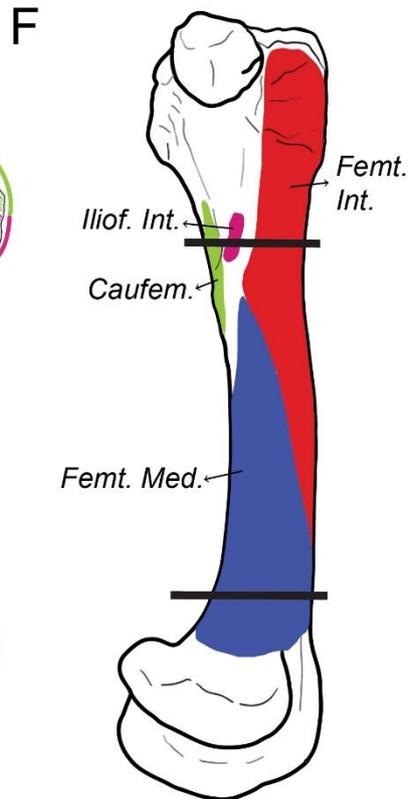
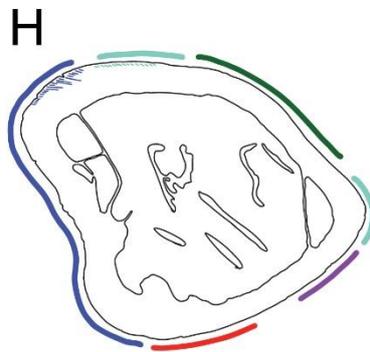
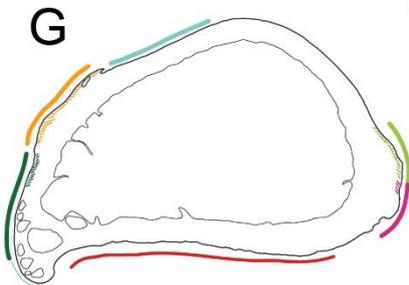
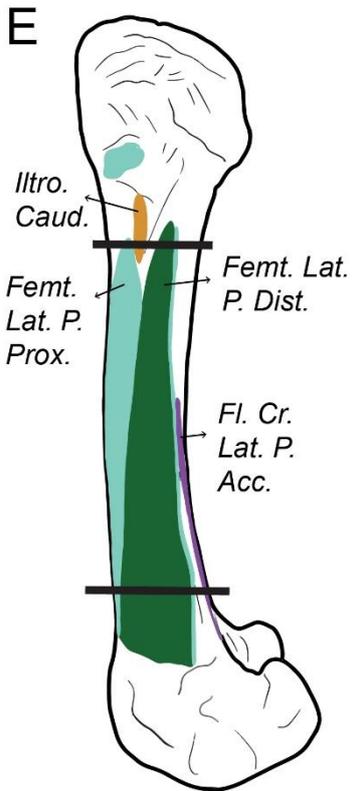
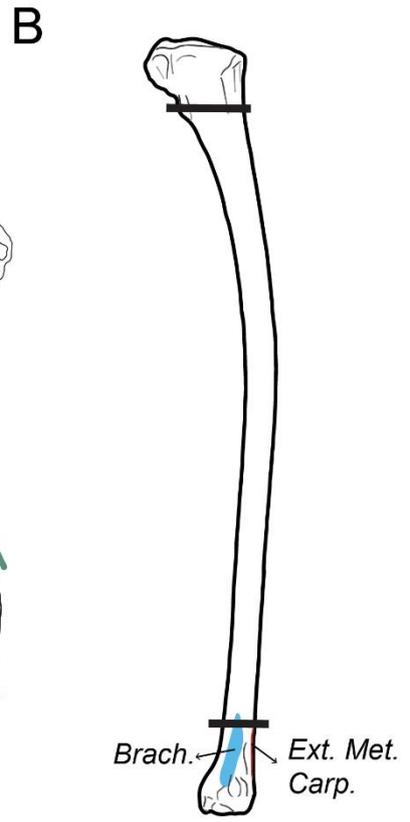
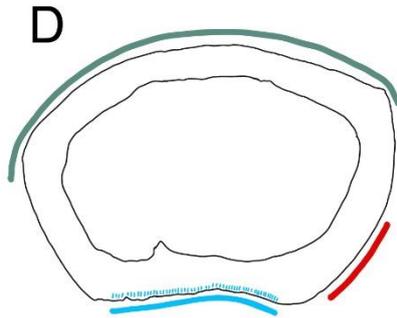
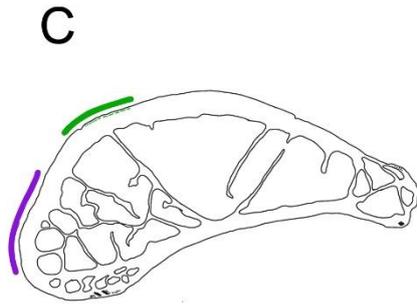
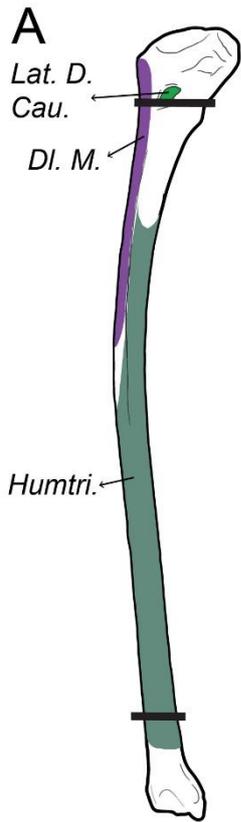


Figura IV 8. Sitios de unión muscular en el húmero de *Rhea americana* (MLP-650) y la presencia de fibras de Sharpey en relación con cada musculo en las secciones delgadas de las metáfisis proximal y distal. (A, B) Húmero en vista ventral y dorsal, respectivamente. (C, D) Secciones transversales del húmero (metáfisis proximal y distal, respectivamente). (E, F) Fémur en vista lateral y medial, respectivamente. (G, H) Secciones transversales del fémur (metáfisis proximal y distal, respectivamente). Abreviaturas: *Brach.*, brachialis; *DI. M.*, *Deltoideus major*; *Caufem.*, *Caudofemoralis*; *Ext. Met. Carp.*, *extensor metacarpi radialis*; *Fl. Cr. Lat. P. Acc.*, *flexor cruris lateralis pars accesoria*; *Femt. Int.*, *femorotibialis intermedius*; *Femt. Lat. P. Dist.*, *femorotibialis lateralis pars distalis*; *Femt. Lat. P. Prox.*, *femorotibialis lateralis pars proximalis*; *Femt. Med.*, *femorotibialis medialis*; *Humtri.*, *humero-triceps*; *Iliof. Int.*, *iliofemoralis internus*; *Illtro. Caud.*, *iliotrochantericus caudalis*. Las fibras de Sharpey de color negro son las que no tendrían un correlato con la unión de ningún musculo.



TABLAS

Tabla I 1. Ejemplares estudiados en esta tesis. Abreviaturas: A: adulto; H: hembra; J: juvenil; LRC: longitud recta del caparazón; LHC: longitud hocico cloaca; M: macho; SA: subadulto.

Ejemplar	LRC/ LHC (cm)	J/A	Sexo	Procedencia	Estado de conservación	Tipo de Análisis
<i>Phrynops hilarii</i> MLPR-6402	29,8	A	M	Arroyo Buñirigo, Partido de Magdalena, Buenos Aires	Fresco	Miología Osteohistología
<i>Phrynops hilarii</i> MLPR-6443	14	J	H	Lavalle, Corrientes	Fresco	Osteohistología
<i>Hydromedusa tectifera</i> MLPR-6411	21,7	A	M	La Plata	Seco	Osteohistología
<i>Hydromedusa tectifera</i> MLPR6747	8,5	J	-	-	Seco	Osteohistología
<i>Chelonoidis chilensis</i> MLPR-6773	22	A	M	Cautiverio	Formol	Miología Osteohistología
<i>Chelonoidis chilensis</i> MLPR-6007	11	J	-	-	Formol	Osteohistología
<i>Yaminuechelys maior</i> † MLP-14-9-23-1	~60	A	-	Formación Salamanca Banco Negro Inferior, Paleoceno temprano, Cerro Hansen, Chubut	-	Osteohistología

Tabla I 1. (continúa página anterior)

<i>Yaminuechelys aff. maior</i> † MAU-Pv-PR-455	~58	A	-	Formación Anacleto, Campaniano, Cretácico tardío, Neuquén	-	Osteohistología
<i>Yaminuechelys maior</i> † MEF-PV-599	~30	SA	-	Formación Salamanca (Banco Negro Inferior), Daniano, Paleoceno temprano, Cerro Hansen, Chubut	-	Osteohistología
<i>Chelonoidis gringorum</i> † MPEF-PV-10920	~35	A	H	Mioceno temprano-medio, Geoparque de Bryn Gwyn, Chubut	-	Osteohistología
<i>Caiman latirostris</i> MLPR-6771	~60	J	-	Corrientes	Seco	Osteohistología
<i>Caiman latirostris</i> MLPR-6770	~90	A	H	Chaco	Seco	Osteohistología
<i>Caiman yacare</i> MACN-48841	~90	A	M	-	Formol	Miología Osteohistología
<i>Caiman yacare</i> MLPR-6772	~70	J	H	Cautiverio	Fresco	Miología Osteohistología
<i>Caiman sp.</i> † MLP-41-XII-13- 1041	-	-	-	Conglomerado Osífero Mesopotamiense, Mioceno tardío, Entre Ríos	-	Osteohistología

Tabla I 1. (continúa página anterior)

<i>Caiman</i> sp. † MLP-41-XII-13- 1035	-	-	-	Conglomerado Osífero, Mesopotamiense, Mioceno tardío, Entre Ríos	-	Osteohistología
<i>Caiman</i> sp. † MLP-41-XII-13- 1036	-	-	-	Conglomerado Osífero, Mesopotamiense, Mioceno tardío, Entre Ríos	-	Osteohistología
<i>Caiman</i> sp. † MACN-Pv-5687	-	-	-	Conglomerado Osífero, Mesopotamiense, Mioceno tardío, Entre Ríos	-	Osteohistología
<i>Caiman</i> sp. † MACN-Pv-5688	-	-	-	Conglomerado Osífero, Mesopotamiense, Mioceno tardío, Entre Ríos	-	Osteohistología
<i>Rhea americana</i> MLP-975	-	J	-	Criadero	Seco	Osteohistología
<i>Rhea americana</i> MLP-897	-	J	-	Criadero	Seco	Osteohistología
<i>Rhea americana</i> MLP-650	-	A	-	Criadero	Seco	Osteohistología

Tabla I 1. (continúa página anterior)

<i>Rhea americana</i> MLP-160	-	J	-	Criadero	Seco	Osteohistología
<i>Rhea americana</i> MLP-962	-	A	H	Criadero	Fesco	Miología Osteohistología
<i>Rhea americana</i> † MLP-20-229	-	-	-	Pleistoceno tardío, Mar del Plata, Buenos Aires	-	Osteohistología
<i>Rhea americana</i> † MLP-20-210	-	-	-	Pleistoceno tardío- Holoceno temprano, Olivera, Lujan, Bueno Aires	-	Osteohistología
<i>Rhea americana</i> † MLP-20-215	-	-	-	Pleistoceno tardío- Holoceno temprano, Olivera, Lujan, Bueno Aires	-	Osteohistología
<i>Rhea</i> sp. † MACN-Pv-10644	-	-	-	“Conglomerado osífero” o “Mesopotamiense”, Mioceno tardío, Entre Ríos	-	Osteohistología
<i>Rhea</i> sp. † MACN-Pv-10141	-	-	-	Río Quequén Salado, cercañas de Molino La Rosa, Pleistoceno tardío, Buenos Aires	-	Osteohistología
<i>Rhea</i> sp. † MACN-Pv-14375	-	-	-	La Lagunita, Pleistoceno tardío, San Luis	-	Osteohistología

Tabla I 2. Medidas (en mm) de los huesos de los ejemplares de tortugas estudiados. Las medidas corresponden a la longitud y fueron tomadas desde los extremos de cada elemento.

Ejemplar	Húmero	Ulna	Radio	Hoja Escapular	Acromion	Coracoides	Fémur	Tibia	Fíbula	Ilion	Pubis	Isquion	7° Vértebra cervical
<i>Phrynops hilarii</i> MLPR-6402	60	31,3	33	60,8	45,5	42,5	70	44,5	45,5	31	25,2	23	23,3
<i>Phrynops hilarii</i> MLPR-6443	22,8	11,8	12,5	29,4	20,6	20	27,21	18	17,3	-	-	-	~8,9
<i>Hydromedusa tectifera</i> MLPR-6411	43,4	24	24,3	51,9	40,7	34,4	49,8	30,6	31,1	~20	~20	~14	21,6
<i>Hydromedusa tectifera</i> MLPR-6747	16	0,8	0,9	17	15	12	16	11,5	12	~7,4	~6,9	~6,5	~7,4
<i>Chelonoidis chilensis</i> MLPR-6773	49	30	22	45,4	27	23	45	33	31,5	38	34	27	12,4
<i>Chelonoidis chilensis</i> MLPR-6007	23	14,3	14,2	20,4	13	10,7	20	14,3	14,1	17,8	14,9	10	6,3
<i>Yaminuechelys maior</i> † MLP-14-9-23-1	~180	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla I 2. (continúa página anterior)

<i>Yaminuechelys</i> <i>aff. maior</i> † MAU-Pv-PR- 455	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Yaminuechelys</i> <i>maior</i> † MEF-PV-599	130	-	-	-	-	-	130	-	-	-	-	-	-
<i>Chelonoidis</i> <i>gringorum</i> † MPEF-PV- 10920	75	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla I 3. Medidas (en cm) de los huesos de los ejemplares de caimanes estudiados. Las medidas corresponden a la longitud y fueron tomadas desde los extremos de cada elemento óseo. Abreviaturas: Cau.: caudal; Cerv.: cervical; Cor.: coracoides; L.C.: largo de la costilla; L.C.V.: largo del cuerpo vertebral; Tron.: troncal

Ejemplar	Húmero	Ulna	Radio	Hoja Escapular	Cor.	Fémur	Tibia	Fíbula	Ilion	Pubis	Isquion	Vértebra	L.C.V.	Costilla	L.C.
<i>Caiman latirostris</i> MLPR-6771	5,7	4,4	3,9	4,2	3,5	6,7	5,55	5,35	~2,3	3,5	3,25	Cerv. I	1,9	Cerv. I	2
												Cerv. II	1,3	Cerv. II	2
												Tron. I	1,75	Tron. I	3,5
												Tron. II	1,6	Tron. II	3,7
												Cau. I	1,5	Chev. I	2,3
												Cau. II	1,5	Chev. II	2,2
<i>Caiman latirostris</i> MLPR-6770	10,8	8,2	7,1	9,8	7,9	13,7	10,8	10,05	5,4	8,2	8,85	Cerv. I	2,9	Cerv. I	3,8
												Cerv. II	2,9	Cerv. II	3,8
												Tron. I	3,3	Tron. I	9,6
												Tron. II	3,3	Tron. II	8,3
<i>Caiman yacare</i> MACN-48841	10,8	8,35	7,4	9,2	7,7	13,3	10,9	10,55	4,71	7,52	8,09	Cerv. I	3,1	Cerv. I	4
												Cerv. II	3,1	Cerv. II	3,3
												Tron. I	3,3	Tron. I	9,6
												Tron. II	3,3	Tron. II	9,2
												Cau. I	3,3	Chev. I	1,9
												Cau. II	3,2	Chev. II	3
<i>Caiman yacare</i> MLPR-6772	7,45	5,95	5,05	6,4	5,2	10	7,6	7,6	3,2	5,05	4,7	Cerv. I	1,9	Cerv. I	2,5
												Cerv. II	2	Cerv. II	2,6
												Tron. I	2,4	Tron. I	7
												Tron. II	2,2	Tron. II	7,2
												Cau. I	2,3	Chev. I	3,1
												Cau. II	2,2	Chev. II	2,3

Tabla I 3. (continúa página anterior)

<i>Caiman</i> sp. † MLP-41- XII-13- 1041														Tron.	~10,7
<i>Caiman</i> sp. † MLP-41- XII-13- 1035													Cerv.	9,6	
<i>Caiman</i> sp. † MLP-41- XII-13- 1036													Cau.	6,6	
<i>Caiman</i> sp. † MACN- Pv- 5687	~17														
<i>Caiman</i> sp. † MACN- Pv-5688	~14,29														

Tabla I 4. Medidas (en cm) de los huesos de los ejemplares de *Rhea* estudiados. Las medidas corresponden a la longitud y fueron tomadas desde los extremos de cada elemento óseo.

Ejemplar	Húmero	Ulna	Radio	Hoja Escapular	Coracoides	Fémur	Tibiotarso	Fíbula	Pubis	Isquion
<i>Rhea americana</i> MLP-160						19	29,3			
<i>Rhea americana</i> MLP-975	22,4	16	16	10,15	9					
<i>Rhea americana</i> MLP-897	22,7	16,8	16,7			19,2	30,2	~22	18,4	18,8
<i>Rhea americana</i> MLP-650	27,8	20,5	19,4	14	10,5	21,9		18,7		
<i>Rhea americana</i> MLP-962	25,2	17,5	16,2	13,01	9,9	20,6	30,5	21,5		
<i>Rhea americana</i> † MLP-20-229							13,47 (mitad distal)			
<i>Rhea americana</i> † MLP-20-210		10,5 (mitad proximal)								

Tabla I 4. (continúa página anterior)

<i>Rhea americana</i> † MLP-20-215							18 (mitad proximal)			
<i>Rhea sp.</i> † MACN-Pv-10644						~22,18				
<i>Rhea sp.</i> † MACN-Pv-10141						~19,19				
<i>Rhea sp.</i> † MACN-Pv-14375	12.5 (mitad proximal)									

Tabla II 1. Porcentajes que ocupa la región medular respecto a toda la sección transversal.

Abreviaturas: CM: cavidad medular.

Ejemplar	Elemento óseo	Porcentaje de CM (%)
<i>Phrynops hilarii</i> MLPR-6443	7° vértebra cervical	51
	Hoja escapular	12
	Acromion	20
	Coracoides	19
	Húmero - Metáfisis proximal	52
	Húmero - Diáfisis	2
	Húmero - Metáfisis distal	90
	Radio	2
	Ulna	20
	Fémur - Metáfisis proximal	56
	Fémur – Diáfisis	8
	Fémur - Metáfisis distal	86
	Fíbula	1
	Tibia	6
<i>Phrynops hilarii</i> MLPR-6402	7° vértebra cervical	61
	Hoja escapular	16
	Acromion	27
	Coracoides	41
	Húmero - Metáfisis proximal	48
	Húmero – Diáfisis	13
	Húmero - Metáfisis distal	85
	Radio	14
	Ulna	15
	Ilion	22
	Isquion	26
	Pubis	19
	Fémur - Metáfisis proximal	56
	Fémur – Diáfisis	11

Tabla II 1. (continúa página anterior)

	Fémur - Metáfisis distal	82
	Fíbula	11
	Tibia	14
<i>Hydromedusa tectifera</i> MLPR-6474	7° vértebra cervical	52
	Hoja escapular	28
	Acromion	67
	Coracoides	32
	Húmero - Metáfisis proximal	46
	Húmero – Diáfisis	6
	Húmero - Metáfisis distal	84
	Radio	22
	Ulna	15
	Ilion	74
	Isquion	30
	Pubis	72
	Fémur - Metáfisis proximal	26
	Fémur – Diáfisis	20
	Fémur - Metáfisis distal	90
	Fíbula	3
Tibia	13	
<i>Hydromedusa tectifera</i> MLPR-6411	7° vértebra cervical	38
	Hoja escapular	21
	Acromion	6
	Coracoides	28
	Húmero - Metáfisis proximal	54
	Húmero – Diáfisis	17
	Húmero - Metáfisis distal	86
	Radio	21
	Ulna	11
	Ilion	73
	Isquion	35

Tabla II 1. (continúa página anterior)

	Pubis	27
	Fémur - Metáfisis proximal	37
	Fémur – Diáfisis	5
	Fémur - Metáfisis distal	77
	Fíbula	2
	Tibia	8
<i>Chelonoidis chilensis</i> MLPR-6007	7° vértebra cervical	28
	Hoja escapular	26
	Acromion	37
	Coracoides	35
	Húmero - Metáfisis proximal	50
	Húmero – Diáfisis	17
	Húmero - Metáfisis distal	92
	Radio	18
	Ulna	24
	Ilion	28
	Isquion	43
	Pubis	36
	Fémur - Metáfisis proximal	55
	Fémur – Diáfisis	16
	Fémur - Metáfisis distal	87
	Fíbula	8
Tibia	27	
<i>Chelonoidis chilensis</i> MLPR-6773	7° vértebra cervical	29
	Hoja escapular	27
	Acromion	32
	Coracoides	37
	Húmero - Metáfisis proximal	25
	Húmero – Diáfisis	9
	Húmero - Metáfisis distal	88
	Radio	18

Tabla II 1. (continúa página anterior)

	Ulna	-
	Ilion	19
	Isquion	-
	Pubis	-
	Fémur - Metáfisis proximal	41
	Fémur – Diáfisis	18
	Fémur - Metáfisis distal	74
	Fíbula	17
	Tibia	17

Tabla II 2. Marcas de crecimiento reconocidas en cada elemento óseo. Los elementos están organizados de mayor a menor según el conteo de marcas de crecimiento. Las causas por las cuales una marca no puede ser reconocible en toda la circunferencia son: expansión medular (EM), densidad extrema de las fibras (NT) o por que el material exhibe alteraciones derivadas de su preparación/preservación (MR). Los tipos de marcas son LCD: línea de crecimiento detenido y A: annuli. Se indica cuáles son las marcas que están completas y cuales incompletas y dentro de las incompletas, se detalla cual es la causa por la que cada marca es incompleta.

Ejemplar	Elemento óseo	Tipo de MC	MC observadas	Porcentaje de MC visibles en toda la sección visibles	Porcentaje no visible de las MC incompletas
<i>Phrynosops hilarii</i> MLPR-6443	Fíbula	LCD	5 - 6	100%	-
	Tibia	LCD	4 - 6	66% (1°-3°, 5°)	4°: 50% NT 6°: 25% NT
	Ulna	LCD	5	20% (5°)	1°: 75% NT 2° y 4°: 25% NT
	Hoja escapular	LCD	4 - 5	100%	-
	Coracoides	LCD	4 - 5	40% (3° y 4°)	1°: 50% EM 2° y 5°: 75% NT
	Radio	LCD	3 - 5	40% (1° y 2°)	3° - 5°: 25% NT
	Fémur - Diáfisis	LCD	4	100%	-
	Húmero - Diáfisis	LCD	4	0%	1°: 75% MR 2°: 50% MR 3° - 4°: 25% MR
	Acromion	LCD	3 - 4	0%	1° - 4°: 25% NT
	Fémur - Metáfisis proximal	LCD	2 - 3	0%	1° - 3°: 75% EM
	Húmero - Metáfisis proximal	LCD	2	0%	1°: 50% EM 2°: 75% EM
	7° vértebra cervical	LCD	2	0%	75% EM
	Fémur - Metáfisis distal	LCD	1	0%	1°: 50% EM

Tabla II 2. (continúa página anterior)

	Húmero - Metáfisis distal	LCD	1	0%	1°: 75% EM
<i>Phrynosops hilarii</i> MLPR-6402	Húmero - Diáfisis	LCD	20	55% (1°, 3°-11°)	2°: 75% NT 12°, 13°: 25% NT 14°-16°: 50% NT 17°-20°: 75% NT
	Ulna	LCD	17 - 20	0%	1°: 75% EM 2°: 50% EM 3°: 25% NT 4°-13°: 50% NT 14°-20°: 75% NT
	Hoja escapular	LCD	18	0%	1°- 5°: 75% EM 6°- 9°: 50% EM 10°-18°: 50% NT
	Fémur - Diáfisis	LCD	17 - 18	44% (9°-18°)	1° y 2°: 50% EM 3°-8°: 25% NT
	Acromion	LCD	9 - 17	0%	9°-17°: 75% MR y NT
	Tibia	LCD	15	66% (3°-6°, 10°- 15°)	1°: 75% EM 2°: 50% EM 7°-9°: 25% NT
	Isquion	LCD	15	30% (2°-4°)	1°: 75% EM 5°-7°: 50% NT, MR 8°-15°: 75% NT, MR
	Fíbula	LCD	14	0%	1°-6°, 8°-14°: 50% NT, MR 7°: 75% NT
	Radio	LCD	10 - 13	7% (6°)	1°: 75% EM 2° y 3°: 25% EM 4°, 5°, 7°-13°: 25% NT
	Fémur - Metáfisis proximal	LCD	9 - 13	0%	1°-13°: 50% EM
	Pubis	LCD	10	30% (5° y 6°)	1°-3°: 75% EM 4°, 7°, 9°: 50% NT, MR 8° y 10°: 75% NT, MR
	Ilion	LCD	9 - 10	0%	1°-3°: 50% EM 4°-10°: 50% NT y MR
	Coracoides	LCD	8 - 10	0%	1°, 4°- 8°: 75% NT y MR

Tabla II 2. (continúa página anterior)

					2° y 3°: 50% NT y MR
	Fémur - Metáfisis distal	LCD	4	0%	1°-4°: 50% EM
	7° vértebra cervical	LCD	3 - 4	0%	1°- 4°: 75% EM y MR
	Húmero - Metáfisis proximal	-	-	-	-
	Húmero - Metáfisis distal	-	-	-	-
<i>Hydromedusa tectifera</i> MLPR-6474	Fíbula	LCD	3	66% (1° y 3°)	2°: 50% NT
	Tibia	LCD	2	100%	-
	Fémur - Metáfisis proximal	LCD	2	50% (2°)	1°: 25% EM
	Radio	LCD	2	0%	1°: 50% NT 2°: 75% NT
	Fémur - Diáfisis	LCD	1	100%	-
	Ulna	LCD	1	100%	-
	Coracoides	LCD	1	0%	50% NT
	7° vértebra cervical	LCD	1	0%	75% EM
	Hoja escapular	LCD	1	0%	75% NT
	Isquion	LCD	1	0%	50% NT
	Acromion		-	-	-
	Húmero - Metáfisis proximal		-	-	-
	Húmero - Diáfisis		-	-	-
	Húmero - Metáfisis distal		-	-	-
	Ilion		-	-	-
	Pubis		-	-	-

Tabla II 2. (continúa página anterior)

	Fémur - Metáfisis distal		-	-	-
<i>Hydromedusa tectifera</i> MLPR-6411	Húmero - Diáfisis	LCD	14 - 16	50% (1°-3°, 12°- 16°)	4°-11°: 50% NT
	Coracoides	LCD	12	0%	1°, 2°: 25% NT 3°- 8°: 50% NT 9°-12°: 75% NT
	Acromion	LCD	9 - 12	0%	1°-12°: 25% NT
	Fémur - Diáfisis	LCD	10	100%	-
	Tibia	LCD	9	33% (4°, 5°, 9°)	1°, 2°: 75% NT 3°, 6°-8°: 25% NT
	Ulna	LCD	9	0%	1°-3°, 5°: 50% NT 4°, 6°-9°: 25% NT
	Radio	LCD	8	62% (1°, 3°, 6°-8°)	2°, 4°, 5°: 50% NT
	Fíbula	LCD	8	0%	1°- 8°: 75% NT
	Isquion	LCD	7	0%	1°: 75% EM 2°-7°: 25% NT
	Húmero - Metáfisis proximal	LCD	7	0%	50% EM
	Pubis	LCD	7	0%	1°, 2°: 75% EM 3°-7°: 50% NT
	Ilion	LCD	7	0%	75% EM
	Fémur - Metáfisis proximal	LCD	5 - 7	0%	50% EM
	Hoja escapular	LCD	4	0%	1°: 50% EM 2°- 4°: 50% NT, MR
	7° vértebra cervical	LCD	4	0%	75% EM
	Fémur - Metáfisis distal	LCD	2	0%	75% NT y EM
Húmero - Metáfisis distal	LCD	1	0%	75% EM, MR	
<i>Chelonoidis chilensis</i> MLPR-6007	Radio	LCD	6	0%	1°, 3°, 5°, 6°: 50% NT 2°, 4°: 75% NT

Tabla II 2. (continúa página anterior)

	Ilion	LCD	6	0%	1°: 75% EM 2°-6°: 50% NT
	Fémur - Diáfisis	LCD	5	40% (1°, 3°)	2°, 4°, 5°: 25% NT
	Ulna	LCD	5	0%	1°, 2°: 75% EM 3°-5°: 50% NT
	Hoja escapular	LCD	3 - 5	100%	-
	Fíbula	LCD	3	66% (2°, 3°)	1°: 25% EM
	Húmero - Diáfisis	LCD	3	50%	1°: 25% EM 2°: 25% NT
	Húmero - Metáfisis proximal	LCD	3	0%	50% EM
	Isquion	LCD	3	0%	1°: 75% EM 2°: 50% EM 3°: 50% NT
	Acromion	LCD	2	0%	25% NT
	Coracoides	LCD	2	0%	25% NT
	Tibia	LCD	2	0%	50% NT
	Pubis	LCD	1	0%	50% NT
	Fémur - Metáfisis proximal	LCD	1	0%	75% NT
	7° vértebra cervical	-	-	-	-
	Húmero - Metáfisis distal	-	-	-	-
	Fémur - Metáfisis distal	-	-	-	-
<i>Chelonoidis chilensis</i> MLPR-6773	Fíbula	LCD	10	0%	1°: 75% EM 2°: 50% EM 3°-7°: 50% NT 8°: 75% NT 9°-10°: 25% NT
	Fémur - Diáfisis	LCD	8	0%	1°-5°,7°,8°: 75% NT 6°: 25% NT
	Ilion	LCD	5 - 7	0%	75% NT, EM

Tabla II 2. (continúa página anterior)

	Tibia	LCD	6	0%	1°: 75% EM 2°-3°: 75% NT 4°: 25% NT 5°, 6°: 50% NT
	Húmero - Diáfisis	A y LCD	5	0%	75% NT
	Isquion	LCD	4 - 5	0%	75% NT, EM
	Hoja escapular	LCD	3 - 5	0%	1°, 2°: 75% EM, NT 3° - 5°: 50% NT
	Radio	LCD	4	0%	75% NT
	7° vértebra cervical	LCD	2	0%	75% EM
	Pubis	LCD	2	0%	75% NT, EM
	Húmero - Metáfisis proximal	LCD	1	0%	75% NT, EM
	Húmero - Metáfisis distal	LCD	1	0%	75% NT, EM
	Acromion	LCD	1	0%	75% NT, EM
	Coracoides	-	-		
	Ulna	-	-	-	-
	Fémur - Metáfisis proximal	-	-	-	-
	Fémur - Metáfisis distal	-	-		

Tabla II 3. Marcas de crecimiento observadas en los huesos de los juveniles y adultos. Resultados de la retrocálculo de marcas de crecimiento para los ejemplares adultos utilizando diferentes metodologías. En el caso de la superposición, la edad estimada de los adultos se calculó basado en el máximo valor encontrado en el juvenil. Abreviaturas: MC: marcas de crecimiento.

Taxón	Elemento óseo	MC observadas en el juvenil	MC observadas en el adulto	MC calculadas + observadas		
				Superposición de MC	Max. grosor entre MC	Promedio entre MC
<i>Phrynops hilarii</i>	Fémur	4	18	24	22	29
	Fíbula	6	14	20	23	30
	Tibia	6	15	21	22	28
	Húmero	4	20	26	33	41
	Radio	5	13	19	20	23
	Ulna	5	20	26	28	36
<i>Hydromedusa tectifera</i>	Fémur	1	10	13	15	17
	Fíbula	3	8	11	11	14
	Tibia	2	9	12	18	20
	Húmero	-	16	19	25	29
	Radio	2	8	11	16	19
	Ulna	1	9	12	17	18
<i>Chelonoidis chilensis</i>	Fémur	5	8	14	14	17
	Fíbula	3	10	16	15	17
	Tibia	2	6	12	10	11
	Húmero	3	5	11	8	10
	Radio	6	4	10	6	7
	Ulna	5	-	-	-	-

Tabla II 4. Tasa de crecimiento anual nominal y porcentual, y tasa de crecimiento diaria. Las tasas de crecimiento diarias están calculadas considerando que un año posee 365 días. Abreviaturas: CC: ciclos de crecimiento; CM: cavidad medular; Dor: dorsal; Fe: fémur; Fi: fibula; H: húmero; Lat: lateral; MC: marcas de crecimiento; Med: medial; R: radio; Subp: subperiosteo; T: tibia; U: ulna; Vent: ventral.

Especie	Hueso		Grosor de cada CC (mm)				Promedio (mm)	Tasas de crecimiento anual		Tasas de crecim. diaria (µm)
			Med.	Dor.	Lat.	Vent.		(mm)	(%)	
<i>Phrynosop hilarii</i> MLPR-6443	H	CM	0,221	0,362	0,358	0,238	0,295			
		MC 1	0,568	0,649	0,556	0,625	0,600			
		MC 2	0,646	0,834	0,678	0,689	0,712	0,112	33,21	0,308
		MC 3	0,792	0,944	0,781	0,888	0,851	0,140	41,27	0,382
		MC 4	0,891	1,036	0,846	0,977	0,938	0,086	25,52	0,236
		Subp.	1,029	1,173	0,898	1,108	1,052			
		Promedio:						0,113	33,33	0,309
	R	CM	0,076	0,052	0,055	0,064	0,062			
		MC 1	0,283	0,213	0,267	0,236	0,25			
		MC 2	0,331	0,278	0,314	0,274	0,299	0,05	19,11	0,136
		MC 3	0,416	0,418	0,536	0,351	0,43	0,131	50,58	0,359
		MC 4	0,427	0,468	0,590	0,371	0,464	0,034	13,03	0,092
		MC 5	0,449	0,535	0,651	0,399	0,509	0,045	17,18	0,122
		Subp.	0,461	0,548	0,665	0,408	0,521			
	Promedio:						0,065	24,98	0,177	
	U	CM	0,372	0,284	0,326	0,170	0,288			
		MC 1	0,560	0,367	0,513	0,353	0,448			
		MC 2	0,587	0,395	0,606	0,401	0,497	0,049	18,77	0,134
		MC 3	0,710	0,515	0,782	0,458	0,616	0,119	45,59	0,326
		MC 4	0,769	0,538	0,890	0,484	0,67	0,054	20,69	0,148
		MC 5	0,806	0,568	0,943	0,521	0,71	0,039	15,04	0,108
		Subp.	0,827	0,590	0,972	0,531	0,73			
	Promedio:						0,065	25,02	0,179	
	Fe	CM	0,293	0,372	0,320	0,429	0,354			
		MC 1	0,613	0,658	0,585	0,640	0,624			
		MC 2	0,674	0,706	0,621	0,713	0,679	0,055	16,52	0,149
		MC 3	0,832	0,770	0,799	1,095	0,874	0,196	59,24	0,536
		MC 4	0,910	0,850	0,859	1,196	0,954	0,080	24,17	0,218
		Subp.	0,971	0,917	0,924	1,332	1,036			
	Promedio:						0,110	33,31	0,301	
Fi	CM	0,073	0,061	0,052	0,080	0,067				
	MC 1	0,242	0,297	0,248	0,306	0,273				
	MC 2	0,275	0,371	0,302	0,374	0,331	0,057	20,52	0,157	
	MC 3	0,304	0,413	0,331	0,412	0,365	0,035	12,37	0,095	
	MC 4	0,388	0,518	0,398	0,541	0,461	0,096	34,50	0,264	
	MC 5	0,422	0,563	0,437	0,596	0,505	0,043	15,50	0,118	

Tabla II 4. (continúa página anterior)

		MC 6	0,456	0,603	0,485	0,666	0,553	0,048	17,20	0,132	
		Subp.	0,482	0,635	0,507	0,702	0,582				
		Promedio:							0,056	20,02	0,153
	T	CM	0,152	0,156	0,317	0,163	0,197				
		MC 1	0,473	0,380	0,523	0,374	0,438				
		MC 2	0,497	0,438	0,598	0,430	0,491	0,053	14,51	0,146	
		MC 3	0,626	0,566	0,849	0,608	0,662	0,172	46,73	0,470	
		MC 4	0,677	0,609	0,896	0,652	0,709	0,046	12,60	0,127	
		MC 5	0,716	0,640	0,943	0,692	0,748	0,039	10,69	0,108	
		MC 6	0,752	0,686	1,047	0,732	0,804	0,057	15,40	0,155	
		Subp.	0,816	0,700	1,083	0,848	0,862				
	Promedio:							0,073	19,99	0,201	
	<i>Phrynosop hilarii</i> MLPR-6402	H	CM	1,051	0,877	1,329	0,981	1,06			
			MC 1	1,602	1,316	1,601	1,360	1,47			
			MC 2	1,640	1,355	1,654	1,453	1,526	0,056	4,34	0,152
			MC 3	1,743	1,391	1,686	1,551	1,593	0,067	5,24	0,184
			MC 4	1,834	1,498	1,769	1,691	1,698	0,105	8,20	0,288
MC 5			1,912	1,644	1,815	1,786	1,789	0,091	7,11	0,250	
MC 6			1,980	1,684	1,838	1,912	1,854	0,064	5,00	0,176	
MC 7			2,035	1,734	1,857	2,020	1,912	0,058	4,52	0,159	
MC 8			2,098	1,790	1,881	2,083	1,963	0,051	4,01	0,141	
MC 9			2,223	1,856	1,934	2,210	2,056	0,093	7,22	0,254	
MC 10			2,306	1,918	2,002	2,369	2,149	0,093	7,24	0,255	
MC 11			2,414	2,019	2,054	2,504	2,248	0,099	7,71	0,271	
MC 12			2,535	2,089	2,091	2,606	2,33	0,083	6,43	0,226	
MC 13			2,625	2,174	2,224	2,705	2,432	0,102	7,92	0,279	
MC 14			2,746	2,249	2,298	2,847	2,535	0,103	8,02	0,282	
MC 15			2,831	2,326	2,348	2,934	2,61	0,075	5,82	0,205	
MC 16			2,870	2,417	2,377	3,028	2,673	0,063	4,93	0,173	
MC 17			2,943	2,444	2,377	3,115	2,72	0,047	3,64	0,128	
MC 18			2,943	2,444	2,377	3,160	2,731	0,011	0,88	0,031	
MC 19			2,943	2,444	2,377	3,196	2,74	0,009	0,70	0,025	
MC 20		2,943	2,444	2,377	3,251	2,754	0,014	1,07	0,038		
Subp.	2,977	2,473	2,406	3,307	2,791						
Promedio:							0,068	5,263	0,185		
R	CM	0,485	0,224	0,504	0,269	0,371					
	MC 1	0,710	0,550	0,703	0,470	0,608					
	MC 2	0,785	0,624	0,825	0,542	0,694	0,086	11,99	0,235		
	MC 3	0,841	0,669	0,954	0,605	0,767	0,073	10,24	0,201		
	MC 4	0,874	0,752	1,077	0,668	0,843	0,076	10,56	0,207		
	MC 5	0,916	0,813	1,149	0,731	0,902	0,060	8,32	0,163		
	MC 6	0,968	0,872	1,218	0,762	0,955	0,053	7,38	0,145		
	MC 7	1,055	0,952	1,270	0,804	1,02	0,065	9,13	0,179		
	MC 8	1,127	1,003	1,327	0,835	1,073	0,053	7,38	0,145		
	MC 9	1,174	1,082	1,362	0,866	1,121	0,048	6,71	0,132		
	MC 10	1,225	1,164	1,405	0,895	1,172	0,051	7,17	0,140		
	MC 11	1,266	1,229	1,497	0,933	1,231	0,059	8,25	0,162		
	MC 12	1,297	1,295	1,558	0,974	1,281	0,050	6,96	0,136		

Tabla II 4. (continua página anterior)

		MC 13	1,352	1,330	1,610	1,001	1,323	0,042	5,91	0,116
		Subp.	1,366	1,380	1,686	1,051	1,371			
		Promedio:							0,060	8,333
U	CM	0,726	0,482	0,658	0,352	0,555				
	MC 1	0,940	0,552	0,856	0,460	0,702				
	MC 2	1,075	0,614	0,942	0,491	0,781	0,079	9,61	0,215	
	MC 3	1,150	0,661	1,064	0,517	0,848	0,067	8,26	0,185	
	MC 4	1,188	0,692	1,182	0,547	0,902	0,054	6,64	0,149	
	MC 5	1,224	0,736	1,254	0,569	0,946	0,044	5,32	0,119	
	MC 6	1,258	0,789	1,297	0,587	0,983	0,037	4,53	0,101	
	MC 7	1,283	0,817	1,339	0,610	1,012	0,029	3,61	0,081	
	MC 8	1,312	0,860	1,385	0,636	1,048	0,036	4,41	0,099	
	MC 9	1,351	0,905	1,442	0,663	1,09	0,042	5,14	0,115	
	MC 10	1,394	0,961	1,508	0,688	1,138	0,047	5,81	0,130	
	MC 11	1,464	1,007	1,597	0,709	1,194	0,056	6,92	0,155	
	MC 12	1,588	1,105	1,681	0,734	1,277	0,083	10,13	0,227	
	MC 13	1,700	1,153	1,743	0,734	1,333	0,055	6,79	0,152	
	MC 14	1,700	1,245	1,824	0,734	1,376	0,043	5,29	0,118	
	MC 15	1,700	1,321	1,922	0,734	1,419	0,043	5,32	0,119	
	MC 16	1,700	1,395	2,027	0,734	1,464	0,045	5,48	0,123	
	MC 17	1,700	1,395	2,080	0,734	1,477	0,013	1,62	0,036	
	MC 18	1,700	1,395	2,140	0,734	1,492	0,015	1,84	0,041	
	MC 19	1,700	1,395	2,174	0,734	1,501	0,009	1,04	0,023	
	MC 20	1,700	1,395	2,245	0,734	1,519	0,018	2,17	0,049	
Subp.	1,823	1,433	2,292	0,755	1,576					
Promedio:							0,043	5,260	0,118	
Fe	CM	0,725	0,792	0,666	0,851	0,759				
	MC 1	1,115	1,398	1,118	1,315	1,237				
	MC 2	1,227	1,519	1,215	1,408	1,342	0,106	5,56	0,290	
	MC 3	1,411	1,620	1,429	2,000	1,615	0,273	14,33	0,747	
	MC 4	1,447	1,669	1,496	2,086	1,675	0,060	3,13	0,163	
	MC 5	1,481	1,730	1,565	2,190	1,742	0,067	3,52	0,184	
	MC 6	1,532	1,871	1,620	2,299	1,831	0,089	4,68	0,244	
	MC 7	1,655	1,961	1,720	2,444	1,945	0,115	6,02	0,314	
	MC 8	1,743	2,056	1,776	2,472	2,012	0,067	3,51	0,183	
	MC 9	1,798	2,093	1,840	2,579	2,078	0,066	3,46	0,180	
	MC 10	1,842	2,178	1,923	2,731	2,169	0,091	4,78	0,249	
	MC 11	1,960	2,488	2,123	3,106	2,419	0,251	13,18	0,687	
	MC 12	2,087	2,586	2,251	3,262	2,547	0,127	6,69	0,349	
	MC 13	2,163	2,687	2,365	3,453	2,667	0,121	6,33	0,330	
	MC 14	2,294	2,811	2,463	3,655	2,806	0,139	7,29	0,380	
	MC 15	2,331	2,924	2,509	3,773	2,884	0,078	4,13	0,215	
	MC 16	2,363	3,043	2,572	3,872	2,963	0,078	4,11	0,214	
	MC 17	2,410	3,174	2,621	4,008	3,053	0,091	4,77	0,249	
	MC 18	2,448	3,271	2,667	4,173	3,140	0,086	4,55	0,237	
Subp.	2,482	3,351	2,693	4,249	3,194					
Promedio:							0,112	5,883	0,307	
Fi	CM	0,677	0,479	0,155	0,744	0,514				

Tabla II 4. (continúa página anterior)

		MC 1	0,674	0,922	0,617	0,828	0,760			
		MC 2	0,728	1,079	0,680	0,886	0,843	0,083	13,45	0,227
		MC 3	0,762	1,132	0,779	0,954	0,907	0,063	10,29	0,174
		MC 4	0,791	1,241	0,868	0,987	0,972	0,065	10,53	0,178
		MC 5	0,819	1,318	0,927	1,042	1,027	0,055	8,87	0,150
		MC 6	0,849	1,408	0,986	1,105	1,087	0,060	9,81	0,166
		MC 7	0,867	1,470	1,051	1,146	1,134	0,047	7,54	0,127
		MC 8	0,880	1,542	1,117	1,198	1,184	0,051	8,23	0,139
		MC 9	0,906	1,619	1,199	1,236	1,240	0,056	9,04	0,153
		MC 10	0,924	1,686	1,238	1,253	1,275	0,035	5,71	0,097
		MC 11	0,940	1,755	1,293	1,298	1,322	0,046	7,50	0,127
		MC 12	0,950	1,790	1,356	1,327	1,356	0,034	5,55	0,094
		MC 13	0,951	1,791	1,400	1,327	1,367	0,011	1,86	0,032
		MC 14	0,951	1,792	1,439	1,328	1,378	0,010	1,66	0,028
		Subp.	0,952	1,800	1,476	1,343	1,393			
	Promedio:							0,047	7,695	0,130
	T	CM	0,603	0,495	0,334	0,522	0,489			
		MC 1	0,951	0,725	0,933	0,715	0,831			
		MC 2	1,091	0,812	1,024	0,829	0,939	0,108	12,08	0,296
		MC 3	1,235	0,844	1,168	0,930	1,044	0,105	11,77	0,288
		MC 4	1,254	0,890	1,251	0,964	1,09	0,046	5,09	0,125
		MC 5	1,341	0,945	1,392	1,088	1,192	0,102	11,38	0,279
		MC 6	1,459	0,992	1,510	1,131	1,273	0,082	9,12	0,223
		MC 7	1,534	1,032	1,580	1,197	1,336	0,063	7,02	0,172
		MC 8	1,604	1,057	1,740	1,252	1,413	0,077	8,67	0,212
		MC 9	1,671	1,083	1,846	1,294	1,474	0,060	6,74	0,165
		MC 10	1,737	1,103	1,923	1,357	1,53	0,057	6,32	0,155
		MC 11	1,789	1,132	1,983	1,417	1,58	0,050	5,62	0,138
		MC 12	1,846	1,163	2,027	1,460	1,624	0,044	4,89	0,120
		MC 13	1,932	1,171	2,068	1,504	1,669	0,045	5,01	0,123
		MC 14	1,990	1,174	2,117	1,559	1,71	0,041	4,61	0,113
		MC 15	2,005	1,183	2,140	1,572	1,725	0,015	1,68	0,041
		Subp.	2,024	1,208	2,163	1,586	1,745			
Promedio:							0,064	7,143	0,175	
<i>Hydromedusa tectifera</i> MLPR-6474	H	CM	0,379	0,462	0,326	0,289	0,364			
		MC 1	0,708	0,785	0,710	0,811	0,754			
		Subp.	0,771	0,852	0,793	0,889	0,826			
	Promedio:							-	-	-
	R	CM	0,144	0,095	0,146	0,231	0,154			
		MC 1	0,217	0,138	0,230	0,324	0,227			
		MC 2	0,318	0,110	0,291	0,467	0,296	0,07	-	0,190
		Subp.	0,329	0,106	0,317	0,483	0,308			
	Promedio:							-	-	-
	U	CM	0,154	0,132	0,199	0,152	0,159			
		MC 1	0,418	0,347	0,439	0,336	0,385			
		Subp.	0,472	0,380	0,484	0,373	0,427			
	Promedio:							-	-	-
	Fe	CM	0,379	0,462	0,326	0,289	0,364			

Tabla II 4. (continúa página anterior)

		MC 1	0,708	0,785	0,710	0,811	0,754			
		Subp.	0,771	0,852	0,793	0,889	0,826			
		Promedio:						-	-	-
	Fi	CM	0,058	0,064	0,048	0,065	0,059			
		MC 1	0,162	0,160	0,155	0,154	0,157			
		MC 2	0,271	0,220	0,215	0,204	0,227	0,07	46,90	0,191
		MC 3	0,342	0,332	0,304	0,248	0,306	0,08	53,10	0,217
		Subp.	0,394	0,359	0,332	0,272	0,339			
		Promedio:						0,07	50,00	0,204
	T	CM	0,210	0,152	0,163	0,206	0,183			
		MC 1	0,285	0,213	0,231	0,269	0,25			
		MC 2	0,540	0,393	0,375	0,571	0,47	0,22	86,37	0,603
		Subp.	0,571	0,418	0,407	0,622	0,505			
		Promedio:						-	-	-
	<i>Hydromedusa tectifera</i> MLPR-6411	H	CM							
MC 1			0,764	1,051	0,982	0,584	0,845			
MC 2			0,814	1,082	1,018	0,653	0,892	0,05	4,72	0,13
MC 3			0,872	1,128	1,079	0,798	0,969	0,08	7,87	0,21
MC 4			0,968	1,189	1,139	0,961	1,064	0,10	9,64	0,26
MC 5			1,074	1,236	1,234	1,074	1,155	0,09	9,16	0,25
MC 6			1,183	1,323	1,281	1,181	1,242	0,09	8,88	0,24
MC 7			1,262	1,395	1,315	1,338	1,328	0,09	8,68	0,23
MC 8			1,328	1,494	1,375	1,494	1,423	0,10	9,67	0,26
MC 9			1,419	1,569	1,421	1,563	1,493	0,07	7,13	0,19
MC 10			1,458	1,604	1,460	1,631	1,538	0,05	4,59	0,12
MC 11			1,515	1,669	1,508	1,740	1,608	0,07	7,08	0,19
MC 12			1,638	1,736	1,579	1,822	1,694	0,09	8,71	0,24
MC 13			1,711	1,803	1,635	1,910	1,765	0,07	7,21	0,20
MC 14			1,770	1,829	1,681	1,994	1,819	0,05	5,46	0,15
MC 15			1,770	1,852	1,681	1,994	1,824	0,01	0,58	0,09
MC 16			1,770	1,874	1,681	1,994	1,83	0,01	0,56	0,06
Subp.		1,801	1,903	1,724	2,061	1,872				
Promedio:						0,07	6,66	0,19		
R		CM	0,404	0,344	0,287	0,249	0,321			
	MC 1	0,667	0,659	0,658	0,581	0,641				
	MC 2	0,703	0,772	0,734	0,636	0,711	0,070	18,28	0,192	
	MC 3	0,800	0,848	0,813	0,693	0,789	0,077	20,17	0,212	
	MC 4	0,835	0,898	0,881	0,724	0,835	0,046	12,01	0,126	
	MC 5	0,850	0,969	0,931	0,750	0,875	0,041	10,57	0,111	
	MC 6	0,859	1,001	1,039	0,774	0,918	0,043	11,29	0,118	
	MC 7	0,918	1,060	1,104	0,804	0,972	0,053	13,90	0,146	
	MC 8	0,954	1,115	1,181	0,847	1,024	0,053	13,77	0,145	
	Subp.	1,012	1,161	1,227	0,876	1,069				
Promedio:						0,05	14,29	0,15		
U	CM	0,383	0,209	0,118	0,070	0,195				
	MC 1	0,774	0,428	0,762	0,419	0,596				
	MC 2	0,859	0,484	0,798	0,531	0,668	0,07	14,78	0,20	
	MC 3	0,964	0,523	0,837	0,598	0,731	0,06	12,78	0,17	

Tabla II 4. (continúa página anterior)

		MC 4	1,067	0,596	0,882	0,652	0,799	0,07	14,06	0,19
		MC 5	1,136	0,680	0,932	0,693	0,86	0,06	12,47	0,17
		MC 6	1,203	0,731	0,974	0,776	0,921	0,06	12,42	0,17
		MC 7	1,268	0,786	1,022	0,839	0,979	0,06	11,81	0,16
		MC 8	1,332	0,839	1,095	0,885	1,038	0,06	12,07	0,16
		MC 9	1,382	0,893	1,139	0,925	1,085	0,05	9,61	0,13
		Subp.	1,417	0,913	1,175	0,960	1,116			
		Promedio:							0,06	12,50
	Fe	CM								
		MC 1	0,781	1,256	0,751	0,830	0,905			
		MC 2	0,935	1,452	0,916	0,969	1,068	0,164	13,27	0,448
		MC 3	1,100	1,607	1,103	1,206	1,254	0,186	15,10	0,510
		MC 4	1,256	1,770	1,296	1,481	1,451	0,20	15,97	0,54
		MC 5	1,419	1,931	1,497	1,766	1,653	0,20	16,44	0,56
		MC 6	1,603	2,045	1,557	1,909	1,779	0,13	10,17	0,34
		MC 7	1,689	2,132	1,660	1,912	1,848	0,07	5,66	0,19
		MC 8	1,770	2,215	1,792	2,048	1,956	0,11	8,77	0,30
		MC 9	1,854	2,306	1,881	2,119	2,040	0,08	6,80	0,23
		MC 10	1,942	2,390	2,003	2,210	2,136	0,10	7,81	0,26
		Subp.	2,052	2,486	2,060	2,287	2,221			
		Promedio:							0,14	11,11
	Fi	CM	0,124	0,044	0,059	0,157	0,096			
		MC 1	0,441	0,426	0,455	0,405	0,432			
		MC 2	0,761	0,502	0,531	0,467	0,565	0,13	29,47	0,37
		MC 3	0,865	0,648	0,576	0,527	0,654	0,09	19,59	0,24
		MC 4	0,917	0,693	0,623	0,554	0,697	0,04	9,44	0,12
		MC 5	0,951	0,746	0,660	0,579	0,734	0,04	8,22	0,10
		MC 6	1,002	0,811	0,696	0,603	0,778	0,04	9,71	0,12
		MC 7	1,045	0,861	0,757	0,636	0,825	0,05	10,32	0,13
		MC 8	1,092	0,945	0,807	0,694	0,885	0,06	13,19	0,16
		Subp.	1,131	0,995	0,832	0,737	0,924			
	Promedio:							0,06	14,28	0,18
	T	CM	0,386	0,210	0,388	0,296	0,32			
		MC 1	1,027	0,540	1,030	0,577	0,794			
		MC 2	1,185	0,654	1,075	0,611	0,881	0,09	16,19	0,24
		MC 3	1,300	0,716	1,112	0,669	0,949	0,07	12,55	0,19
		MC 4	1,403	0,748	1,160	0,707	1,005	0,06	10,19	0,15
		MC 5	1,510	0,799	1,287	0,753	1,087	0,08	15,27	0,23
		MC 6	1,582	0,859	1,328	0,807	1,144	0,06	10,47	0,16
		MC 7	1,665	0,908	1,365	0,857	1,199	0,06	10,10	0,15
		MC 8	1,768	0,936	1,400	0,921	1,256	0,06	10,61	0,16
		MC 9	1,883	0,992	1,471	0,995	1,335	0,08	14,58	0,22
Subp.		1,996	1,042	1,562	1,017	1,404				
Promedio:							0,07	12,49	0,19	
<i>Chelonoidis chilensis</i> MLPR-6007	H	CM	0,384	0,396	0,510	0,495	0,446			
		MC 1	0,801	0,667	0,772	0,605	0,711			
		MC 2	1,019	0,793	0,997	0,932	0,935	0,224	47,36	0,614
		MC 3	1,128	0,895	1,095	1,169	1,072	0,137	28,86	0,374

Tabla II 4. (continúa página anterior)

		MC 4	1,208	0,967	1,188	1,374	1,184	0,113	23,78	0,308
		Subp.	1,294	1,087	1,278	1,449	1,277			
		Promedio:							0,158	33,33
	R	CM	0,378	0,211	0,383	0,232	0,301			
		MC 1	0,465	0,334	0,537	0,350	0,422			
		MC 2	0,526	0,383	0,616	0,411	0,484	0,063	26,15	0,171
		MC 3	0,581	0,411	0,681	0,469	0,536	0,052	21,55	0,141
		MC 4	0,615	0,435	0,724	0,525	0,575	0,039	16,42	0,108
		MC 5	0,665	0,461	0,811	0,590	0,632	0,057	23,85	0,156
		MC 6	0,693	0,477	0,839	0,634	0,661	0,029	12,13	0,079
		Subp.	0,726	0,508	0,893	0,674	0,7			
	Promedio:							0,048	20,02	0,131
	U	CM	1,123	0,304	1,045	0,407	0,72			
		MC 1	0,896	0,446	0,972	0,422	0,684			
		MC 2	1,152	0,533	1,118	0,592	0,849	0,165	26,23	0,451
		MC 3	1,420	0,634	1,312	0,682	1,012	0,163	26,00	0,447
		MC 4	1,531	0,671	1,571	0,775	1,137	0,125	19,90	0,342
		MC 5	1,774	0,752	1,876	0,844	1,312	0,175	27,79	0,478
		Subp.	1,982	0,829	2,155	0,927	1,473			
	Promedio:							0,157	24,98	0,430
	Fe	CM	0,433	0,474	0,310	0,515	0,433			
		MC 1	0,547	0,564	0,507	0,550	0,542			
		MC 2	0,610	0,630	0,655	0,734	0,657	0,115	27,91	0,316
		MC 3	0,661	0,699	0,739	0,828	0,732	0,074	18,04	0,204
		MC 4	0,795	0,788	0,790	0,948	0,83	0,099	23,85	0,270
		MC 5	0,891	0,843	0,854	1,230	0,955	0,124	30,08	0,340
		Subp.	0,989	0,887	0,927	1,311	1,029			
	Promedio:							0,103	24,97	0,283
	Fi	CM	0,252	0,265	0,128	0,084	0,182			
		MC 1	0,297	0,308	0,291	0,312	0,302			
MC 2		0,462	0,414	0,414	0,472	0,441	0,139	60,75	0,379	
MC 3		0,530	0,503	0,517	0,569	0,530	0,089	39,14	0,245	
Subp.		0,571	0,534	0,547	0,609	0,565				
Promedio:							0,114	49,95	0,312	
T	CM	0,574	0,396	0,383	0,342	0,424				
	MC 1	0,743	0,519	0,695	0,518	0,619				
	MC 2	0,869	0,626	0,838	0,556	0,722	0,104	60,17	0,284	
	Subp.	0,937	0,696	0,901	0,629	0,791				
Promedio:							-	-	-	
<i>Chelonoidis chilensis</i> MLPR-6773	H	CM	0,545	0,677	0,805	0,732	0,69			
		MC 1	1,707	1,631	1,546	1,579	1,616			
		MC 2	1,905	1,751	1,973	2,449	2,02	0,404	34,25	1,106
		MC 3	2,365	1,842	2,452	3,451	2,528	0,508	43,09	1,392
		MC 4	2,557	1,957	2,755	3,642	2,728	0,200	16,98	0,549
		MC 5	2,606	2,015	2,828	3,729	2,795	0,067	5,66	0,183
		Subp.	2,717	2,084	2,937	3,803	2,885			
	Promedio:							0,295	24,99	0,808
R	CM	0,712	0,633	0,527	0,412	0,571				

Tabla II 4. (continúa página anterior)

		MC 1	0,785	0,696	0,783	0,753	0,754			
		MC 2	1,177	0,875	1,022	0,983	1,014	0,260	34,99	0,712
		MC 3	1,407	0,943	1,195	1,093	1,160	0,145	19,55	0,398
		MC 4	1,932	1,050	1,653	1,354	1,497	0,338	45,46	0,925
		Subp.	2,076	1,097	1,807	1,418	1,600			
	Promedio:							0,248	33,33	0,678
	Fe	CM	1,221	1,470	1,164	1,167	1,256			
		MC 1	1,559	1,598	1,455	1,610	1,556			
		MC 2	1,669	1,774	1,641	2,068	1,788	0,233	20,93	0,637
		MC 3	1,797	1,962	1,986	2,390	2,034	0,246	22,12	0,673
		MC 4	1,881	2,065	2,266	2,814	2,257	0,223	20,05	0,610
		MC 5	1,978	2,185	2,419	3,238	2,455	0,199	17,87	0,544
		MC 6	2,049	2,259	2,503	3,368	2,545	0,090	8,08	0,246
		MC 7	2,091	2,309	2,556	3,455	2,603	0,058	5,22	0,159
		MC 8	2,132	2,367	2,633	3,532	2,666	0,063	5,69	0,173
		Subp.	2,193	2,500	2,710	3,588	2,748			
	Promedio:							0,159	14,28	0,435
	Fi	CM	0,554	0,364	0,626	0,549	0,523			
		MC 1	0,676	0,615	0,714	0,619	0,656			
		MC 2	0,733	0,674	0,794	0,726	0,732	0,076	10,22	0,208
		MC 3	0,791	0,716	0,880	0,854	0,810	0,079	10,59	0,215
		MC 4	0,888	0,803	0,952	0,950	0,898	0,088	11,88	0,410
		MC 5	0,964	0,870	1,030	1,080	0,986	0,088	11,84	0,240
		MC 6	1,087	0,997	1,158	1,185	1,107	0,121	16,30	0,331
		MC 7	1,202	1,044	1,331	1,329	1,227	0,120	16,16	0,328
		MC 8	1,271	1,062	1,398	1,412	1,286	0,059	8,00	0,162
		MC 9	1,391	1,088	1,440	1,467	1,347	0,061	8,20	0,166
		MC 10	1,451	1,118	1,499	1,520	1,397	0,050	6,82	0,138
		Subp.	1,468	1,166	1,533	1,540	1,427			
	Promedio:							0,082	11,11	0,244
	T	CM	0,886	0,732	0,908	0,792	0,83			
		MC 1	1,225	0,814	1,214	0,829	1,021			
		MC 2	1,470	0,976	1,446	1,063	1,239	0,218	25,32	0,598
MC 3		1,655	1,153	1,569	1,247	1,406	0,167	19,40	0,458	
MC 4		1,814	1,247	1,683	1,406	1,538	0,132	15,26	0,360	
MC 5		2,012	1,346	1,904	1,599	1,715	0,178	20,62	0,487	
MC 6		2,307	1,398	2,084	1,742	1,883	0,168	19,43	0,459	
Subp.		2,478	1,461	2,236	1,956	2,033				
Promedio:							0,173	20,01	0,472	

Tabla II 5. Crecimiento acumulado de *Yaminuechelys maior* † MPEF-PV-599. Las medidas fueron tomadas en el área dorsal del húmero. Abreviaturas: CC: ciclos de crecimiento; MC: marcas de crecimiento.

	Grosor de los CC en el área dorsal (mm)	Tasa de crecimiento anual (mm)
MC 1	4.199	
MC 2	4.570	0.371
MC 3	4.760	0.190
MC 4	4.857	0.097
MC 5	4.931	0.074
MC 6	4.992	0.061
MC 7	5.060	0.068
MC 8	5.095	0.035
MC 9	5.123	0.028
MC 10	5.149	0.026
MC 11	5.181	0.032
MC 12	5.227	0.046
MC 13	5.259	0.032
MC 14	5.283	0.024
MC 15	5.298	0.015
MC 16	5.318	0.020
MC 17	5.347	0.029
MC 18	5.365	0.018
MC 19	5.388	0.023
MC 20	5.407	0.019

Tabla II 5. (continúa página anterior)

MC 21	5.429	0.022
MC 22	5.457	0.028
MC 23	5.523	0.066
MC 24	5.544	0.021
MC 25	5.555	0.011
MC 26	5.583	0.028
MC 27	5.601	0.018
MC 28	5.621	0.020
MC 29	5.635	0.014
MC 30	5.646	0.011
MC 31	5.659	0.013
MC 32	5.683	0.024
MC 33	5.701	0.018
MC 34	5.719	0.018
MC 35	5.731	0.012
MC 36	5.755	0.024
MC 37	5.768	0.013
MC 38	5.787	0.019
MC 39	5.805	0.018
MC 40	5.825	0.020
MC 41	5.847	0.022
MC 42	5.865	0.018
MC 43	5.881	0.016
MC 44	5.899	0.018

Tabla II 6. Correlación entre el anclaje muscular y la orientación y distribución de las fibras de Sharpey. Abreviaturas: *Add F.*: *adductor femoris*; *Brac.*: *Braquialis inferior*; *DI.*: *Deltoideus*; *C.*: anclaje carnoso; *Cdil. fem.*: *caudi-iliofemoralis*; *Corbra. B.*: *coracobrachialis brevis*; *Corbra. M.*: *coracobrachialis magnus*; *Femtib.*: *femorotibialis*; *Flex. C. R.*: *flexor radial del carpo*; *Gast.*: *gastrocnemio*; *Ilfem.*: *iliofemoralis*; *In.*: Inserción; *Ischtr.*: *Ischiotrocantericus*; *Lat. D. y Ter. Mj.*: *latissimus dorsi y teres major*; *Pal. L.*: *palmaris longus*; *Pubischfem. E.*: *puboichiofemoralis externus*; *Pubischfem. I.*: *puboischiofemoralis internus*; *Or.*: Origen; *Pect.*: *Pectoralis*; *Sbscap.*: *Subescapularis*; *FS.*: Fibras de Sharpey; *T.*: anclaje tendinos; *Tra. Radium.*: *Tractor radii*; *Tri.*: *Tríceps braqui*. En el Tipo I, las fibras de Sharpey son paralelas entre sí y en ángulo agudo o recto con respecto al margen subperióstico; Tipo II, las fibras de Sharpey forman un ángulo entre ellas en dos orientaciones principales; Tipo III, las fibras de Sharpey forman un ángulo entre ellas en más de dos orientaciones; Tipo A, las fibras de Sharpey están separadas entre sí; Tipo B, las fibras de Sharpey están densamente agrupadas pero aún es posible diferenciar una de la otra; Tipo C, las fibras de Sharpey están agrupadas de manera que no es posible diferenciar una de la otra.

Elemento óseo	Anclaje muscular	<i>Phrynosops hilarii</i> MLPR-6402	<i>Hydromedusa tectifera</i> MLPR-6411	<i>Chelonoidis chilensis</i> MLPR-6773	Función			
Húmero-Metáfisis Proximal	In. <i>Lat. D.</i> + <i>Ter. Mj.</i>	Continuas Tipo I (74°-91° x̄: 80°) Tipo B	T	Continuas Tipo II Tipo B	T	Continuas Tipo I Tipo C	T	Abductor y protractor del húmero
	In. <i>DI.</i>	Continuas Tipo I (74°-91° x̄: 80°) Tipo B	T	Continuas Tipo I (60°-71° x̄: 66°) Tipo B	T	Continuas Tipo II Tipo B	C	Abductor y protractor del húmero y rotador anterior de la cintura
	In. <i>Sbscap.</i>	Continuas Tipo I (74°-91° x̄: 80°) Tipo B y C	C	Continuas Tipo I (55°-87°, x̄: 74°) Tipo B	C	Continuas Tipo I (32°-50°, x̄: 40°) Tipo B	C	Abductor y protractor del miembro
	Or. <i>Tri.</i>	Continuas Tipo II Tipo B	C	Continuas Tipo I (64°-95° x̄: 80°) Tipo B y C	C	-	-	Flexor del zeugopodio, y protractor y abductor del húmero

Tabla II 6. (continúa página anterior)

	In. <i>Pect.</i>	Continuas Tipo II Tipo B	T	Continuas Tipo I (28°-79° x̄: 49°) Tipo B	T	Parches Tipo II Tipo A	T	Retractor y aductor menor del húmero, y rotador posterior de la cintura
	In. <i>Corbra.</i> <i>B.</i>	-	C	Continuas Tipo III Tipo B	C	Parches Tipo II Tipo A	C	Retractor y aductor menor del húmero
	In. <i>Corbra.</i> <i>M.</i>	-	C	-	C	-	-	Retractor y aductor menor del húmero
Húmero- Metáfisis Distal	Or. <i>Tri.</i>	Continuas Tipo I (27°-68° x̄: 37°), II y III Tipo B	C	Continuas Tipo I (27°-52° x̄: 41°) Tipo B	C	Continuas Tipo I y II Tipo C	C	Flexor del zeugopodio, y protractor y abductor del húmero
	Or. <i>Brac.</i>	-	C	Parches Tipo II Tipo B	C	Parches Tipo I (58°-90° x̄: 77°) Tipo A	C	Flexor del zeugopodio
	Or. <i>Trac.</i> <i>radii.</i>	-	T	-	T	-	C	Extensor del zeugopodio
	Or. <i>Pal. L.</i> or Or. <i>Flex. C.</i> <i>R.</i>	Parches Tipo I (33°-40° x̄: 36°) Tipo B	T - C	-	T - C	Parches Tipo I (39°-71° x̄: 50°) Tipo A	T - C	Flexor del miembro y del autopodio
Fémur- Metáfisis Proximal	Or. <i>Femtib.</i>	Parches Tipo I (51°-72°, x̄: 60°) Tipo B	C	Parches Tipo I (62°-78° x̄: 73°) Tipo B	C	Parches Tipo I (90°-59° x̄: 78°), II Tipo B, C	C	Extensión de la extremidad
	In. <i>Ilfem.</i>	Continuas Tipo II Tipo B y C	T - C	Parches Tipo I Tipo C	T - C	-	T - C	Abductor y protractor del fémur

Tabla II 6. (continúa página anterior)

	In. <i>Pubischfem. E.</i>	Continuas Tipo I Tipo C	C	Continua Tipo I Tipo C	C	-	-	Aductor del fémur Protractor de la extremidad
	In. <i>Pubischfem. I.</i>	Continuas Tipo I Tipo C	T	Parches Tipo I (47°-74° \bar{x} : 62°) Tipo B	T	Parches Tipo I (41°-68° \bar{x} : 55°), II Tipo B, C	T - C	Protractor del fémur. Abductor de la extremidad
	In. <i>Add. F.</i>	-	-	-	-	Parches Tipo I (67°-89° \bar{x} : 76°) Tipo A	C	Aductor y retractor del fémur
	In. <i>Cdil. fem.</i>	Parches Tipo I (33°-52°, \bar{x} : 42°) Tipo B	C	-	C	-	-	Abductor y retractor del fémur
	In. <i>Ischtr.</i>	-	C	-	C	-	-	Retractor del fémur
Fémur-Metáfisis Distal	Or. <i>Femtib.</i>	Parches Tipo I (62°-87°, \bar{x} : 79°), II Tipo B	C	Parches Tipo III Tipo B	C	Parches Tipo I (75°-89° \bar{x} : 82°), II Tipo A, B, C	C	
	Or. <i>Gast.</i>	Continuas Tipo I (61°-85°, \bar{x} : 79°) Tipo B	T - C	-	T - C	Continuas Tipo I (63°-91° \bar{x} : 81°) Tipo A, B, C	T - C	Flexor del zeugopodio

Tabla II 7. Variación ontogenética de la relación entre el anclaje muscular y la orientación y distribución de las fibras de Sharpey. Abreviaturas: *Add F.*: *adductor femoris*; *Brac.*: *Braquialis inferior*; *DI.*: *Deltoideus*; *Cdil. fem.*: *caudi-iliofemoralis*; *Corbra. B.*: *coracobrachialis brevis*; *Corbra. M.*: *coracobrachialis magnus*; *Femtib.*: *femorotibialis*; *Flex. C. R.*: *flexor radialis carpus*; *Gast.*: *gastrocnemio*; *Ilfem.*: *iliofemoralis*; *In.*: Inserción; *Ischtr.*: *Ischiotrocantericus*; *Lat. D. y Ter. Mj.*: *latissimus dorsi* y *teres major*; *Pal. L.*: *palmaris longus*; *Pubischfem. E.*: *puboichiofemoralis externus*; *Pubischfem. I.*: *puboischiofemoralis internus*; *Or.*: Origen; *Pect.*: *Pectoralis*; *Sbscap.*: *Subescapularis*; *FS.*: Fibras de Sharpey; *Tra. Radium.*: *Tractor radium*; *Tri.*: *Tríceps braqui.* La clasificación de los patrones de las fibras de Sharpey es la misma que en la tabla II 6.

Elemento óseo	Anclaje muscular	<i>Phrynosops hilarii</i>		<i>Hydromedusa tectifera</i>		<i>Chelonoidis chilensis</i>	
		Adulto	Juvenil	Adulto	Juvenil	Adulto	Juvenil
Húmero-Metáfisis Proximal	In. <i>Lat. D.</i> + <i>Ter. Mj.</i>	Continuas Tipo I (74°-91° \bar{x} : 80°) Tipo B	Continuas Tipo I (60°-91°; \bar{x} : 78°) Tipo B	Continuas Tipo II Tipo B	-	Continuas Tipo I Tipo C	Continuas Tipo I (75°-89°, \bar{x} :82°) y II Tipo B
	In. <i>DI.</i>	Continuas Tipo I (74°-91° \bar{x} : 80°) Tipo B	Parche Tipo I (60°-91°; \bar{x} : 78°) Tipo B	Continuas Tipo I (60°-71° \bar{x} : 66°) Tipo B	-	Continuas Tipo II Tipo B	Continuas Tipo I (75°-89°, \bar{x} :82°) y II Tipo B
	In. <i>Sbscap.</i>	Continuas Tipo I (74°-91° \bar{x} : 80°) Tipo B y C	Continuas Tipo I Tipo C	Continuas Tipo I (55°-87°, \bar{x} : 74°) Tipo B	-	Continuas Tipo I (32°-50°, \bar{x} :40°) Tipo B	Continuas Tipo I (62°-88°, \bar{x} :72°) y II Tipo C
	Or. <i>Tri.</i>	Continuas Tipo II Tipo B	Continuas Tipo I Tipo C	Continuas Tipo I (64°-95° \bar{x} : 80°) Tipo B y C	-	-	-

Tabla II 7. (continúa página anterior)

	In. <i>Pect.</i>	Continuas Tipo II Tipo B	Parche Tipo III Tipo B	Continuas Tipo I (28°-79° \bar{x} : 49°) Tipo B	-	Parches Tipo II Tipo A	Continuas Tipo I (46°-81°, \bar{x} :66°) Tipo B
	In. <i>Corbra. B.</i>	-	-	Continuas Tipo III Tipo B	-	Parches Tipo II Tipo A	Continuas Tipo I Tipo C
	In. <i>Corbra. M.</i>	-	-	-	-	-	-
Húmero- Metáfisis Distal	Or. <i>Tri.</i>	Continuas Tipo I, II y III Tipo B	-	Continuas Tipo I (27°-52° \bar{x} : 41°) Tipo B	-	Continuas Tipo I y II Type C	Continuas Tipo II Type B
	Or. <i>Brac.</i>	-	-	Parches Tipo II Tipo B	-	Parches Tipo I (58°-90° \bar{x} : 77°) Tipo A	-
	Or. <i>Trac. Radii.</i>	-	-	-	-	-	-
	Or. <i>Pal. L.</i> or Or. <i>Flex. C.</i> <i>R.</i>	Parches Tipo I (33°-40° \bar{x} : 36°) Tipo B	-	-	-	Parches Tipo I (39°-71° \bar{x} : 50°) Tipo A	-
Fémur- Metáfisis Proximal	Or. <i>Femtib.</i>	Parches Tipo I (51°-72°, \bar{x} : 60°)	Continuas Tipo I (41°-55°, \bar{x} : 48°)	Parches Tipo I (62°-78° \bar{x} : 73°)	-	Parches Tipo I (90°-59° \bar{x} : 78°), II	Continuas Tipo I (68°-79°, \bar{x} :74°), II Tipo A, B,

Tabla II 7. (continúa página anterior)

		Tipo B	Tipo B	Tipo B		Tipo B, C	C
	In. <i>Ilfem</i>	Continuas Tipo II Tipo B y C	Continuas Tipo II Tipo B	Parches Tipo I Tipo C	Parches Tipo I (55°-80°, \bar{x} : 68°) y II Tipo A y C	-	Parches Tipo I (68°-79°, \bar{x} :74°) y II Tipo B
	In. <i>Pubischfe m. E</i>	Continuas Tipo I Tipo C	Continuas Tipo I Tipo C	Continua Tipo I Tipo C	Continua Tipo I Tipo C	-	-
	In. <i>Pubischfe m. I</i>	Continuas Tipo I Tipo C	Continuas Tipo I Tipo C	Parches Tipo I (47°-74° \bar{x} : 62°) Tipo B	Parches Tipo I (47°-73°, \bar{x} : 59°) y II Tipo A y C	Parches Tipo I (41°-68° \bar{x} : 55°), II Tipo B, C	Continuas Tipo I (54°-67°, \bar{x} :61°), II Tipo A, B, C
	In. <i>Add F.</i>	-	-	-	-	Parches Tipo I (67°-89° \bar{x} : 76°) Tipo A	Continuas Tipo I (38°-78°, \bar{x} :58°) Tipo B
	In. <i>Cdil. fem</i>	Parches Tipo I (33°-52°, \bar{x} : 42°) Tipo B	-	-	Continuas Tipo II Tipo C	-	-
	In. <i>Ischtr.</i>	-	Parches Tipo I (20°-35°, \bar{x} : 25°) Tipo B	-	Continuas Tipo I Tipo B	-	-

Tabla II 7. (continúa página anterior)

Fémur-Metáfisis Distal	Or. <i>Femtib.</i>	Parches Tipo I (62°-87°, \bar{x} : 79°), II Tipo B	Parches Tipo I Tipo C	Parches Tipo III Tipo B	-	Parches Tipo I (75°-89° \bar{x} : 82°), II Tipo A, B, C	-
	Or. <i>Gast</i>	Continuas Tipo I (61°-85°, \bar{x} : 79°) Tipo B	-	-	-	Continuas Tipo I (63°-91° \bar{x} : 81°) Tipo A, B, C	-

Tabla III 1. Porcentaje ocupado por la cavidad medular respecto a toda la sección transversal.

Abreviaturas: CM: cavidad medular.

Ejemplar	Elemento óseo	Porcentaje de CM (%)
<i>Caiman latirostris</i> MLPR-6771	Vértebra Cervical - Cuerpo	68
	Vértebra Cervical - Espina	15
	Vértebra Troncal - Cuerpo	72
	Vértebra Troncal - Espina	32
	Vértebra Caudal - Cuerpo	28
	Vértebra Caudal - Espina	7
	Costilla cervical	10
	Costilla Troncal - proximal	10
	Costilla Troncal - distal	16
	Chevron	-
	Hoja escapular	24
	Coracoides	33
	Húmero Metáfisis proximal	52
	Húmero Diáfisis	8
	Húmero Metáfisis distal	54
	Radio	9
	Ulna	7
	Ilion	34
	Isquion	36
	Pubis	3
	Fémur Metáfisis proximal	16
	Fémur Diáfisis	8
	Fémur Metáfisis distal	65
Fíbula	6	
Tibia	12	
<i>Caiman latirostris</i> MLPR-6770	Vértebra Cervical - Cuerpo	68
	Vértebra Cervical - Espina	26
	Vértebra Troncal - Cuerpo	63
	Vértebra Troncal - Espina	30
	Costilla cervical	49
	Costilla Troncal - proximal	23
	Costilla Troncal - distal	28
	Chevron	-
	Hoja escapular	14
	Coracoides	14
	Húmero Metáfisis proximal	44
	Húmero Diáfisis	4
	Húmero Metáfisis distal	37
	Radio	5
	Ulna	5
	Ilion	66
Isquion	47	

Tabla III 1. (continúa página anterior)

	Pubis	22
	Fémur Metáfisis proximal	14
	Fémur Diáfisis	10
	Fémur Metáfisis distal	68
	Fíbula	10
	Tibia	8
<i>Caiman yacare</i> MLPR-6772	Vértebra Cervical - Cuerpo	70
	Vértebra Cervical - Espina	31
	Vértebra Troncal - Cuerpo	73
	Vértebra Troncal - Espina	40
	Vértebra Caudal - Cuerpo	63
	Vértebra Caudal - Espina	50
	Costilla cervical	-
	Costilla Troncal - proximal	37
	Costilla Troncal - distal	20
	Chevron	-
	Hoja escapular	19
	Coracoides	41
	Húmero Metáfisis proximal	40
	Húmero Diáfisis	3
	Húmero Metáfisis distal	52
	Radio	12
	Ulna	8
	Ilion	64
	Isquion	36
	Pubis	19
	Fémur Metáfisis proximal	17
Fémur Diáfisis	10	
Fémur Metáfisis distal	72	
Fíbula	6	
Tibia	9	
<i>Caiman yacare</i> MACN-48841	Vértebra Cervical - Cuerpo	56
	Vértebra Cervical - Espina	34
	Vértebra Troncal - Cuerpo	64
	Vértebra Troncal - Espina	44
	Vértebra Caudal - Cuerpo	51
	Vértebra Caudal - Espina	14
	Costilla cervical	9
	Costilla Troncal - proximal	15
	Costilla Troncal - distal	27
	Chevron	-
	Hoja escapular	29
	Coracoides	44
	Húmero Metáfisis proximal	31
	Húmero Diáfisis	8
	Húmero Metáfisis distal	-
	Radio	9
	Ulna	10

Tabla III 1. (continúa página anterior)

	Ilion	38
	Isquion	46
	Pubis	22
	Fémur Metáfisis proximal	6
	Fémur Diáfisis	14
	Fémur Metáfisis distal	54
	Fíbula	13
	Tibia	21

Tabla III 2. Marcas de crecimiento reconocidas en cada elemento óseo. Los elementos están organizados de mayor a menor según el conteo de marcas de crecimiento. Las causas por las cuales una marca no puede ser reconocible en toda la circunferencia son: expansión medular (EM), densidad inusual de fibras extrínsecas (NT) o por alteración del material durante el proceso de corte (MR). Los tipos de marcas son LCD: línea de crecimiento detenido y A: annuli. Se indica cuáles son las marcas que están completas y cuales incompletas y dentro de las incompletas, se detalla cual es la causa por la que cada marca es incompleta.

Ejemplar	Elemento óseo	Tipo de MC	MC observadas	Porcentaje de MC visibles en toda la sección visibles	Porcentaje no visible de las MC incompletas
<i>Caiman latirostris</i> MLPR-6771	Fémur - Diáfisis	LCD	6	0%	1°: 75% EM 2°,3°: 50% EM 4°: 50% NT 5°,6°: 75% NT
	Radio	LCD	6	75% (3°,6°)	1°,2°: 50% EM 4°,5°: 50% NT
	Tibia	LCD	5	0%	1°-3°: 50% EM 4°,5°: 50% NT
	Coracoides	LCD	4 – 5	0%	1°, 2°: 75% NT y EM 3°-5°: 50% NT
	Vértebra Caudal - Espina	LCD	4	75% (2°-4°)	1°: 50% EM
	Fíbula	LCD	4	50% (3°,4°)	1°,2°: 75% NT
	Húmero - Diáfisis	LCD y A	4	25% (1°)	2°-4°: 75% NT
	Ulna	LCD	4	0%	1°, 2°: 45% NT 3°,4°: 50% NT
	Osteodermo Dorsal	LCD	3	0%	1°- 3°: 50% NT
	Húmero - Metáfisis proximal	LCD	3	0%	1°- 3°: 50% EM
	Costilla Troncal - proximal	A	3	0%	1°- 3°: 75% NT
	Hoja escapular	LCD	2 – 3	0%	1°- 3°: 50% NT
	Vértebra Caudal - Cuerpo	LCD y A	2 – 3	0%	1°- 3°: 50% NT

Tabla III 2. (continúa página anterior)

	Osteodermo Cervical	LCD	2 – 3	0%	1°- 3°: 50% NT
	Fémur - Metáfisis proximal	LCD	2 – 3	0%	1° - 3°: 50% NT
	Isquion	LCD	2 – 3	0%	1°-3°: 75% NT
	Pubis	LCD	1 – 3	0%	1° - 3°: 25% NT
	Costilla cervical	LCD y A	2	0%	1°- 2°: 75% NT
	Vértebra Cervical - Espina	LCD	2	0%	1°- 2°: 75% NT
	Vértebra Troncal - Espina	LCD	2	0%	1°- 2°: 75% NT
	Costilla Troncal - distal	LCD	1 – 2	0%	1°- 2°: 50% NT
	Húmero - Metáfisis distal	-	-	-	-
	Ilion	-	-	-	-
	Fémur - Metáfisis distal	-	-	-	-
	Vértebra Cervical - Cuerpo	-	-	-	-
	Vértebra Troncal - Cuerpo	-	-	-	-
	Chevron	-	-	-	-
<i>Caiman latirostris</i> MLPR-6770	Fíbula	LCD y A	15	60% (7°-15°)	1°,2°: 75% EM 3°: 50% EM 4°-6°: 50% NT
	Pubis	LCD	12 - 13	21% (4°, 6°, 12°)	1°-3°: 50% EM 5°, 7°: 50% NT 8°, 11°, 13°: 75% NT 9°, 10°: 25% NT
	Húmero - Díáfisis	LCD	11 - 13	63% (3°-9°)	1°,2°,11°,12°: 75% NT 10°,11°: 50% NT

Tabla III 2. (continúa página anterior)

Costilla Troncal - distal	LCD	10 - 13	7% (12°)	1° - 3°: 75% EM 4° - 9°: 50% EM 10° - 11°: 50% NT 13°: 75% NT
Isquion	LCD	9 - 12	0%	1° - 5°: 75% EM 6°, 7°: 50% EM 8°, 11°: 25% NT 9°, 10°, 12°: 75% NT
Ulna	LCD y A	9 - 13	9% (7°)	1° - 3°: 75% EM 4°, 10°, 13°: 75% NT 5°, 6°, 11°, 12°: 25% NT 8°, 9°: 50% NT
Fémur - Diáfisis	LCD	8 - 12	41% (3°-6°, 9°, 12°)	1°, 2°: 75% NT 4°, 8°, 10°, 11°: 25% NT
Fémur - Metáfisis proximal	LCD y A	8 - 12	0%	1°-12°: 50% NT
Hoja escapular	LCD y A	8 - 11	54% (1°-3°, 5°)	4°, 6°-7°, 9°, 10°: 50% NT 8° - 11°: 75% NT
Fémur - Metáfisis distal	LCD	5 - 11	0%	1°-8°: 75% NT 8°-11°: 75% MR
Costilla Troncal - proximal	LCD	10 - 11	0%	1° - 3°: 75% EM 4° - 11°: 25% NT
Radio	LCD y A	9 - 10	60% (2°-7°)	1°: 75% NT 8°-10°: 25% NT
Húmero - Metáfisis proximal	LCD	8 - 10	0%	1° - 10°: 50% NT y EM
Coracoides	LCD	6 - 10	30% (5°, 8°)	1°-3°: 75% EM 4°: 25% NT 6°: 50% NT 7°, 9°, 10°: 75% NT
Tibia	LCD y A	7 - 9	11% (7°)	1°, 2°: 75% NT 3°, 8°, 9°: 50% NT 4°-6°: 25% NT
Costilla cervical	LCD	6 - 8	0%	1° - 4°: 50% EM 4° - 8°: 50% NT
Húmero - Metáfisis distal	LCD	6 - 8	25% (4°, 6°)	1°: 25% EM 2°, 5°: 50% NT 3°, 7°: 25% NT 8°: 75% NT

Tabla III 2. (continúa página anterior)

	Vértebra Cervical - Espina	LCD	6	33% (3°,4°)	1°, 2°: 75% EM 5°: 75% NT 6°: 50% NT
	Osteodermo Cervical	LCD	6	0%	1°- 6°: 50% NT
	Osteodermo Dorsal	LCD	6	0%	1°- 6°: 50% NT
	Vértebra Cervical - Cuerpo	LCD	4 - 6	0%	1°- 6°: 50% NT y EM
	Vértebra Troncal - Espina	LCD	5	20% (5°)	1°, 2°: 75% EM 3°, 4°: 50% NT
	Ilion	LCD y A	4 - 5	0%	1°-5°: 50% NT
	Vértebra Troncal - Cuerpo	LCD	3 - 5	0%	1°, 3°, 4°: 25% NT 2°: 75% NT 5°: 50% NT
<i>Caiman yacare</i> MLPR-6772	Hoja escapular	LCD	5 - 9	33% (4°-6°)	1°: 75% EM 2°, 3°: 50% EM 7°- 9°: 75% NT
	Isquion	LCD	5 - 7	0%	1°- 3°: 75% EM 4°: 25% NT 5°, 6°: 50% NT 7°: 75% NT
	Pubis	LCD	6 - 7	0%	1°- 5°: 75% EM 6°, 7°: 50% NT
	Fíbula	LCD	6	42% (4°,5°,6°)	1°-3°: 25% EM
	Osteodermo Dorsal	LCD	5	0%	1°-5°: 50% NT
	Húmero - Diáfisis	LCD	4 - 5	100%	-
	Radio	LCD	4 - 5	60% (2°,3°,5°)	1°: 25% EM 4°: 25% NT
	Costilla Troncal - proximal	LCD	4 - 5	0%	1°: 75% EM 2°: 25% EM 3°: 50% NT 4°, 5°: 25% NT
	Coracoides	LCD	3 - 5	0%	1°: 75% EM 2°: 50% EM 3°: 25% EM 4°: 50% NT 5°: 25% NT

Tabla III 2. (continúa página anterior)

Fémur - diáfisis	LCD y A	4	50% (2°,3°)	1°: 25% EM 4°: 25% NT
Tibia	A	4	0%	1°-4°: 50% NT
Osteodermo Cervical	LCD	4	0%	1°-4°: 50% NT
Húmero - Metáfisis proximal	LCD	3 - 4	0%	1° - 4°: 50% NT y EM
Húmero - Metáfisis distal	LCD	3 - 4	0%	1° - 4°: 50% EM y NT
Costilla cervical	LCD	3	0%	1°-3°: 25% NT
Vértebra Troncal - Espina	LCD	3	0%	1°-3°: 50% NT y EM
Vértebra Cervical - Espina	LCD	3	0%	1° - 3°: 50% NT
Ilion	LCD	3	0%	1° - 3°: 50% NT y EM
Fémur - Metáfisis proximal	LCD	3	0%	1°-3°: 50% EM y NT
Ulna	LCD	3	0%	1° - 3°: 75% MR
Chevron	LCD	2 - 3	100%	-
Costilla Troncal - distal	LCD	2 - 3	33% (1°)	2°: 50% NT 3°: 25% NT
Vértebra Troncal - Cuerpo	LCD	2	0%	1° - 2° 25% NT
Vértebra Caudal - Cuerpo	LCD	1 - 2	0%	1° - 2°: 50% NT
Fémur - Metáfisis distal	LCD	1 - 2	0%	1°, 2°: 50% NT
Vértebra Caudal - Espina	LCD	1	33%	2°, 3°: 25% NT
Vértebra Cervical - Cuerpo	LCD	1	0%	25% NT

Tabla III 2. (continúa página anterior)

<i>Caiman yacare</i> MACN-48841	Fíbula	LCD y A	12	10% (7°)	1°- 6°: 50% EM 8°: 25% EM 9°- 12°: 25% MR
	Coracoides	LCD y A	8 - 11	18% (8°,9°)	1°- 4°: 75% EM 5°, 6°: 50% EM 7°: 25% EM 10°,11°: 75% NT
	Hoja escapular	LCD y A	10	30% (4°,9°,10°)	1°: 75% EM 2°: 50% EN 3°, 5°, 7°, 8°: 75% NT 4°, 6°: 50% NT
	Ulna	LCD y A	9	57% (2°-5°)	1°: 50% EM 6°- 9°: 50% NT
	Radio	LCD y A	8	100%	-
	Pubis	LCD	6 - 8	37% (6°,7°,8°)	1°-3°: 50% EM 4°, 5°: 50% MR
	Húmero - Diáfisis	LCD y A	6 - 8	50% (4°, 5°, 8°)	1°-3°: 25% EM 6° y 7°: dudosos
	Húmero - Metáfisis proximal	LCD	5 - 7	0%	1°-7°: 50% NT y EM
	Fémur - diáfisis	LCD y A	6	83% (2°-6°)	1°: 75% EM
	Tibia	LCD	3 - 6	0%	1°: 75% EM y NT 2°-4°: 50% NT 5°, 6°: 75% NT
	Vértebra Caudal - Cuerpo	LCD y A	5	40% (4°,5°)	1°, 2°: 50% EM 3°: 25% NT
	Vértebra Caudal - Espina	LCD	5	0%	1°: 50% EM 2°: 25% EM 3°- 5°: 25% NT
	Isquion	LCD	5	0%	1°: 75% EM 2°: 50% EM 3°: 25% NT 4°, 5°: 50% NT
	Ilión	LCD	3 - 5	0%	1°-5°: 50% NT y EM
	Costilla cervical	LCD	3 - 5	0%	1°- 5°: 75% NT
Fémur - Metáfisis proximal	LCD	3 - 5	0%	1°-5°: 75% NT	

Tabla III 2. (continúa página anterior)

	Costilla Troncal - distal	LCD	3 - 4	50% (2°,3°)	1°: 25% EM 4°: 75% NT
	Vértebra Cervical - Espina	LCD	3 - 4	0%	1°-4°: 50% EM y NT
	Chevron	LCD	3	100%	-
	Costilla Troncal - proximal	LCD	3	0%	1°-3°: 75% NT
	Vértebra Troncal - Espina	LCD	2 - 3	0%	1°-3°: 50% EM y NT
	Vértebra Cervical - Cuerpo	LCD	2	0%	1°-2°: 75% NT
	Fémur - Metáfisis distal	LCD	2	0%	1°, 2°: 75% NT y MR
	Vértebra Troncal - Cuerpo	LCD	1 - 2	0%	1°-2°: 75% NT
	Húmero - Metáfisis distal	-	-	-	-

Tabla III 3. Resultados de la retrocálculo de marcas de crecimiento para los ejemplares adultos, utilizando diferentes metodologías. Abreviaturas: MC: marcas de crecimiento.

Ejemplar	Elemento óseo	MC observadas	MC calculadas + observados	
			Max. grosor entre MC	Promedio entre MC
<i>Caiman latirostris</i> MLPR-6770	Fémur	12	21	42
	Fíbula	15	16	19
	Tibia	9	13	18
	Húmero	13	16	28
	Radio	10	13	18
	Ulna	13	15	18
<i>Caiman yacare</i> MACN-48841	Fémur	6	6	7
	Fíbula	12	12	14
	Tibia	12	13	15
	Húmero	8	9	10
	Radio	8	14	16
	Ulna	9	11	13

Tabla III 4. Tasa de crecimiento anual nominal y porcentual, y tasa de crecimiento diaria. Las tasas de crecimiento diarias están calculadas considerando que un año posee 365 días. Abreviaturas: CC: ciclos de crecimiento; CM: cavidad medular; Dor: dorsal; Fe: fémur; Fi: fibula; H: húmero; Lat: lateral; MC: marcas de crecimiento; Med: medial; R: radio; Subp: subperiosteos; T: tibia; U: ulna; Vent: ventral.

Taxón	Hueso		Grosor de cada MC (mm)				Promedio (mm)	Tasa de crecimiento anual (mm)		Tasa de crecimiento diaria (mm)
			Med.	Dor.	Lat.	Vent.		(mm)	(%)	
<i>Caiman latirostris</i> MLPR-6771	H	CM	0,678	0,829	0,689	0,662	0,715			
		MC 1	1,069	1,099	1,076	1,013	1,064			
		MC 2	1,580	1,577	1,720	1,758	1,659	0,595	36,99	0,001629
		MC 3	2,180	2,047	2,463	2,359	2,262	0,604	37,55	0,001653
		MC 4	2,568	2,447	2,885	2,783	2,671	0,409	25,42	0,001119
		Subp.	2,701	2,507	2,963	2,913	2,771			
		Promedio:						0,536	33,32	0,001467
	R	CM	0,158	0,467	0,478	0,141	0,311			
		MC 1	0,526	0,467	0,518	0,373	0,471			
		MC 2	0,655	0,631	0,671	0,462	0,605	0,134	14,27	0,000366
		MC 3	0,815	0,866	1,133	0,691	0,876	0,272	28,98	0,000744
		MC 4	1,051	1,149	1,568	0,842	1,153	0,276	29,48	0,000757
		MC 5	1,194	1,283	1,841	0,905	1,306	0,153	16,36	0,000420
		MC 6	1,279	1,366	2,015	0,973	1,408	0,103	10,94	0,000281
		Subp.	1,304	1,377	2,027	0,998	1,427			
	Promedio:						0,187	20,01	0,000514	
	U	CM	0,256	0,258	0,428	0,499	0,360			
		MC 1	0,593	0,892	0,576	0,885	0,737			
		MC 2	0,771	1,068	0,791	1,246	0,969	0,233	45,15	0,000637
		MC 3	0,885	1,217	0,951	1,458	1,128	0,159	30,83	0,000435
		MC 4	0,981	1,351	1,059	1,615	1,252	0,124	24,03	0,000339
		Subp.	1,063	1,687	1,250	1,874	1,469			
		Promedio:						0,172	33,33	0,000470
	Fe	CM	1,822	0,779	0,277	0,333	0,803			
		MC 1	0,490	0,466	0,487	0,440	0,471			
		MC 2	1,404	0,919	0,901	0,843	1,017	0,546	17,12	0,001496
		MC 3	1,647	1,077	1,038	1,032	1,199	0,182	5,70	0,000498
		MC 4	2,255	1,372	1,347	1,392	1,592	0,393	12,32	0,001077
		MC 5	4,534	3,076	2,476	2,780	3,217	1,625	50,94	0,004452
		MC 6	4,987	3,672	2,860	3,125	3,661	0,445	13,93	0,001218
		Subp.	5,149	3,822	3,164	3,282	3,854			
	Promedio:						0,638	20,00	0,001748	
	Fi	CM	0,284	0,503	0,172	0,116	0,269			
MC 1		0,577	0,593	0,594	0,545	0,577				
MC 2		1,134	1,213	0,864	0,771	0,996	0,418	68,68	0,001146	
MC 3		1,240	1,341	0,963	0,827	1,093	0,097	15,97	0,000266	

Tabla III 4. (continúa página anterior)

		MC 4	1,393	1,432	1,041	0,878	1,186	0,093	15,31	0,000255	
		Subp.	1,497	1,546	1,137	0,968	1,287				
		Promedio:							0,203	33,32	0,000556
	T	CM	0,242	0,472	1,235	1,679	0,907				
		MC 1	0,638	0,778	0,651	0,818	0,721				
		MC 2	0,750	0,913	0,910	1,480	1,013	0,292	15,05	0,000800	
		MC 3	0,888	1,037	1,128	1,744	1,199	0,186	9,59	0,000510	
		MC 4	1,729	2,042	2,583	3,659	2,503	1,304	67,22	0,003573	
		MC 5	1,887	2,173	2,746	3,840	2,662	0,158	8,16	0,000434	
		Subp.	1,952	2,251	2,882	3,946	2,758				
	Promedio:							0,485	25,00	0,001329	
	<i>Caiman latirostris</i> MLPR-6770	H	CM	1,154	1,025	1,147	1,416	1,186			
			MC 1	3,421	3,039	3,418	3,081	3,240			
			MC 2	4,600	3,913	4,237	3,907	4,164	0,925	36,54	0,002533
			MC 3	4,845	4,145	4,449	4,151	4,398	0,233	9,22	0,000639
MC 4			5,202	4,391	4,805	4,496	4,724	0,326	12,89	0,000893	
MC 5			5,592	4,640	5,139	4,752	5,031	0,307	12,14	0,000842	
MC 6			5,961	4,839	5,455	4,980	5,309	0,278	10,99	0,000762	
MC 7			6,088	4,894	5,635	5,124	5,435	0,126	5,00	0,000347	
MC 8			6,247	4,944	5,721	5,226	5,535	0,099	3,92	0,000272	
MC 9			6,288	4,970	5,779	5,250	5,572	0,037	1,47	0,000102	
MC 10			6,362	5,052	5,871	5,289	5,644	0,072	2,84	0,000197	
MC 11			6,404	5,052	5,934	5,329	5,680	0,036	1,43	0,000099	
MC 12			6,436	5,052	6,009	5,402	5,725	0,045	1,78	0,000123	
MC 13			6,462	5,052	6,080	5,486	5,770	0,045	1,79	0,000124	
Subp.		6,479	5,052	6,126	5,515	5,793					
Promedio:							0,211	8,33	0,000578		
R	CM	0,808	0,638	0,733	0,380	0,640					
	MC 1	1,729	1,218	1,700	1,230	1,469					
	MC 2	1,858	1,436	1,866	1,306	1,617	0,147	9,24	0,000403		
	MC 3	2,088	1,697	2,129	1,503	1,854	0,238	14,92	0,000651		
	MC 4	2,682	2,050	2,744	1,751	2,307	0,453	28,41	0,001240		
	MC 5	2,972	2,236	2,985	1,896	2,522	0,216	13,53	0,000590		
	MC 6	3,154	2,318	3,179	1,974	2,656	0,134	8,41	0,000367		
	MC 7	3,347	2,402	3,305	2,070	2,781	0,125	7,83	0,000342		
	MC 8	3,467	2,474	3,480	2,256	2,919	0,138	8,68	0,000379		
	MC 9	3,585	2,522	3,551	2,313	2,993	0,073	4,61	0,000201		
	MC 10	3,649	2,575	3,625	2,400	3,062	0,070	4,36	0,000190		
	Subp.	3,685	2,593	3,673	2,428	3,095					
Promedio:							0,177	11,11	0,000485		
U	CM	0,063	0,415	1,633	0,284	0,599					
	MC 1	0,979	1,083	0,948	1,167	1,044					
	MC 2	1,201	1,316	1,324	1,505	1,337	0,292	11,63	0,000801		
	MC 3	1,335	1,470	1,780	1,717	1,576	0,239	9,51	0,000655		

Tabla III 4. (continúa página anterior)

		MC 4	1,509	2,264	2,168	2,501	2,111	0,535	21,30	0,001466		
		MC 5	1,578	2,737	2,441	3,009	2,441	0,331	13,17	0,000906		
		MC 6	1,706	3,166	2,658	3,094	2,656	0,215	8,55	0,000588		
		MC 7	1,733	3,361	2,798	3,203	2,774	0,118	4,69	0,000323		
		MC 8	1,810	3,819	3,036	3,315	2,995	0,221	8,81	0,000606		
		MC 9	1,856	4,193	3,200	3,465	3,179	0,184	7,30	0,000503		
		MC 10	1,897	4,458	3,398	3,602	3,339	0,160	6,38	0,000439		
		MC 11	1,907	4,538	3,483	3,829	3,439	0,101	4,00	0,000275		
		MC 12	1,917	4,636	3,547	3,926	3,507	0,067	2,68	0,000184		
		MC 13	1,935	4,731	3,574	3,983	3,556	0,049	1,96	0,000135		
		Subp.	1,949	4,853	3,589	4,023	3,604					
		Promedio:								0,209	8,33	0,000573
		Fe	CM	2,035	1,372	1,894	2,428	1,932				
			MC 1	6,210	4,848	6,479	4,719	5,564				
MC 2	7,133		5,409	6,958	5,293	6,198	0,634	31,40	0,001738			
MC 3	7,641		5,829	7,516	5,615	6,650	0,452	22,38	0,001238			
MC 4	8,237		6,031	7,994	5,851	7,028	0,378	18,71	0,001036			
MC 5	8,421		6,206	8,220	5,957	7,201	0,173	8,55	0,000473			
MC 6	8,570		6,300	8,371	6,050	7,323	0,122	6,03	0,000334			
MC 7	8,663		6,300	8,371	6,050	7,346	0,023	1,15	0,000064			
MC 8	8,759		6,300	8,371	6,050	7,370	0,024	1,19	0,000066			
MC 9	8,998		6,346	8,453	6,094	7,473	0,103	5,09	0,000282			
MC 10	9,128		6,346	8,453	6,094	7,505	0,033	1,61	0,000089			
MC 11	9,203		6,346	8,453	6,094	7,524	0,019	0,93	0,000051			
MC 12	9,263		6,380	8,552	6,139	7,584	0,059	2,95	0,000163			
Subp.	9,311		6,471	8,574	6,202	7,640						
Promedio:								0,184	9,09	0,000503		
Fi	CM	1,093	0,379	0,413	1,600	0,871						
	MC 1	0,608	0,630	0,618	0,613	0,617						
	MC 2	0,773	0,815	0,819	0,812	0,805	0,188	7,73	0,000514			
	MC 3	1,286	1,443	1,662	1,393	1,446	0,641	26,44	0,001757			
	MC 4	1,839	1,763	1,946	2,535	2,021	0,575	23,70	0,001575			
	MC 5	2,001	1,833	1,975	2,760	2,142	0,122	5,01	0,000333			
	MC 6	2,099	1,887	1,975	2,764	2,181	0,039	1,61	0,000107			
	MC 7	2,249	1,922	2,135	3,131	2,359	0,178	7,34	0,000488			
	MC 8	2,446	2,000	2,195	3,242	2,471	0,112	4,60	0,000305			
	MC 9	2,698	2,128	2,331	3,448	2,651	0,181	7,44	0,000495			
	MC 10	2,878	2,281	2,387	3,513	2,765	0,114	4,68	0,000311			
	MC 11	3,055	2,401	2,426	3,637	2,880	0,115	4,74	0,000315			
	MC 12	3,138	2,444	2,426	3,662	2,918	0,038	1,56	0,000103			

Tabla III 4. (continua página anterior)

Caiman yacare MLPR- 6772		MC 13	3,238	2,502	2,426	3,687	2,963	0,046	1,89	0,000125
		MC 14	3,356	2,562	2,426	3,687	3,008	0,044	1,84	0,000122
		MC 15	3,449	2,591	2,426	3,703	3,042	0,035	1,42	0,000095
		Subp.	3,471	2,600	2,447	3,708	3,057			
		Promedio:							0,173	7,14
	T	CM	1,441	1,406	2,427	1,460	1,684			
		MC 1	3,277	2,697	3,219	2,665	2,965			
		MC 2	3,642	2,988	3,683	3,042	3,339	0,374	14,13	0,001025
		MC 3	4,207	3,420	4,871	3,976	4,119	0,780	29,45	0,002136
		MC 4	4,638	3,736	5,289	4,264	4,482	0,363	13,72	0,000995
		MC 5	4,872	3,978	5,750	4,551	4,788	0,306	11,56	0,000838
		MC 6	5,081	4,140	6,043	4,805	5,017	0,230	8,67	0,000629
		MC 7	5,208	4,190	6,429	5,078	5,226	0,209	7,89	0,000573
		MC 8	5,410	4,271	6,870	5,399	5,488	0,261	9,87	0,000716
		MC 9	5,536	4,300	7,008	5,605	5,612	0,125	4,71	0,000342
		Subp.	5,625	4,323	7,059	5,681	5,672			
	Promedio:							0,331	12,50	0,000907
	H	CM	0,875	0,523	0,525	0,737	0,665			
		MC 1	2,940	2,471	2,808	2,558	2,694			
		MC 2	4,244	3,324	3,944	3,407	3,730	1,036	55,11	0,002837
		MC 3	4,883	3,677	4,384	3,813	4,189	0,460	24,45	0,001259
		MC 4	5,342	3,922	4,728	4,043	4,509	0,320	17,00	0,000875
		MC 5	5,396	4,025	4,780	4,093	4,574	0,065	3,45	0,000177
		Subp.	5,445	4,089	4,811	4,136	4,620			
		Promedio:							0,470	25,00
	R	CM	0,848	0,632	1,157	0,918	0,889			
		MC 1	1,369	1,024	1,353	0,942	1,172			
		MC 2	2,126	1,728	2,835	1,973	2,166	0,994	71,68	0,002722
		MC 3	2,350	1,918	3,205	2,166	2,410	0,244	17,62	0,000669
		MC 4	2,489	1,979	3,364	2,271	2,526	0,116	8,37	0,000318
		MC 5	2,521	2,004	3,404	2,304	2,558	0,033	2,34	0,000089
		Subp.	2,544	2,027	3,480	2,336	2,597			
Promedio:							0,347	25,00	0,000949	
U	CM	0,512	0,836	0,980	1,340	0,917				
	MC 1	1,636	2,880	1,711	2,656	2,221				
	MC 2	1,842	3,334	2,041	3,506	2,681	0,460	74,43	0,001260	
	MC 3	1,954	3,491	2,140	3,768	2,838	0,158	25,49	0,000432	
	Subp.	1,995	3,538	2,179	3,856	2,892				
Promedio:							0,309	49,96	0,000846	
Fe	CM	1,102	1,627	1,738	1,858	1,581				
	MC 1	3,303	3,408	3,099	3,124	3,234				
	MC 2	4,251	4,337	3,774	3,960	4,081	0,847	52,12	0,002321	
	MC 3	4,899	5,162	4,062	4,588	4,678	0,597	36,75	0,001636	
	MC 4	5,039	5,333	4,134	4,928	4,859	0,181	11,12	0,000495	
	Subp.	5,135	5,454	4,263	5,141	4,998				

Tabla III 4. (continúa página anterior)

		Promedio:						0,542	33,33	0,001484	
	Fi	CM	0,139	0,154	0,409	0,997	0,425				
		MC 1	0,741	0,694	0,761	0,732	0,732				
		MC 2	0,867	0,785	0,872	0,876	0,850	0,118	9,06	0,000323	
		MC 3	1,040	0,973	1,089	1,241	1,086	0,236	18,11	0,000646	
		MC 4	1,633	1,461	1,580	1,764	1,610	0,524	40,23	0,001435	
		MC 5	2,051	1,655	1,821	2,076	1,901	0,291	22,37	0,000798	
		MC 6	2,222	1,744	1,923	2,248	2,034	0,134	10,25	0,000366	
		Subp.	2,283	1,773	1,949	2,301	2,077				
		Promedio:						0,260	20,00	0,000714	
	T	CM	1,250	1,143	1,326	1,263	1,246				
		MC 1	2,692	2,254	2,569	2,273	2,447				
		MC 2	3,745	3,022	3,562	3,098	3,357	0,910	60,05	0,002492	
		MC 3	4,266	3,361	3,907	3,477	3,753	0,396	26,14	0,001085	
		MC 4	4,549	3,535	4,067	3,695	3,962	0,209	13,78	0,000572	
		Subp.	4,666	3,583	4,131	3,811	4,048				
			Promedio:						0,505	33,32	0,001383
Caiman yacare MACN- 48841	H	CM	2,380	0,509	0,603	3,078	1,643				
		MC 1	1,165	1,306	1,185	1,260	1,229				
		MC 2	2,024	1,828	1,453	2,311	1,904	0,675	15,00	0,001849	
		MC 3	2,781	2,367	2,127	2,984	2,565	0,661	14,68	0,001810	
		MC 4	3,355	2,660	2,671	3,593	3,070	0,505	11,22	0,001384	
		MC 5	4,168	3,181	4,039	4,471	3,965	0,895	19,88	0,002452	
		MC 6	4,883	3,543	5,032	5,448	4,727	0,762	16,92	0,002087	
		MC 7	5,418	3,888	5,625	6,234	5,291	0,565	12,55	0,001547	
		MC 8	5,978	4,205	6,032	6,706	5,730	0,439	9,75	0,001203	
		Subp.	6,052	4,283	6,111	6,809	5,814				
			Promedio:						0,643	14,29	0,001762
		R	CM	1,394	0,610	1,048	0,945	0,999			
			MC 1	2,035	1,411	2,175	1,392	1,753			
			MC 2	2,374	1,495	2,350	1,642	1,965	0,212	14,28	0,000581
			MC 3	2,665	1,639	2,490	1,913	2,177	0,212	14,24	0,000579
			MC 4	2,985	1,852	2,684	2,110	2,408	0,231	15,56	0,000633
			MC 5	3,355	2,119	2,957	2,367	2,700	0,292	19,65	0,000799
			MC 6	3,778	2,367	3,239	2,619	3,001	0,301	20,29	0,000825
			MC 7	4,004	2,591	3,427	2,772	3,199	0,198	13,32	0,000542
			MC 8	4,044	2,635	3,467	2,806	3,238	0,039	2,66	0,000108
			Subp.	4,089	2,686	3,526	2,857	3,290			
			Promedio:						0,212	14,28	0,000581
		U	CM	0,797	2,109	1,127	0,651	1,171			
			MC 1	0,893	1,412	0,872	1,459	1,159			
			MC 2	1,303	2,214	1,528	2,489	1,884	0,725	28,78	0,001985
			MC 3	1,695	3,097	2,074	3,073	2,485	0,601	23,89	0,001647
			MC 4	1,967	3,733	2,389	3,376	2,866	0,382	15,16	0,001045
	MC 5		2,249	4,566	2,800	3,659	3,319	0,452	17,97	0,001239	
	MC 6		2,459	5,065	2,998	3,794	3,579	0,261	10,35	0,000714	
	MC 7		2,492	5,089	3,041	3,823	3,611	0,032	1,28	0,000088	
	MC 8		2,528	5,134	3,096	3,867	3,656	0,045	1,79	0,000123	

Tabla III 4. (continúa página anterior)

		MC 9	2,535	5,158	3,118	3,891	3,676	0,019	0,76	0,000053
		Subp.	2,544	5,227	3,138	3,943	3,713			
		Promedio:							0,315	12,50
	Fe	CM	3,478	3,292	1,319	2,627	2,679			
		MC 1	2,775	2,746	2,742	2,794	2,764			
		MC 2	4,424	3,939	4,527	4,208	4,275	1,510	32,54	0,004138
		MC 3	5,699	4,934	6,009	5,252	5,474	1,199	25,83	0,003285
		MC 4	6,560	5,660	6,593	5,875	6,172	0,699	15,05	0,001914
		MC 5	7,473	6,310	7,253	6,589	6,906	0,734	15,82	0,002012
		MC 6	8,104	6,772	7,598	7,147	7,405	0,499	10,75	0,001367
		Subp.	8,145	6,818	7,641	7,229	7,458			
	Promedio:							0,928	20,00	0,002543
	Fi	CM	0,817	0,006	2,237	0,793	0,963			
		MC 1	0,496	0,629	0,571	0,484	0,545			
		MC 2	0,741	0,836	0,747	0,681	0,751	0,206	9,00	0,000565
		MC 3	0,895	0,948	0,968	0,872	0,921	0,170	7,40	0,000464
		MC 4	1,011	1,071	1,154	1,066	1,076	0,155	6,75	0,000424
		MC 5	1,130	1,188	1,350	1,182	1,213	0,137	5,98	0,000375
		MC 6	1,297	1,293	1,735	1,407	1,433	0,221	9,62	0,000604
		MC 7	1,518	1,431	2,021	1,712	1,671	0,238	10,36	0,000651
		MC 8	1,815	1,649	2,603	2,206	2,068	0,398	17,35	0,001090
		MC 9	1,970	1,787	3,099	2,474	2,333	0,264	11,53	0,000724
		MC 10	2,168	1,888	3,740	2,601	2,599	0,267	11,64	0,000731
		MC 11	2,287	2,007	4,174	2,815	2,821	0,222	9,66	0,000607
		MC 12	2,300	2,007	4,205	2,834	2,837	0,016	0,69	0,000043
		Subp.	2,329	2,007	4,252	2,834	2,856			
	Promedio:							0,208	9,09	0,000571
	T	CM	1,811	2,224	3,578	2,407	2,505			
		MC 1	3,279	2,728	3,410	2,782	3,050			
		MC 2	3,642	3,712	4,397	3,240	3,748	0,698	31,06	0,001912
MC 3		3,992	4,223	5,215	3,646	4,269	0,521	23,20	0,001428	
MC 4		4,393	4,695	5,864	4,046	4,750	0,481	21,38	0,001316	
MC 5		4,653	4,958	6,260	4,405	5,069	0,320	14,22	0,000875	
MC 6		4,875	5,136	6,550	4,625	5,297	0,228	10,12	0,000623	
Subp.		4,895	5,160	6,588	4,654	5,324				
Promedio:							0,449	20,00	0,001231	

Tabla III 5. Tasa de crecimiento anual nominal y porcentual, y tasa de crecimiento diaria de ejemplares fósiles de *Caiman* sp. Los cálculos están realizados en el húmero de cada ejemplar. Las tasas de crecimiento diarias están calculadas considerando que un año posee 365 días. Abreviaturas: CC: ciclos de crecimiento; CM: cavidad medular; Dor: dorsal; Fe: fémur; Fi: fíbula; H: húmero; Lat: lateral; MC: marcas de crecimiento; Med: medial; R: radio; Subp: subperiosteo; T: tibia; U: ulna; Vent: ventral.

Especie		Grosor de cada MC (mm)				Promedio (mm)	Tasa de crecimiento anual (mm)		Tasa de crecimiento diaria (mm)
		Med.	Dor.	Lat.	Vent.		(mm)	(%)	
<i>Caiman</i> sp. † MACN-Pv-5687	CM	12,581	6,017	10,772	10,603	9,993			
	MC 1	12,882	11,242	13,162	11,099	12,096			
	MC 2	16,619	12,695	14,650	13,105	14,267	2,171	16,31	0,005948
	MC 3	19,360	13,754	16,150	15,992	16,314	2,047	15,38	0,005608
	MC 4	20,778	14,317	17,060	16,956	17,278	0,964	7,24	0,002640
	MC 5	21,956	14,754	17,657	17,467	17,959	0,681	5,11	0,001865
	MC 6	22,907	15,414	18,267	18,228	18,704	0,746	5,60	0,002042
	MC 7	23,509	15,791	18,674	18,846	19,205	0,501	3,76	0,001373
	MC 8	24,205	16,096	19,080	19,697	19,770	0,565	4,24	0,001547
	MC 9	24,920	16,484	19,543	20,254	20,300	0,531	3,99	0,001454
	MC 10	27,150	16,980	20,240	22,377	21,687	1,386	10,42	0,003799
	MC 11	27,655	17,099	20,451	22,798	22,001	0,314	2,36	0,000860
	MC 12	28,059	17,332	20,652	23,280	22,331	0,330	2,48	0,000904
	MC 13	28,968	17,718	20,893	23,678	22,814	0,483	3,63	0,001325
	MC 14	29,318	17,799	20,963	23,739	22,955	0,141	1,06	0,000385
	MC 15	29,496	17,880	21,024	23,859	23,065	0,110	0,83	0,000301
	MC 16	29,726	17,980	21,111	24,018	23,209	0,144	1,08	0,000395
MC 17	29,920	18,026	21,179	24,089	23,304	0,095	0,71	0,000260	
Subp.	30,114	18,074	21,218	24,293	23,425				
Promedio:						0,700	5,26	0,001919	
<i>Caiman</i> sp. † MACN-Pv-5688	CM	3,305	4,268	3,298	2,001	3,218			
	MC 1	3,457	3,788	3,480	4,033	3,690			
	MC 2	4,361	4,935	4,395	5,268	4,740	1,050	9,88	0,002877
	MC 3	5,806	6,688	5,921	7,354	6,442	1,703	16,01	0,004664
	MC 4	6,465	7,690	6,690	8,393	7,310	0,867	8,16	0,002376
	MC 5	8,026	9,630	8,114	10,827	9,149	1,840	17,30	0,005040
	MC 6	9,288	10,287	8,829	12,298	10,176	1,026	9,65	0,002812
	MC 7	10,448	11,921	10,071	13,722	11,541	1,365	12,84	0,003740

Tabla III 5. (continúa página anterior)

MC 8	11,638	12,740	11,104	15,073	12,639	1,098	10,33	0,003009
MC 9	11,900	13,219	11,298	15,412	12,957	0,319	3,00	0,000873
MC 10	12,059	13,728	11,514	15,704	13,251	0,294	2,77	0,000805
MC 11	12,353	14,169	11,974	16,143	13,660	0,408	3,84	0,001119
MC 12	12,450	14,266	12,071	16,279	13,767	0,107	1,00	0,000292
MC 13	12,499	14,352	12,105	16,404	13,840	0,073	0,69	0,000201
MC 14	12,658	14,504	12,249	16,717	14,032	0,192	1,81	0,000526
MC 15	12,748	14,657	12,304	17,005	14,179	0,147	1,38	0,000401
MC 16	12,831	14,751	12,364	17,340	14,322	0,143	1,34	0,000392
Subp.	12,871	14,874	12,430	17,435	14,403			
Promedio:						0,709	6,67	0,001942

Tabla III 6. Resultados de la retrocálculo de marcas de crecimiento para los ejemplares fósiles de *Caiman* sp. utilizando diferentes metodologías. Abreviaturas: MC: marcas de crecimiento.

Ejemplar	Elemento óseo	MC observadas	MC calculadas + observados	
			Max. grosor entre MC	Promedio entre MC
<i>Caiman</i> sp. † MACN-Pv-5687	Húmero	17	22	34
<i>Caiman</i> sp. † MACN-Pv-5688	Húmero	16	18	21

Tabla III 7. Relación entre el anclaje muscular y la orientación y distribución de las fibras de Sharpey. Abreviaturas: *DI. Clav.*, *Deltoideus Clavicularis*; *C.*, carnosa; *Caufem. B.*, *Caudofemoralis Brevis*; *Caufem. L.*, *Caudofemoralis Longus*; *Corbra B. V.*, *coracobrachialis brevis ventralis*; *Femtib.*, *femorotibialis*; *In.*, Inserción; *Iliofem.*, *iliofemoralis*; *Lat. D. y Ter. Mj.*, *latissimus dorsii y teres major*; *Pubischfem. I1.*, *puboichiofemoralis internus 1*; *Pubischfem. I2.*, *puboischiofemoralis internus 2*; *Or.*, Origen; *Pect. Pectoral*; *T.*, tendinoso; *Tri. Bv. Cr*; *Tri. Bv. Int.*; *Tri. Bv. Cau.*, *Triceps brevis cranialis, intermedius y caudalis*. La clasificación de Tipo I, las fibras de Sharpey son paralelas entre sí y en ángulo agudo o recto con respecto al margen subperióstico; Tipo II, las fibras de Sharpey forman un ángulo entre ellas en dos orientaciones principales; Tipo III, las fibras de Sharpey forman un ángulo entre ellas en más de dos orientaciones; Tipo A, las fibras de Sharpey están separadas entre sí; Tipo B, las fibras de Sharpey están densamente agrupadas pero aún es posible diferenciar una de la otra; Tipo C, las fibras de Sharpey están agrupadas de manera que no es posible diferenciar una de la otra. Los correlatos osteológicos fueron tomados de Otero (2018).

Elemento óseo	Anclaje muscular	<i>Caiman latirostris</i> MLP-6770	<i>Caiman yacare</i> MACN-48841	Tipo de anclaje	Función	Rasgos osteológicos
Húmero-Metáfisis Proximal	<i>In. Lat. D. + Ter. Mj.</i>	Continuas Tipo I (78°-95°, \bar{x} : 85°) Tipo B	Continuas Tipo I y II Tipo C	T	Extensor, retractor y elevador del húmero	Prominencia o cresta
	<i>In. DI. Clav</i>	Parches Tipo I (23°-40°, \bar{x} : 34°) Tipo B	Parches Tipo I, II y III Tipo C	C	Protractor del húmero y estabiliza la articulación del hombro	Sin correlato osteológico
	<i>Or. Tri. Bv. Cr</i>	Continuas Tipo I Tipo C	Continuas Tipo I Tipo C	C-T	Extensor del codo	Sin correlato osteológico
	<i>Or. Tri. Bv. Int.</i>	Continuas Tipo I 51°-75°, \bar{x} : 60° Tipo A	-	C	Extensor del codo	Sin correlato osteológico
	<i>Or. Tri. Bv. Cau.</i>	Parche Tipo I Tipo C	-	C	Extensor del codo	Sin correlato osteológico

Tabla III 7. (continúa página anterior)

	In. <i>Pect.</i>	Continuas Tipo I (49°-94°, \bar{x} : 74°) y II Tipo B	-	T	Aductor y flexor del húmero. Rotador del húmero	Cicatrices en algunos ejemplares
	In. <i>Corbra.</i> <i>B. V.</i>	Parche Tipo I y II Tipo B y C	Parches Tipo I y II Tipo C	C	Flexor de articulación del hombro, retractor y aductor del húmero	Sin correlato osteológico
Húmero-Metáfisis Distal	Or. <i>Tri. Bv.</i> <i>Int.</i>	Parche Tipo I y II Tipo A y C	roto	C	Extensor del codo	Sin correlato osteológico
Fémur-Metáfisis Proximal	In. <i>Caufem.</i> <i>L.</i>	Parches Tipo I y II 29°-80°, \bar{x} : 54° 68°-85°, \bar{x} : 75° Tipo B	Parches Tipo I (19°-44°, \bar{x} : 34°) y II Tipo B	T	Retractor del fémur, y aducción y rotación del fémur	Cicatriz
	In. <i>Caufem.</i> <i>B.</i>	Parches Tipo II Tipo B	Parches Tipo I (19°-44°, \bar{x} : 34°) y II Tipo B	T	Retractor del fémur y contribuye a la aducción y rotación del fémur	Cicatriz
	In. <i>Pubischfem.</i> <i>I. 1</i>	Parches Tipo I (68°-85°, \bar{x} : 75°) Tipo B	Continuas Tipo I Tipo C	T	Protractor del miembro y ayuda en aducción	Sin correlato osteológico
	In. <i>Pubischfem.</i> <i>I. 2</i>	Parches Tipo I (40°-96°, \bar{x} : 75°) Tipo B	Parches Tipo I (35°-92°, \bar{x} : 62°) Tipo B	C-T	Protractor del miembro y ayuda en aducción	Sin correlato osteológico
	In. <i>Iliofem.</i>	Continuo Tipo I (82°-69°, \bar{x} : 76°) y II Tipo B	-	C	Abductor del fémur	Sin correlato osteológico
	Or. <i>Femtib.</i>	Parches Tipo I (44°-61°, \bar{x} : 53°) Tipo B	Parches Tipo I Tipo C	C-T	Extensión de la extremidad	Línea intramuscular

Tabla III 7. (continúa página anterior)

Fémur- Metáfisis Distal	Or. <i>Femtib.</i>	Parches Tipo I (24°-56°, \bar{x} : 39°; 72°-96°, \bar{x} : 84°), II y III Tipo B y C	Parches Tipo I Tipo C	C-T	Extensión de la extremidad	Línea intramuscular
-------------------------------	--------------------	---	-----------------------------	-----	----------------------------------	------------------------

Tabla III 8. Variación ontogenética de la relación entre el anclaje muscular y la orientación y distribución de las fibras de Sharpey. Abreviaturas: *DI. Clav.*, *Deltoideus Clavicularis*; *C.*, *carnea*; *Caufem. B.*, *Caudofemoralis Brevis*; *Caufem. L.*, *Caudofemoralis Longus*; *Corbra B. V.*, *coracobrachialis brevis ventralis*; *Femtib.*, *femorotibialis*; *In.*, Inserción; *Iliofem.*, *iliofemoralis*; *Lat. D. y Ter. Mj.*, *latissimus dorsii y teres major*; *Pubischfem. I1.*, *puboischiofemoralis internus 1*; *Pubischfem. I2.*, *puboischiofemoralis internus 2*; *Or.*, Origen; *Pect. Pectoral*; *T.*, tendinoso; *Tri. Bv. Cr*; *Tri. Bv. Int*; *Tri. Bv. Cau.*, *Triceps brevis cranialis, intermedius y caudalis*. La clasificación de los patrones de las fibras de Sharpey es la misma que en la tabla III 7.

Elemento óseo	Anclaje muscular	<i>Caiman latirostris</i>		<i>Caiman yacare</i>	
		Adulto	Juvenil	Adulto	Juvenil
Húmero-Metáfisis Proximal	<i>In. Lat. D. + Ter. Mj.</i>	Continuas Tipo I (78°-95°, \bar{x} : 85°) Tipo B	Continuas Tipo I (69°-91°, \bar{x} : 82°) Tipo B	Continuas Tipo I y II Tipo C	Continuas Tipo I Tipo C
	<i>In. DI. Clav</i>	Parches Tipo I (23°-40°, \bar{x} : 34°) Tipo B	Parches Tipo I Tipo C	Parches Tipo I, II y III Tipo C	Parches Tipo I Tipo C
	<i>Or. Tri. Bv. Cr.</i>	Continuas Tipo I Tipo C	Continuas Tipo I (64°-89°, \bar{x} : 76°) y II Tipo A	Continuas Tipo I Tipo C	Continuas Tipo I Tipo C
	<i>Or. Tri. Bv. Int.</i>	Continuas Tipo I 51°-75°, \bar{x} : 60° Tipo A	-	-	-
	<i>Or. Tri. Bv. Cau.</i>	Parche Tipo I Tipo C	-	-	-
	<i>In. Pect.</i>	Continuas Tipo I (49°-94°, \bar{x} : 74°) y II Tipo B	-	-	-
	<i>In. Corbra. B. V.</i>	Parche Tipo I y II Tipo B y C	Parche Tipo I Tipo A	Parches Tipo I y II Tipo C	Parches Tipo II Tipo C

Tabla III 8. (continúa página anterior)

Húmero-Metáfisis Distal	Or. <i>Tri. Bv. Int.</i>	Parche Tipo I y II Tipo A y C	-	-	Parches Tipo I (30°-50°, \bar{x} : 43°) y II Tipo B
Fémur-Metáfisis Proximal	In. <i>Caufem. L.</i>	Parches Tipo I y II 29°-80°, \bar{x} : 54° 68°-85°, \bar{x} : 75° Tipo B	-	Parches Tipo I (19°-44°, \bar{x} : 34°) y II Tipo B	Parches Tipo I 18°-66°, \bar{x} : 37° Tipo B
	In. <i>Caufem. B.</i>	Parches Tipo II Tipo B	-	Parches Tipo I (19°-44°, \bar{x} : 34°) y II Tipo B	Continuas Tipo II y III Tipo B
	In. <i>Pubischfem. I. 1</i>	Parches Tipo I (68°-85°, \bar{x} : 75°) Tipo B	Continuas Tipo I Tipo C	Continuas Tipo I Tipo C	Continuas Tipo I Tipo C
	In. <i>Pubischfem. I. 2</i>	Parches Tipo I (40°-96°, \bar{x} : 75°) Tipo B	Parches Tipo I Tipo C	Parches Tipo I (35°-92°, \bar{x} : 62°) Tipo B	Parches Tipo I (37°-51°, \bar{x} : 44°) Tipo B
	In. <i>Iliofem.</i>	Continuo Tipo I (82°-69°, \bar{x} : 76°) y II Tipo B	Parches Tipo I Tipo C	-	Parches Tipo I (37°-51°, \bar{x} : 44°) Tipo B
	Or. <i>Femtib.</i>	Parches Tipo I (44°-61°, \bar{x} : 53°) Tipo B	-	Parches Tipo I Tipo C	Parches Tipo I Tipo C
Fémur-Metáfisis Distal	Or. <i>Femtib.</i>	Parches Tipo I (24°-56°, \bar{x} : 39°; 72°-96°, \bar{x} : 84°), II y III Tipo B y C	Parches Tipo I y II Tipo C	Parches Tipo I Tipo C	Parches Tipo I y II Tipo C

Tabla IV 1. Porcentaje ocupado por la cavidad medular respecto a toda la sección transversal.

Abreviaturas: CM: cavidad medular

Ejemplar	Elemento óseo	Porcentaje de CM (%)
<i>Rhea americana</i> MLP-897	Húmero Metáfisis proximal	52
	Húmero Diáfisis	44
	Húmero Metáfisis distal	63
	Radio	50
	Ulna	36
	Isquion	65
	Pubis	49
	Fémur Metáfisis proximal	66
	Fémur Diáfisis	51
	Fémur Metáfisis distal	62
	Fíbula	43
	Tibiotarso	48
<i>Rhea americana</i> MLP-975	Hoja escapular	15
	Coracoides	45
	Húmero Metáfisis proximal	39
	Húmero Diáfisis	28
	Húmero Metáfisis distal	52
	Radio	23
	Ulna	14
<i>Rhea americana</i> MLP-160	Fémur Metáfisis proximal	63
	Fémur Diáfisis	43
	Fémur Metáfisis distal	62
	Fíbula	48
	Tibiotarso	46
<i>Rhea americana</i> MLP-650	Hoja escapular	31
	Coracoides	46
	Húmero Metáfisis proximal	62
	Húmero Diáfisis	37
	Húmero Metáfisis distal	55
	Radio	36
	Ulna	26
	Fémur Metáfisis proximal	61
	Fémur Diáfisis	48
	Fémur Metáfisis distal	59
Fíbula	40	
<i>Rhea americana</i> MLP-962	Hoja escapular	19
	Coracoides	45
	Húmero Metáfisis proximal	48
	Húmero Diáfisis	22
	Húmero Metáfisis distal	45
	Radio	34
	Ulna	19
	Fémur Metáfisis proximal	65

Tabla IV 1. (continúa página anterior)

	Fémur Diáfisis	52
	Fémur Metáfisis distal	63
	Fíbula	26
	Tibiotarso	59

Tabla IV 2. Relación entre el anclaje muscular y la orientación y distribución de las fibras de Sharpey. Abreviaturas: *Brach.*, brachialis; *DI. M.*, *Deltoideus major*; *C.*, carnosa; *Caufem.*, *Caudofemoralis*; *Ext. Met. Carp.*, *extensor metacarpi radialis*; *Fl. Cr. Lat. P. Acc.*, *flexor cruris lateralis pars accesoria*; *Femt. Int.*, *femorotibialis intermedius*; *Femt. Lat. P. Dist.*, *femorotibialis lateralis pars distalis*; *Femt. Lat. P. Prox.*, *femorotibialis lateralis pars proximalis*; *Femt. Med.*, *femorotibialis medialis*; *Humtri.*, *humero triceps*; *Iliof. Int.*, *iliofemoralis internus*; *Iltro. Caud.*, *iliotrochantericus caudalis*; *In.*, Inserción; *Lat. D. Cau.*, *latissimus dorsi caudalis* Or., Origen. La clasificación de Tipo I, las fibras de Sharpey son paralelas entre sí y en ángulo agudo o recto con respecto al margen subperióstico; Tipo II, las fibras de Sharpey forman un ángulo entre ellas en dos orientaciones principales; Tipo III, las fibras de Sharpey forman un ángulo entre ellas en más de dos orientaciones; Tipo A, las fibras de Sharpey están separadas entre sí; Tipo B, las fibras de Sharpey están densamente agrupadas pero aún es posible diferenciar una de la otra; Tipo C, las fibras de Sharpey están agrupadas de manera que no es posible diferenciar una de la otra. Los ejemplares MLP-897 y MLP-975 corresponden a individuos juveniles y los ejemplares MLP-650 y MLP-962 a individuos adultos.

Elemento óseo	Anclaje muscular	MLP-897	MLP-975	MLP-650	MLP-962	Tipo de anclaje	Función
Húmero-Metáfisis Proximal	In. <i>Lat. D. Cau.</i>	Parches Tipo I Tipo C	Parches Tipo I Tipo C	Parches Tipo I Tipo C	-	T	Retractor y abductor del húmero
	In. <i>DI. M.</i>	Parches Tipo I Tipo C	Parches Tipo I Tipo C	-	-	C y T	Retractor y abductor del húmero
Húmero-Metáfisis Distal	Or. <i>Brach.</i>	Continuo Tipo I Tipo B	Continuo Tipo I (66°-87°; \bar{x} : 79°) Tipo B	Continuo Tipo I (33°-90°; \bar{x} : 61°) Tipo B	Parches Tipo I Tipo C	C	Flexor del zeugopodio
	In. <i>Ext. Met. Carp.</i>	-	-	-	-	C y T	Flexor del radio y ulna; flexor de la muñeca
	Or. <i>Humtri</i>	-	-	-	-	C	Extensor del zeugopodio
Fémur-Metáfisis Proximal	In. <i>Caufem.</i>	Continuo Tipo I Tipo C		Continuo Tipo I Tipo C	Continuo Tipo I Tipo C		Extensor de la cintura pélvica
	Or. <i>Femt. Lat. P. Prox.</i>	Parches Tipo I Tipo C		-	Parches Tipo I Tipo C	C y T	Extensores de la rodilla
	Or. <i>Femt. Int.</i>	Parches Tipo I Tipo C		-	-	C y T	Extensores de la rodilla

Tabla IV 2. (continúa página anterior)

	<i>Or. Femt. Lat. P. Dist.</i>	Parches Tipo I Tipo C		Parches Tipo I Tipo C	Parches Tipo I Tipo C	C	Extensores de la rodilla
	<i>Or. Fl. Cr. Lat. P. Acc.</i>	-		-	-		Extensor de la cintura pélvica
	<i>In. Iltro. Caud.</i>	Continuo Tipo I Tipo C		Continuo Tipo I Tipo C	Continuo Tipo I Tipo C	T	Aductor de la cintura pélvica
	<i>In. Iliof. Int.</i>	Parches Tipo I Tipo C		Parches Tipo I Tipo C	-	T	Flexión de la cintura pélvica
Fémur-Metáfisis Distal	<i>Or. Femt. Med.</i>	Parches Tipo I Tipo C		Parches Tipo I Tipo C	Parches Tipo I Tipo C	C	Extensores de la rodilla
	<i>Or. Femt. Lat. P. Prox.</i>	Parches Tipo I Tipo C		Parches Tipo I Tipo C	-	C	Extensores de la rodilla
	<i>Or. Femt. Int.</i>	-		-	-	C y T	Extensores de la rodilla
	<i>Or. Femt. Lat. P. Dist.</i>	-		-	-	C	Extensores de la rodilla