

Trabajo Final de Licenciatura

**Caracterización histológica y osteológica de la
neumaticidad en la región caudal del
titanosaurio *Rocasaurus muniozi* (Sauropoda:
Titanosauria)**

Licenciatura en Paleontología – Universidad Nacional de Río Negro
Julio 2024 – General Roca, Río Negro, Argentina.

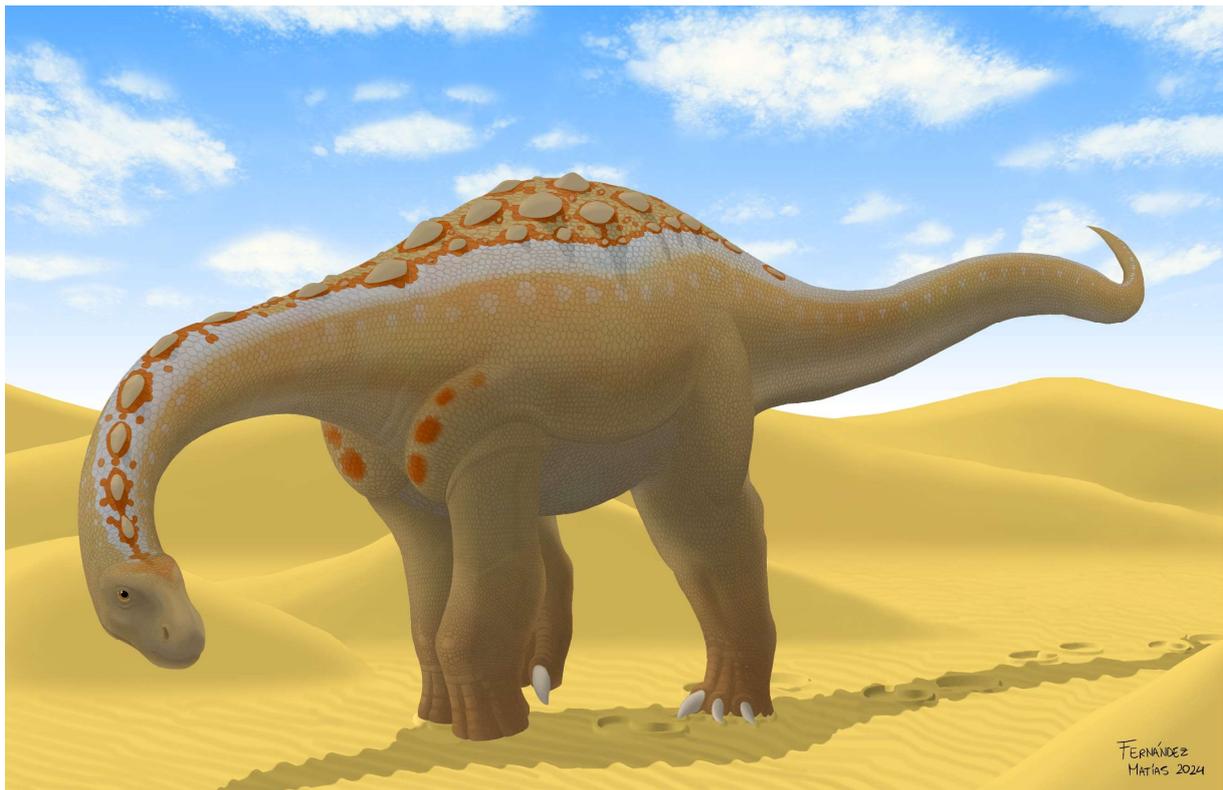
Matías E. Fernández

Director: Dr. Guillermo J. Windholz

IIPG-CONICET-UNRN, General Roca, Río Negro, Argentina

Co-directora: Dra. Virginia L. Zurriaguz

IIPG-CONICET-UNRN, General Roca, Río Negro, Argentina



Agradecimientos

Primeramente, quiero agradecer a mis directores: Guillermo Windholz y Virginia Zurriaguz; por ofrecerme tema para este trabajo final de grado, preparar las secciones histológicas y las imágenes de tomógrafo, y por su ayuda, dedicación y (en especial) paciencia expresada al enseñar, dirigir, orientar y corregir.

Deseo agradecer también al Museo Provincial Carlos Ameghino de la ciudad de Cipolletti, por proporcionar los materiales de estudio y al Dr. Ignacio Cerda por facilitar los medios para la preparación de las secciones histológicas; al Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (IIPG) de General Roca, por brindar el espacio del Laboratorio de Microscopía para estudiar las muestras histológicas; al Policlínico Neuquén, por permitirnos emplear su equipo para realizar las tomografías analizadas en este trabajo; a mi primo Giuseppe Pezzali y a Eliana Guareschi quienes facilitaron el acceso al tomógrafo y a las técnicas Maira Mella y Ángeles Antiao que amablemente realizaron las tomografías. Además, agradezco al financiamiento otorgado por el programa de becas del Concejo Interuniversitario Nacional (becas CIN), y a Silvina deValais por permitirme formar parte de su proyecto de investigación.

También quiero agradecer a la Universidad como institución, mediante la cual he tenido la oportunidad formarme académicamente; a los profesores que he tenido a lo largo de la carrera, cuyas enseñanzas alimentan el sentimiento de asombro que siento por las ciencias naturales; y a mis compañeros y amigos, quienes me ayudaron no sólo a disfrutar de este proceso académico, sino que también a sentirme acompañado, contenido y valorado.

Por último, y más importante; deseo expresar mi gratitud a mi familia. Primeramente, a mis padres, Jorge y Ana, que me enseñaron mediante el ejemplo y la palabra a esforzarme y no darme por vencido, quienes desde pequeño me apoyaron pacientemente en mi incansable búsqueda de saber cada vez más y que me brindaron apoyo y ayuda en cada aspecto de mi vida. A mi hermano y hermanas, quienes me brindaron, cada uno a su manera; apoyo y contención. Sus ejemplos me inspiran hasta el día de hoy. Finalmente, al resto de mi familia: mi cuñada, cuñados, sobrinos, tíos y primos. Todos ellos me brindaron su apoyo y aliento al empezar mis estudios y a lo largo de estos seis años de carrera.

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
1. Introducción	3
2. Objetivos e Hipótesis	8
3. Materiales y Métodos	9
3.1 Materiales	9
3.2 Métodos generales	9
3.3 Histología.....	9
3.4 Neumaticidad	10
4. Resultados	12
4.1 Histología.....	12
4.2 Neumaticidad	17
5. Discusión	26
5.1 Aspectos de asignación taxonómica	26
5.2 Correlatos histológicos de NPC u otros tejidos blandos.....	26
5.3 Correlatos osteológicos de NPC	30
5.4 Proporción del espacio aéreo	30
5.5 Inferencias paleobiológicas.....	31
6. Conclusiones	34
7. Referencias	35

Resumen

Saltosaurini es un clado derivado de saurópodos titanosaurios cuyos miembros se caracterizan por ser de pequeño tamaño, poseer osículos dérmicos y presentar altos niveles de neumaticidad postcraneal. Dicha neumaticidad es generalmente reconocida a través de correlatos osteológicos, pero recientemente se ha propuesto que puede ser identificada a nivel histológico mediante la presencia del tejido neumosteal (también conocido como neumósteon). Además, la neumaticidad postcraneal puede ser analizada a nivel morfológico mediante el cálculo de la proporción del espacio aéreo (PEA), que permite calcular de manera cuantitativa el espacio aéreo interno del elemento estudiado. El presente trabajo final de grado se centra en los correlatos osteológicos e histológicos de vértebras caudales asignadas a *Rocasaurus muniozi*, un saltosaurino proveniente del Cretácico Tardío de la Formación Allen en la localidad de Salitral Moreno, en la Provincia de Río Negro de la Patagonia Argentina. Los objetivos propuestos consistieron en reconocer tejido neumosteal en cavidades internas y/o externas, a fin de ampliar su registro de ocurrencias; analizar diferencias respecto a su desarrollo entre el tipo de estructura interna, *i.e.* tejido camelado y cámaras; y comparar el valor de PEA entre secciones transversales y longitudinales, para evaluar si existe alguna preferencia respecto al tipo de sección a emplear. A fin de lograr dichos objetivos, se realizaron secciones histológicas que luego fueron observadas mediante un microscopio petrográfico. Además, se obtuvieron secciones tomográficas transversales y longitudinales que se procesaron digitalmente empleando el software *Adobe Photoshop*. El cálculo de PEA se desarrolló mediante el software *ImageJ*. Como resultado del análisis histológico, se reconoció tejido neumosteal por primera vez en la serie caudal de un saurópodo titanosaurio, ubicado en tejido endosteal asociado a tejido camelar. Así las muestras examinadas carecen de neumosteon asociado a la región cortical de fosas externas y a un patrón interno compuesto por cámaras. Respecto al análisis de PEA, los valores varían entre 0.64-0.68 para la vértebra MPCA-Pv-SM 47; entre 0.51-0.56 para MPCA-Pv-SM 46/9; y oscilan entre 0.48-0.5 para la vértebra MPCA-Pv-SM 605. La diferencia del valor de PEA entre secciones transversales y longitudinales es de 0.02-0.04. Se concluye que, para este caso, no existe un tipo de orientación preferencial a la hora de desarrollar el análisis de PEA.

Abstract

Saltosaurini is a derived clade of titanosaurian sauropods whose members are characterized by their small size, dermal ossicles, and a high development of postcranial pneumaticity. Such pneumaticity is generally recognized by osteological correlates, although recently it has been proposed that it can be identified at the histological level through the presence of pneumosteal tissue (or pneumosteon). In addition, postcranial pneumaticity can be measured at the morphological level through the calculation of the aerial space proportion (ASP), which indirectly infers the space of the osseous element occupied with air. The following bachelor's degree final project focuses on the osteological and histological correlates of caudal vertebrae assigned to *Rocasaurus muniozi*, a saltosaurine from the Late Cretaceous of the Allen Formation, from the locality of Salitral Moreno, of the Rio Negro Province in the Argentinian Patagonia. The objectives of the work proposed here are to identify pneumosteal tissue within internal or external cavities, in order to increase its register; to analyze differences regarding its development among the internal structure types (i.e. camellate tissue and camerae); and to compare the ASP value between transversal and longitudinal sections, to evaluate if a preference for the type of orientation in the section exists. In order to achieve these objectives, histological sections were made and observed afterwards with a petrographic microscope. Additionally, tomographic sections were obtained and digitally processed using the software *Adobe Photoshop*, and the ASP calculation was developed by the software *ImageJ*. As a result of the histological analysis, for the first time in the caudal series of a titanosaurian sauropod a potential register of pneumosteon was recognized, located in endosteal trabecular bone associated to camellate tissue. Regarding the ASP analysis, the values vary between 0.64-0.68 for the MPCA-Pv-SM 47 element; between 0.51-0.56 in the MPCA-Pv-SM 46/9; and between 0.48-0.5 for the MPCA-Pv-SM 605 vertebrae. The ASP value difference between transversal and longitudinal sections is 0.02-0.04. In conclusion, it was also found that there is no preferred section orientation for developing the ASP analysis.

1. Introducción

Sauropoda es un subclado dentro del clado Sauropodomorpha, cuyos representantes se caracterizan por poseer un cuerpo de gran tamaño, con cuellos y colas largas, acompañadas por cráneos mayormente pequeños. Además, los miembros que integran este linaje fueron uno de los grupos de herbívoros más diversificados alrededor del mundo desde el Jurásico Medio hasta el Cretácico Tardío (Upchurch et al., 2004; Otero y Pol, 2013; Otero y Salgado, 2015; Pol et al., 2022).

Entre los Sauropoda, el clado Titanosauria fue el más diverso y exitoso. Dicho clado posee más de 80 especies descritas y un amplio registro paleobiogeográfico, que comprende todos los continentes actuales, incluyendo a la Antártida, y que es especialmente rico en la Patagonia Argentina (Curry Rogers, 2005; Cerda et al., 2012; Otero y Salgado, 2015; Carballido et al., 2022; Gallina et al., 2022; Poropat et al., 2023). El biocrón del grupo se extiende desde el Jurásico Medio, donde la evidencia es exclusivamente icnológica (Santos et al., 1994; Wilson y Carrano, 1999; Day et al., 2002); hasta el Cretácico Tardío, donde se registra su mayor diversificación. Al mismo tiempo, la evidencia sugiere un origen sudamericano (Wilson y Upchurch, 2003; Curry Rogers, 2005; Carballido et al., 2022).

Dentro de Titanosauria, el clado más derivado son los Saltosaurini. Este clado comprende formas de pequeño tamaño, en comparación a los demás miembros del grupo, con presencia de osículos dérmicos y un gran desarrollo de la neumaticidad postcraneal (NPC). Los primeros taxones asignados a este clado se limitaban al Cretácico Tardío de Patagonia y el norte de Argentina (Bonaparte y Powell, 1980; Powell, 1992; Salgado y Azpilicueta, 2000; Otero y Reguero, 2013), pero hallazgos posteriores ampliaron su distribución al Cretácico Tardío de Sudamérica (Apesteguía et al., 2020; Carballido et al., 2022; Santucci y Filippi, 2022; Navarro et al., 2022; Pérez Moreno et al., 2024).

Una característica presente en la mayoría de los representantes de Sauropoda es la presencia de un esqueleto postcraneal neumático (Janensch, 1947; Wedel, 2001; 2003a; 2003b; 2009; Cerda et al., 2012; Zurriaguz y Cerda, 2017). Dicha neumaticidad postcraneal se caracteriza por la invasión del tejido óseo por parte de proyecciones digitiformes (denominadas divertículos neumáticos o pulmonares), provenientes de los sacos aéreos derivados del sistema respiratorio, conectados con los pulmones y delimitados por epitelio; a través de cavidades corticales (forámenes) (O'Connor, 2006; Wedel, 2006). En la actualidad, la NPC está presente sólo en las aves, mientras que en el registro fósil fue común en el clado Ornithodira, ya que, además de Sauropoda, también se halla presente en Theropoda y Pterosauria. Su estudio en el material fósil es problemático debido a que los sacos aéreos (y sus divertículos neumáticos asociados), como la mayoría de los tejidos blandos, difícilmente se preservan; por lo que en los últimos años se han inferido a partir de correlatos osteológicos (Wedel, 2001; 2003a; 2003b; 2006; 2009; Salgado et al., 2006; Schwarz et al., 2007; Cerda et al., 2012; Fanti et al., 2013; Zurriaguz y Powell, 2015; Zurriaguz y Cerda, 2017; Zurriaguz et al., 2017; Windholz et al., 2020; Gianechini y Zurriaguz, 2021; Windholz et al., 2022) e histológicos (Aranciaga Rolando et al., 2020; Aureliano et al., 2020; 2021).

Respecto a los correlatos osteológicos externos de la NPC, algunos autores han propuesto que la presencia de fosas, forámenes y texturas presentes en la superficie ósea son indicativos de neumaticidad en el respectivo elemento (Britt, 1993; 1997; Wedel,

2000; Aranciaga Rolando et al., 2020). Sin embargo, O'Connor (2006) explica que la presencia de forámenes corticales sin conexión directa con cavidades internas, fosas o patrones texturales (Figura 1.A) superficiales no son evidencia suficiente para inferir neumaticidad, sino que los indicadores más confiables y consistentes para tal caso son la presencia de aquellas aberturas corticales que conectan directamente con cavidades amplias dentro del hueso. Dichas cavidades internas son generalmente diferenciadas en cámaras, que se definen como amplias cavidades internas con patrones de ramificación regulares, pero no muy abundantes (Figura 1.B); o tejido camelado, compuesto por camelas definidas como cavidades de tamaño reducido, delimitadas por trabéculas óseas y con patrones de ramificación abundantes (Wedel et al., 2000) (Figura 1.C). Cuando dichas camelas se combinan, aumentando el tamaño de la cavidad interna, se denominan camelas compuestas (Figura 1.C). Otro aspecto de la NPC estudiado a nivel morfológico es la proporción de espacio aéreo (PEA), variable propuesta por Wedel (2005) que busca inferir de manera indirecta el espacio ocupado por aire en el elemento óseo. Este parámetro se calcula normalmente a partir de imágenes obtenidas de fracturas naturales en planos transversales o tomografías computadas tanto en sección transversal (Wedel, et al., 2000; Wedel, 2001; 2003b; 2009; Cerda et al., 2012; Zurriaguz y Cerda, 2017) como longitudinal (Windholz et al., 2020).

En los últimos años, la paleohistología se ha convertido en una herramienta importante a la hora de dilucidar diferentes aspectos paleobiológicos entre los vertebrados fósiles. Los estudios histológicos han demostrado su gran potencial como recurso para inferir índices de crecimiento a lo largo de la ontogenia de los individuos, su variación intraesquelética, la cuantificación de las proporciones de deposición ósea, edad de maduración sexual y somática, patologías óseas y reconstrucción de tejidos blandos (e.g. Sander, 2000; Chinsamy-Turan, 2005; Klein y Sander, 2008; Cerda, 2022). Los estudios de esta índole desarrollados en taxones de Sauropoda a lo largo de los años han permitido profundizar el conocimiento que poseemos de su paleobiología (Curry Rogers y Erickson, 2005; Cerda et al., 2022). En líneas generales, hay determinadas características histológicas que permiten indagar sobre estos aspectos tales

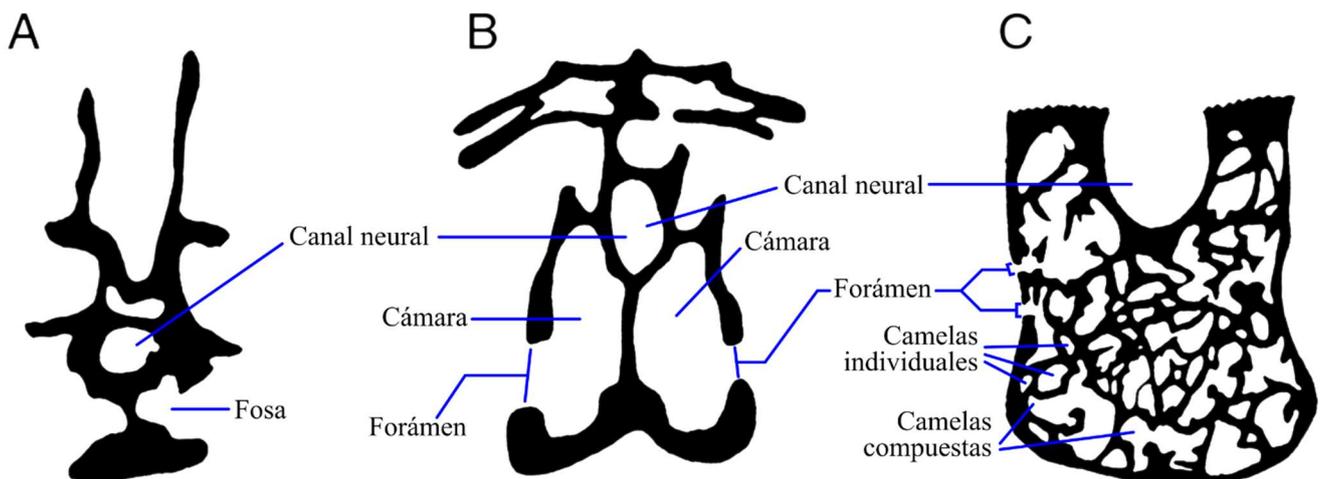


Figura 1 – Secciones transversales de vértebras de saurópodo expresando características neumáticas. **A:** *Haplocanthosaurus priscus* con presencia de fosas corticales. **B:** *Camarasaurus* sp. que ejemplifica la presencia de cavidades internas de tipo cámara que se comunican con el exterior de la vértebra mediante forámenes corticales. **C:** *Saltasaurus loricatus*, que posee un arreglo interno compuesto por camelas (tejido camelado) que se comunican con el exterior de la vértebra mediante forámenes corticales. Tomado y editado de Wedel et al. (2000).

como: marcas de crecimiento (e.g.: líneas de crecimiento detenido “LCDs”, sistema fundamental externo “SFE”, modulaciones y líneas de pulido), la organización fibrilar de la matriz ósea (e.g.: matriz entretrejida, tejido lamelar, etc.) y las características vasculares (Curry Rogers y Erickson, 2005).

A pesar de que existen varios trabajos paleohistológicos donde se ha estudiado la presencia de tejidos blandos asociados al esqueleto (e.g.: Witmer, 2001; Cerda et al., 2022), poco se sabe acerca de los potenciales correlatos histológicos vinculados con la invasión de divertículos neumáticos. Recientemente Lambertz et al. (2018) desarrollaron un estudio en el que propusieron, a partir de secciones histológicas de aves actuales y especímenes correspondientes a dos especies de saurópodos (*Europasaurus holgeri* y *Diplodocus* sp.), que la NPC puede ser detectada mediante la presencia de una estructura histológica, denominada tejido neumosteal o neumósteon. Ellos la definieron como la presencia de delicadas fibras densamente empaquetadas presentes en hueso trabecular endosteal secundario, que se diferencian notablemente de las fibras de Sharpey, asociadas a inserciones de tejido muscular o tendinoso; por ser de menores dimensiones y hallarse con mayor densidad. Más adelante, otros estudios han indagado sobre la presencia de la citada estructura histológica en *Uberabatitan ribeiroi*, un saurópodo titanosaurio del Cretácico Tardío de Brasil (Aureliano et al., 2020); un Saltosauridae indet., proveniente del Cretácico Tardío de Brasil (Aureliano et al., 2021); e incluso en *Aoniraptor libertatem*, un terópodo del Cretácico Tardío de la Patagonia Argentina (Aranciaga Rolando et al., 2020).

Recientemente, Aureliano et al. (2023) han propuesto un criterio de discriminación histológico para diferenciar el tejido neumosteal de las fibras de Sharpey y fibras lamelares a partir de las siguientes características ópticas y mineralógicas: las dimensiones de las fibras, el nivel mínimo de magnificaciones necesarias para reconocerlas, el patrón o textura que presentan, el relieve óptico y el tipo de extinción. En base a esto, el neumósteon se caracteriza por poseer fibras menores a 60 µm, visibles a 40x-50x magnificaciones, que presentan un arreglo asbestiforme (o caótico), son de un bajo relieve óptico y presentan una extinción ondulosa. Además, el tejido neumosteal fue originalmente reportado en hueso secundario endosteal en asociación a tejido camelado (Lambertz et al., 2018). Luego su registro se expandió, reconociéndose en hueso secundario cortical y tejido primario, cortical y endosteal, tanto de tejido camelado como en cámaras (Aranciaga Rolando et al., 2020; Aureliano et al., 2020; 2021; 2023). Las tablas 1 y 2 resumen todas las ocurrencias propuestas del tejido neumosteal hasta la fecha.

Entre los saltosaurinos puede destacarse *Rocasaurus muniozi*, proveniente del Maastrichtiano temprano (Cretácico tardío) de la localidad de Salitral Moreno en la provincia de Río Negro, Argentina (Salgado y Azpilicueta, 2000). Los estudios relacionados con la NPC realizados en especímenes correspondientes a este taxón dieron cuenta de un esqueleto hiperneumático, en mayor proporción que el de los demás Saltosaurini. Estos estudios comprenden una descripción de las características morfológicas de la NPC y el cálculo de PEA, efectuados a partir de secciones transversales (Cerda et al., 2012; Zurriaguz y Cerda, 2017). Por el contrario, no se han realizado estudios histológicos de ningún tipo en los materiales asignados a *R. muniozi*.

Este trabajo tiene como propósito analizar los principales aspectos vinculados con la estructura del sistema neumático en la secuencia vertebral caudal presente en *R. muniozi*. Esto comprende identificar correlatos histológicos de la NPC (i.e.: tejido

Tabla 1 – Ocurrencias del tejido neumosteal en las muestras analizadas por Lambertz et al. (2018). Se expresan el taxón y el elemento analizado, el área y el tipo de tejido en el que se reconoció el neumósteon.

Publicación	Taxón	Elemento	Área del elemento	Tipo de tejido
Lambertz et al. (2018)	† <i>Europasaurus holgeri</i>	Arco neural cervical aislado	Superficie de la fosa prezigapofisial	Hueso trabecular secundario
	† <i>Diplodocus</i> sp.	Vértebra cervical posterior	Tejido en contacto con un pleurocelo	Hueso endosteal secundario
		Vértebra caudal anterior	Tejido camelado del centro vertebral en contacto con una cavidad neumática	Hueso trabecular secundario
	<i>Struthio camelus</i>	Vértebra cervical	Tejido camelado del centro vertebral	Hueso trabecular secundario
			Superficie cortical interna	Tejido cortical secundario
	† <i>Diornis</i> sp.	Esternón	Tejido camelado	Hueso trabecular secundario
	<i>Buteo buteo</i>	Vertebra cervical	Superficie asociada a una cavidad neumática en tejido camelado cerca del canal neural	Hueso trabecular secundario
			Fémur	Sección de la diáfisis adyacente a la cavidad medular neummatizada
<i>Ardea cinerea</i>	Vértebra cervical	Superficie cortical interna asociada a tejido camelado	Tejido cortical secundario	
<i>Buceros rhinoceros</i>	Cráneo	Premaxila	Hueso trabecular secundario endosteal	

neumosteal) en cavidades vertebrales internas y externas, contribuyendo así a su registro de ocurrencias dentro de los saurópodos. Además, se busca determinar el grado de PEA a partir de secciones longitudinales, a fin de compararlas con aquellas realizadas previamente en sección transversal por otros autores. Esto ayudará a determinar si existe un orden de preferencia respecto a qué tipo de sección (*i.e.* transversal o longitudinal) emplear a la hora de realizar este tipo de análisis.

Tabla 2 – Ocurrencias del tejido neumosteal en las muestras analizadas por Aureliano et al. (2019), Aranciaga Rolando et al. (2020), Aureliano et al. (2021) y Aureliano et al. (2023). Se expresan el taxón y el elemento analizado, el área y el tipo de tejido en el que se reconoció el neumósteon.

Publicación	Taxón	Elemento	Área del elemento	Tipo de tejido
Aureliano et al. (2019)	† <i>Uberabatitan ribeiroi</i>	Vértebra cervical posterior	Tejido camelado próximo a la espina neural, la lámina centro-postzigapofisial, la lámina intra-postzigapofisial y la superficie hacia la fosa espino-postzigapofisial	Hueso trabecular compuesto de tejido lamelar secundario
			Camela cercana a la espina neural fosa espino-postzigapofisial	Hueso trabecular secundario y tejido primario
			Superficies internas y externas de la lámina postzigodiapofisial	Tejido cortical primario remodelado
Aranciaga Rolando et al. (2020)	† <i>Aoniraptor libertatem</i>	Vértebra caudal	Canales dorsales sub-verticales y cámara interna, ambos del centro	Tejido lamelar y avascular
		Arco hemal	Superficie de una cavidad interna	Tejido lamelar endosteal avascular
Aureliano et al. (2021)	† <i>Ibirania parva</i>	Vértebra dorsal	Tejido camelado y paredes internas del centro vertebral	Tejido trabecular secundario endosteal
Brum et al. (2022)	† <i>Austroposeidon magnificus</i>	Costilla cervical	Superficie de una cavidad interna	Tejido primario endosteal
Aureliano et al. (2023)	† <i>Megaraptora</i> indet.	Vértebra caudal anterior	Tejido camelado ubicado dorsalmente a los neumatoporos laterales	Tejido trabecular secundario endosteal

2. Objetivos e Hipótesis

El objetivo general del presente trabajo final de grado es analizar, desde una perspectiva histológica y anatómica (externa e interna), los principales aspectos vinculados con la estructura del sistema neumático de la secuencia vertebral caudal presente en *R. muniozi*. Para tal caso, se proponen los siguientes objetivos específicos:

- Identificar tejido neumosteal en cavidades internas de los elementos caudales vertebrales.
- Reconocer correlatos histológicos de neumaticidad postcraneal (NPC) en fosas vertebrales externas (e.g. fosa espinoprezigapofisial).
- Comparar valores de equivalencia en la proporción de espacio aéreo (PEA) obtenido entre secciones transversales y longitudinales.
- Reconocer diferencias respecto al desarrollo del tejido neumosteal entre la configuración interna de los elementos óseos (camelado vs. camerado).

Las hipótesis planteadas en el presente trabajo final de grado son:

- Las cavidades neumáticas internas de las vértebras caudales de *R. muniozi* presentan tejido neumosteal.
- Las fosas vertebrales externas de *R. muniozi* presentan tejido neumosteal.
- La diferencia en el valor de PEA entre el tipo de sección longitudinal y transversal no es significativa.
- Las diferencias existentes en el desarrollo del tejido neumosteal entre la configuración interna de tipo camelado y camerado no es significativa.

3. Materiales y métodos

3.1. Materiales

Los materiales estudiados en el marco del presente trabajo final de licenciatura se hallan alojados en el Museo Provincial Carlos Ameghino (MPCA), ubicado en la localidad Cipolletti, provincia de Río Negro, Argentina; y pertenecen a la colección Paleontología de Vertebrados (MPCA-Pv-SM). Los mismos corresponden a la serie vertebral caudal de los ejemplares holotipo (MPCA-Pv-SM 46/9) y referidos (MPCA-Pv-SM 47, MPCA-Pv-SM 49, MPCA-Pv-SM 56/1, MPCA-Pv-SM 605, MPCA-Pv-SM 311, MPCA-Pv-SM 312, MPCA-Pv-SM 161 y MPCA-Pv-SM 313) a *R. muniozi* (Salgado y Azpilicueta, 2000). Dichos materiales provienen de la Formación Allen, Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) en la localidad Salitral Moreno, de la provincia de Río Negro (Salgado y Azpilicueta, 2000; García y Salgado, 2013) y corresponden a cuatro vértebras caudales anteriores (MPCA-Pv-SM 161, MPCA-Pv-SM 47, MPCA-Pv-SM 49 y MPCA-Pv-SM 313), tres vértebras caudales medias (MPCA-Pv-SM 46/9, MPCA-Pv-SM 311 y MPCA-Pv-SM 312) y dos vértebras caudales posteriores (MPCA-Pv-SM 56/1 y MPCA-Pv-SM 605).

3.2 Métodos generales

Para la descripción de los elementos se empleó la nomenclatura anatómica propuesta por Romer (1956), que divide el cuerpo en sección anterior, posterior, ventral y dorsal; y el esquema de láminas y fosas vertebrales propuesta por Wilson (1999; 2012) y Wilson et al. (2011) respectivamente. Además, para reconocer la presencia de neumaticidad postcranial (NPC), se sigue una versión simplificada del esquema de estructuras neumáticas propuesto por Wedel et al. (2000), Wedel (2003b) y O'Connor (2006), que interpreta la categoría “policamerado” como “camerado” y las categorías “semicamelado” y “somfospóndilo” como “camelado” debido a que las diferencias entre las mismas se consideran ambiguas (ver Figura 1).

3.3 Histología

Para elaborar las secciones histológicas se siguió el criterio descrito por Cerda et al. (2020). Así, las muestras fueron embebidas en resina epoxi, pintadas y pulidas, montadas y finalmente cortadas en una sierra de precisión. Las mismas se elaboraron únicamente en materiales referidos a *R. muniozi*. Además, se considera el criterio histológico propuesto por Aureliano et al. (2023), que busca esclarecer de manera cualitativa la diferencia entre neumósteon, fibras de Sharpey y fibras de tejido lamelar a partir de sus propiedades ópticas tales como el nivel mínimo de magnificación necesario para observar el tejido, su extinción y textura, entre otras (Tabla 3). Aún así, la falta de consenso existente entre las caracterizaciones propuestas por los distintos autores muestra que ciertos parámetros no son diagnósticos del tejido neumosteal. Los mismos son el arreglo textural de la estructura (*i.e.* fibras paralelas o asbestiformes) y el tipo de

extinción, ya que en el criterio propuesto por Aureliano et al. (2023), la extinción siempre es ondulosa (caracterización que no se cumple, por ejemplo, en Aranciaga Rolando et al., 2020). Por lo tanto, en el marco del presente trabajo final de grado se considera que el único criterio objetivo para el reconocimiento de tejido neumosteal es el tamaño de las fibras y la cantidad de magnificaciones necesarias para reconocerlas.

La sección delgada del espécimen MPCA-Pv-SM 161 fue tomada en la lámina espinoprezigapofisial (cuya depresión asociada corresponde a la fosa espinoprezigapofisial) (Figura 2.A-B). Al mismo tiempo, las secciones histológicas de los especímenes MPCA-Pv-SM 49 (Figura 2.C-D) y MPCA-Pv-SM 311 (Figura 2.E-F) se obtuvieron en la región ventral (considerando la fosa ventral) de cada vértebra respectivamente. En tanto el elemento MPCA-Pv-SM 312 fue seccionado en dos partes, una en su región dorsal y otra en su región ventral (en orden de testear la presencia de tejido neumosteal en las fosas ventral y espinoprezigapofisial respectivamente) (Figura 2.G-I). Para el espécimen MPCA-Pv-SM 56/1 se obtuvo una sección transversal completa (Figura 2.J-K). Finalmente, el elemento MPCA-Pv-SM 313 fue seccionado de manera transversal (Figura 2.L).

3.4 Neumaticidad

Las imágenes de tomografía computada se realizaron en el Policlínico de Neuquén mediante el uso de CT multislice Phillips Pro Speed helicoidal de 16 canales (Serie 99783 Pro Gp). Dichas imágenes fueron preparadas mediante los programas *3D Slicer v5.7.0* y *Adobe Photoshop CS2 v9.0*, mientras que el cálculo de la proporción del espacio aéreo (PEA) se desarrolló mediante el software *ImageJ*.

Para el cálculo del valor de PEA se siguió la metodología propuesta por Wedel (2005), que consiste en obtener para cada sección de tomografía el valor de superficie que ocupa el tejido óseo y los espacios neumáticos. Dicho análisis se efectuó solo en los elementos MPCA-Pv-SM 46/9, MPCA-Pv-SM 47 y MPCA-Pv-SM 605. Para cada uno de los primeros dos elementos se seleccionaron tres secciones tomográficas transversales y tres longitudinales; mientras que para el último sólo se seleccionó una sección tomográfica por cada tipo de orientación. A partir de los tres valores de PEA de cada tipo de orientación se obtuvo un valor promedio que luego se empleó para la comparación entre la sección transversal y longitudinal de cada elemento.

Tabla 3 – Tabla descriptiva de las distintas propiedades ópticas y mineralógicas del tejido neumosteal, las fibras de Sharpey y las fibras del tejido lamelar, tal como se propone en Aureliano et al. (2023).

Tejido	Magnificación mínima requerida	Longitud de las fibras	Relieve óptico	Extinción	Textura/Patrón
Neumosteon	40x	Usualmente más cortas que 60	Bajo	Siempre ondulosa	Asbestiforme (caótico)
Fibras de Sharpey	5x	Usualmente más largas que 200	Alto	Onduloso o ausente	Líneas paralelas inclinadas en ángulos específicos (e.g. 60°)
Fibras de tejido lamelar	100x	Cortas	Bajo a regular	Onduloso o ausente	Líneas paralelas e inclinadas

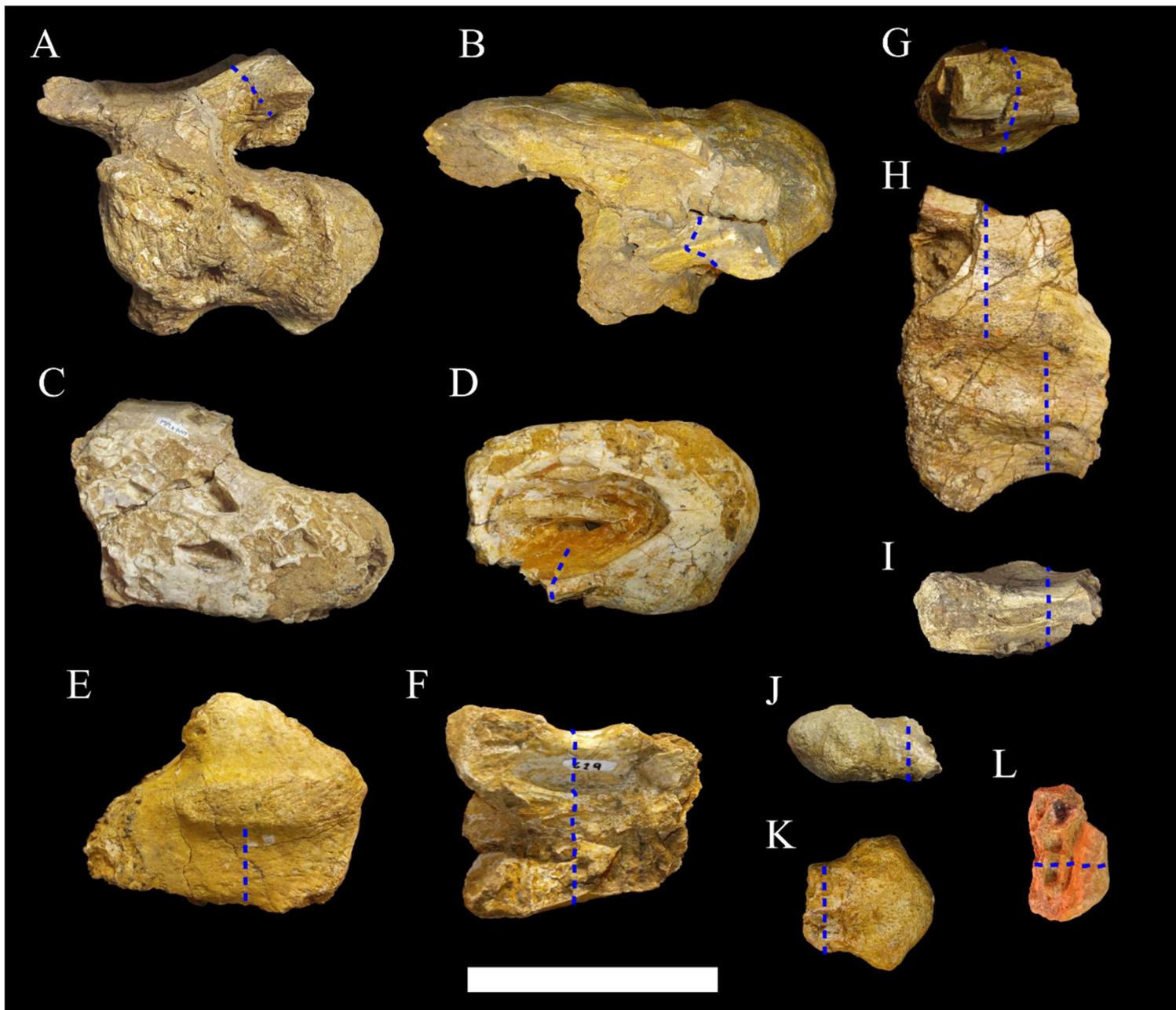


Figura 2 – Vértebras caudales de *R. muniozi* muestreadas. **A-B**: vértebra caudal anterior MPCA-Pv-SM 161 en vista lateral izquierda (A) y dorsal (B); **C y D**: vértebra caudal anterior MPCA-Pv-SM 49 en vista lateral izquierda (C) y ventral (D); **E-F**: vértebra caudal media MPCA-Pv-SM 311 en vista lateral derecha (E) y ventral (F); **G-I**: vértebra caudal media MPCA-Pv-SM 312 en vista dorsal (G), lateral izquierda (H) y ventral (I); **J-K**: vértebra caudal distal MPCA-Pv-SM 56/1 en vista lateral derecha (J) y ventral (K). **L**: vértebra caudal anterior MPCA-Pv-SM 313. Las líneas intermitentes azules indican el plano de corte realizado en el elemento. Escala: 10 cm.

4. Resultados

4.1 Histología

MPCA-Pv-SM 616 (vértebra caudal anterior)

La muestra, que fue tomada en la lámina espinoprezigapofiseal (Figura 3.A), se compone principalmente de tejido Haversiano denso de hasta cinco generaciones (Figura 3.B-C), aunque presenta amplias cavidades internas recubiertas por tejido lamelar (Figura 3.D) y pseudolamelar (Figura 3.B) y parches de tejido primario pseudolamelar entre osteonas secundarias (Figura 3.E-F). Al mismo tiempo, el área cortical presenta tejido pobremente vascularizado, con lagunas de osteocitos de forma aplanada. Este tejido, de tipo lamelar, presenta escasas osteonas secundarias (Figura 3.E-G). La región ventral de la muestra (*i.e.* equivalente a la región más profunda de la fosa espinoprezigapofiseal) está invadida por trabéculas compuestas por tejido lamelar y pseudolamelar (Figura 3.H). En algunos casos el mencionado tejido es invadido por osteonas secundarias. Finalmente, la sección histológica presenta estructuras fibrilares visibles a partir de una magnificación de x5 (Figura 3.I).

MPCA-Pv-SM 49 (vértebra caudal anterior)

La muestra fue tomada en la región ventral del cuerpo vertebral, en contacto con la fosa ventral (Figura 4.A). La sección histológica está constituida por hueso compacto, tejido pseudolamelar primario en el área cortical y tejido lamelar delimitando grandes cavidades internas (Figura 4.B-E). El tejido compacto está principalmente conformado por hueso Haversiano denso de hasta seis generaciones (Figura 4.F), con restos intersticiales de tejido primario entre las osteonas secundarias. Dicho tejido primario, de tipo pseudolamelar, presenta un alto grado de birrefringencia, con lagunas de osteocitos de morfología aplanada distribuidas caóticamente (Figuras 3.C y 3.D).

MPCA-Pv-SM 313 (vértebra caudal anterior)

El elemento se compone de tejido esponjoso primario (Figura 5.A). La vascularización del área cortical es predominantemente circunferencial (Figuras 4.B), mientras que el área medular presenta amplios espacios intertrabeculares (Figura 5.C). Por otro lado, **MPCA-Pv-SM 313** presenta dos tipos de fibras extrínsecas monorretrifringentes en una matriz pseudolamelar. El primer tipo de fibras es visible a partir de una magnificación de x5, mientras que el segundo puede apreciarse a partir de x40. Dichas estructuras son paralelas entre sí y levemente curvadas (Figura 5.D-F).

MPCA-Pv-SM 312 (vértebra caudal media)

El ejemplar fue seccionado en dos partes, una correspondiente al sector ventral (Figura 6.A) y otra al sector dorsal (Figura 6.B). Ambas muestras se describen juntas por sus similitudes histológicas, destacando sus diferencias. El elemento se compone de hueso compacto conformado por tejido Haversiano denso de hasta cinco generaciones de osteonas secundarias (Figura 6.C-D). El mismo rodea amplias cavidades internas revestidas por tejido de tipo lamelar (Figura 6.E-K). Además, en la región medular se hallan trabéculas compuestas por tejido pseudolamelar con abundantes osteonas secundarias (Figura 6.L-N). El tejido pseudolamelar de la muestra ventral presenta dos

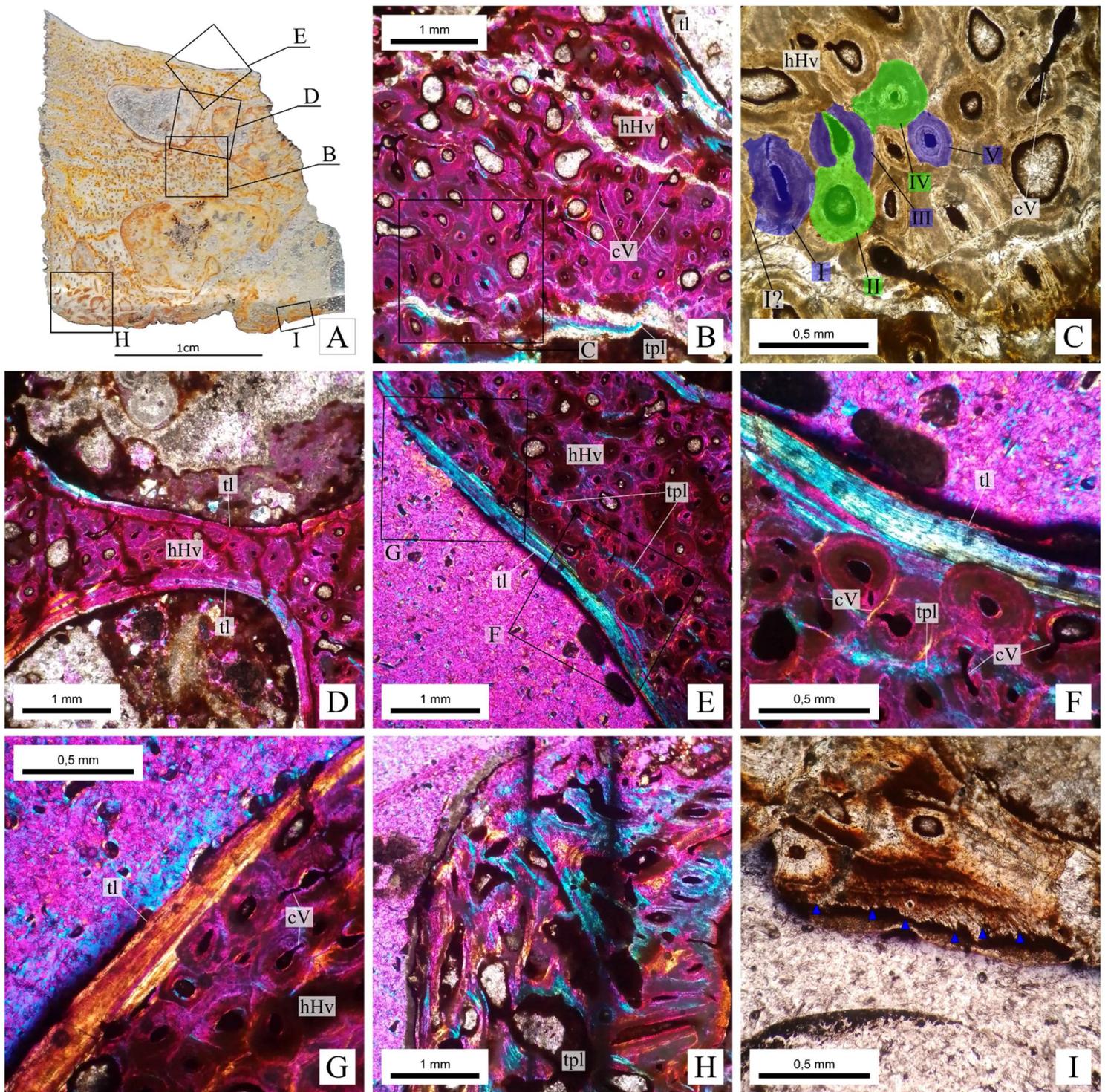


Figura 3 – Sección histológica tomada de la lámina espinoprezipapofiseal en vértebra caudal anterior **MPCA-Pv-SM 616**. **A**: vista general de la sección. **B**: detalle del tejido Haversiano denso en hueso compacto. **C**: acercamiento de **B**, indicando el mayor número de generaciones de osteonas secundarias encontrado en la muestra. **D**: acercamiento de trabécula compuesta por tejido Haversiano denso ubicada entre dos cavidades internas recubiertas por tejido lamelar secundario. **E-G**: detalle del tejido cortical de tipo lamelar, que es parcialmente obliterado por osteonas secundarias (**F**) y viceversa (**G**). **H**: detalle del área ventral de la muestra en el que se observan trabéculas compuestas de tejido pseudolamelar y lamelar. **I**: detalle de fibras extrínsecas (flechas azules). Abreviaturas: **tl**, tejido lamelar; **tpl**, tejido pseudolamelar; **hHv**, hueso haversiano; **cV**, canales de Volkman. Las secciones **A**, **C** e **I** se observan bajo luz transmitida normal, mientras que las demás (**B**, **D-H**) se observan con luz polarizada aplicando filtro lambda.

paquetes de fibras extrínsecas visibles a partir de x20 (Figura 6.N-O). Además, ubicados entre las osteonas secundarias se hallan escasos parches intersticiales de tejido primario de tipo pseudolamelar (Figura 6.P-Q). Finalmente, el área cortical de la vértebra se

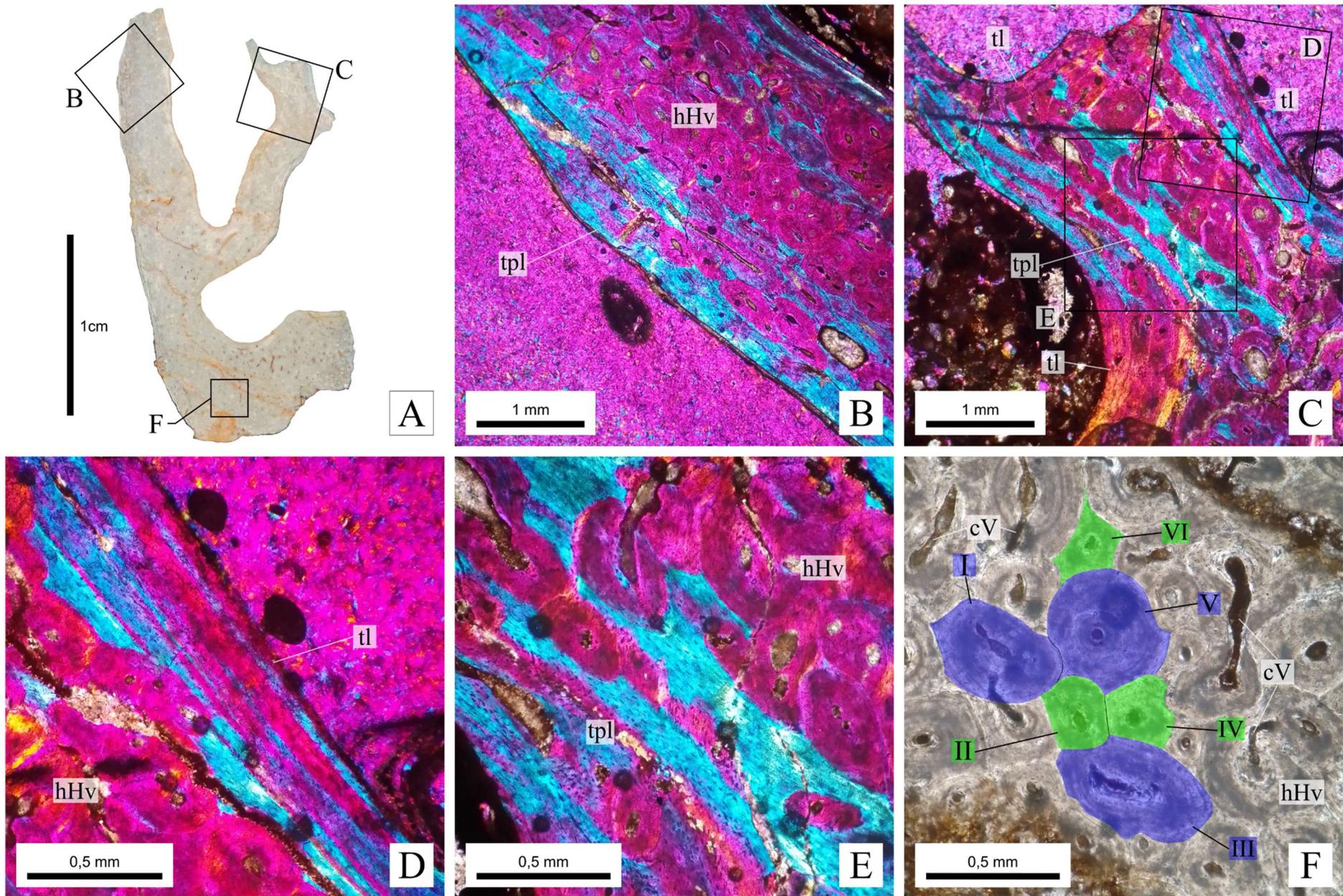


Figura 4 – Sección histológica tomada del área ventral del cuerpo vertebral de MPCA-Pv-SM 49. **A:** vista general de la sección. **B:** detalle del tejido cortical correspondiente a la superficie de la fosa ventral. **C:** Acercamiento de tejido compacto ubicado entre tres cavidades internas, en el que se aprecia el tejido lamelar y los parches de tejido primario intersticial. **D:** detalle del tejido lamelar que rodea las cavidades internas. **E:** detalle del tejido pseudolamelar primario ubicado entre osteonas secundarias. **F:** detalle del hueso Haversiano denso, indicando la mayor cantidad de generaciones de osteonas secundarias halladas. Abreviaturas: **tl**, tejido lamelar; **tpl**, tejido pseudolamelar; **hHv**, hueso haversiano; **cV**, canales de Volkman. Las secciones B-E se observan bajo luz polarizada aplicando el filtro lambda, mientras que A y F se observan mediante luz transmitida normal.

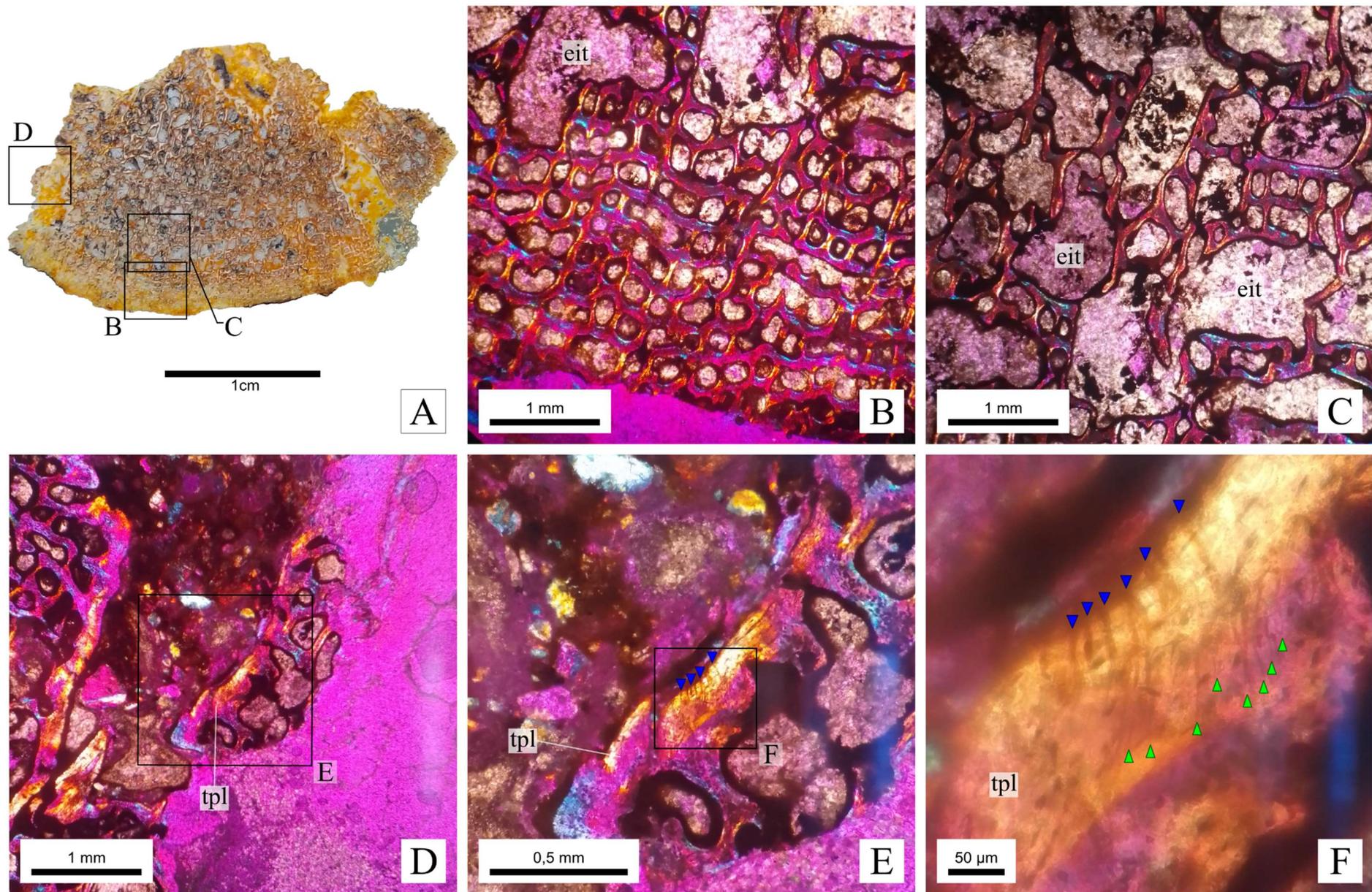


Figura 5 – Sección histológica correspondiente al elemento vertebral caudal **MPCA-Pv-SM 313**. **A**: vista general de la sección. **B**: detalle del tejido cortical del elemento, en el que se observa la disposición circunferencial de los canales vasculares. **C**: ampliación del área medular del elemento, que se compone de amplios espacios intertrabeculares. **D**: detalle de una sección de tejido medular lateral en el que se hallan fibras extrínsecas pero que a esta magnificación (x4) no son claramente visibles. **E**: ampliación de D en el que se indican las fibras extrínsecas apreciables a partir de la ampliación x5 (flechas azules), que en esta magnificación (x10) son claramente identificables. **F**: Ampliación de E en el que se observan, además de las fibras extrínsecas reconocibles a partir de x5 (flechas azules), delgadas fibras extrínsecas que en esta magnificación (x40) comienzan a ser claramente apreciables (flechas verdes). Abreviaturas: **tpl**, tejido pseudolamelar; **eit**, espacios intertrabeculares. Todas las secciones, con excepción de A, se observan con luz polarizada y aplicando filtro lambda.

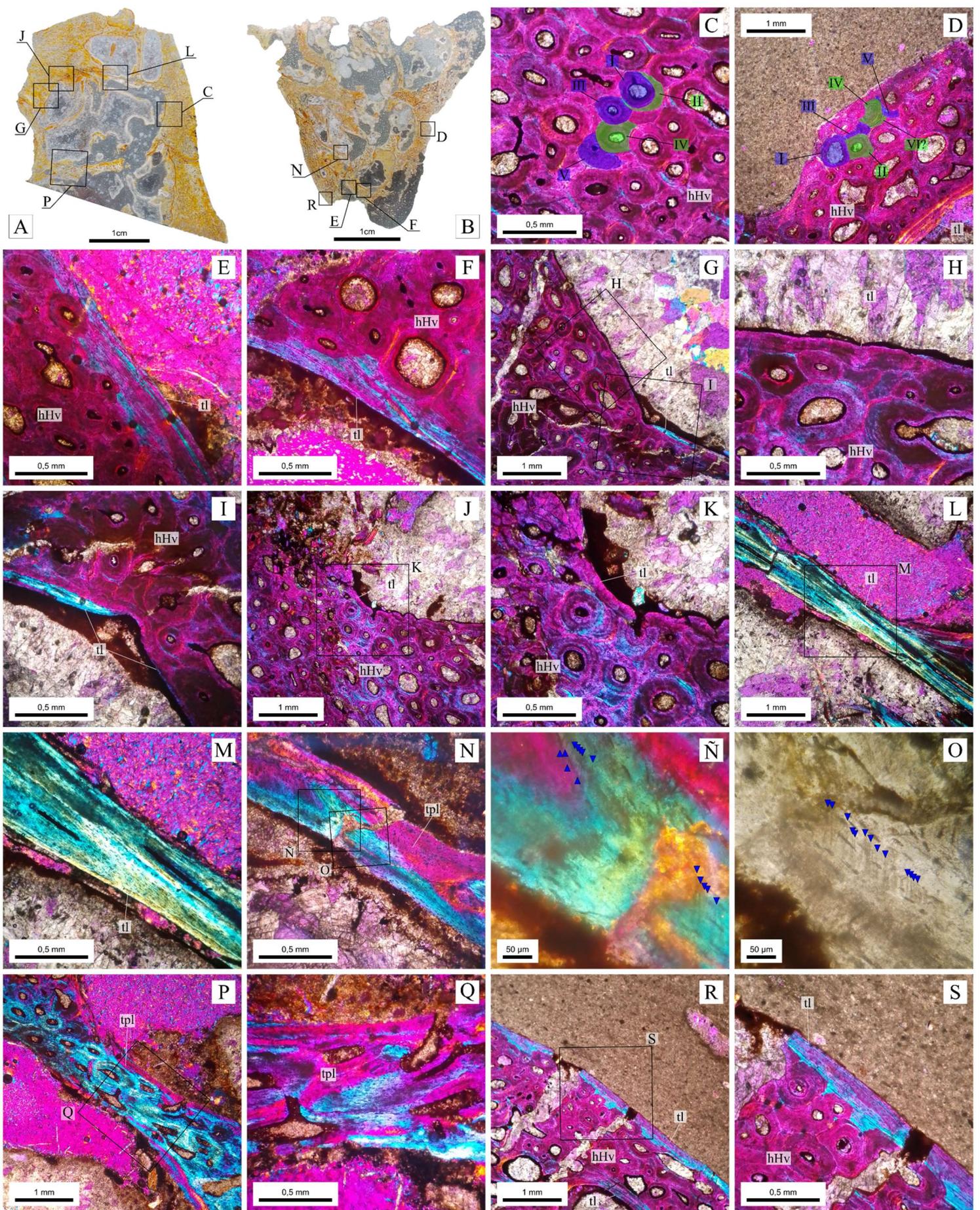


Figura 6 – Sección histológica del elemento vertebral MPCA-Pv-SM 312. A y B: vista general de las secciones dorsal (A) y ventral (B). C y D: hueso Haversiano denso sobre el que se indica la mayor cantidad de generaciones de osteonas secundarias halladas. E-K: Tejido lamelar en el límite de una cavidad interna que es parcialmente obliterado por osteonas secundarias (E, F y H) y viceversa (I y J). L y M: Detalle de una trabécula compuesta exclusivamente por osteonas secundarias en sección oblicua. N: Detalle de una trabécula sobre la que se hallan estructuras fibrilares. Ñ y O: Acercamiento de N, en el que se observan ambos paquetes de fibras (flechas azules) alojadas en una matriz pseudolamelar. P y Q: Detalle de una trabécula compuesta por hueso Haversiano denso, con parches de tejido pseudolamelar. R y S: Acercamiento del área cortical del elemento, en el que se aprecia una capa externa de tejido lamelar. Abreviaturas: tl, tejido lamelar; tpl, tejido pseudolamelar; hHv, hueso haversiano. Todas las secciones, con excepción de A, B y O, se observan mediante luz polarizada aplicando filtro lambda.

compone de tejido de tipo lamelar, especialmente visible en la muestra ventral (Figura 6.R-S).

MPCA-Pv-SM 311 (vértebra caudal media)

La vértebra fue seccionada en el área ventral, atravesando la fosa ventral (Figura 7.A). La sección está conformada por hueso compacto y amplias cavidades internas revestidas por tejido lamelar (Figura 7.B-C). El primero está constituido principalmente por hueso Haversiano denso, de hasta seis generaciones de osteonas secundarias (Figura 7.D). MPCA-Pv-SM 311 exhibe tejido primario intersticial de tipo pseudolamelar en parches ubicados entre las osteonas secundarias, con lagunas de osteocitos subredondeadas y de distribución aleatoria (Figura 7.E). La región cortical del elemento presenta tejido primario de tipo lamelar. Finalmente, la región lateral izquierda de MPCA-PV-SM 311 presenta estructuras fibrilares visibles a partir de la magnificación x10 (Figura 7.F-I).

MPCA-Pv-SM 56/1 (vértebra caudal posterior)

La sección comprende un corte transversal del centro vertebral de la vértebra (Figura 8.A). La muestra está constituida por hueso compacto con dos amplias cavidades medulares revestidas por tejido que varía de lamelar (Figura 8.B) a pseudolamelar (Figura 8.C-D). Dorsalmente a dichas cavidades, el espécimen estudiado presenta espacios intertrabeculares recubiertos por tejido lamelar secundario (Figura 8.E). El tejido compacto es principalmente hueso Haversiano denso, con parches intersticiales de tejido primario de tipo pseudolamelar. El número máximo de generaciones de osteonas secundarias identificadas es igual a siete (Figura 8.F). El área cortical próxima a la fosa ventral exhibe tejido primario de tipo pseudolamelar (Figuras 7.G-H). Además, la región cortical de la muestra presenta estructuras fibrilares birrefringentes en ambos sectores laterales de la vértebra. Dichas estructuras son visibles a partir de la magnificación x5, y son más abundantes en el área izquierda del elemento examinado (Figuras 7.I-M). Finalmente, MPCA-Pv-SM 56/1 presenta un canal rodeado por tejido lamelar cuyas dimensiones son mayores a las lagunas de Howship de las osteonas secundarias (Figura 8.N-O). El mismo aparentemente comunica los canales internos con la superficie exterior.

4.2 Neumaticidad

La neumaticidad postcraneal (NPC) puede ser reconocida en organismos fósiles a través de la presencia de forámenes corticales que conectan directamente con amplias cavidades internas dentro del hueso (*e.g.* cámaras o tejido camelado) (O'Connor, 2006). Las vértebras más completas (MPCA-Pv-SM 161, MPCA-Pv-SM 49, MPCA-Pv-SM 46/9, MPCA-Pv-SM 47 y MPCA-Pv-SM 605) presentan cavidades y forámenes corticales con dichas características en las superficies laterales y ventrales y, en parches carentes de tejido cortical, se observa que el arreglo interno es de tipo camelado (Figura 9). Además, el procesamiento de las imágenes de tomografía computarizada reveló que dichos forámenes se comunican directamente con cavidades internas y que la morfología de su estructura interna se compone de tejido camelado, en las vértebras caudales anteriores y medias (MPCA-Pv-SM 46/9 y MPCA-Pv-SM 47); y una cámara

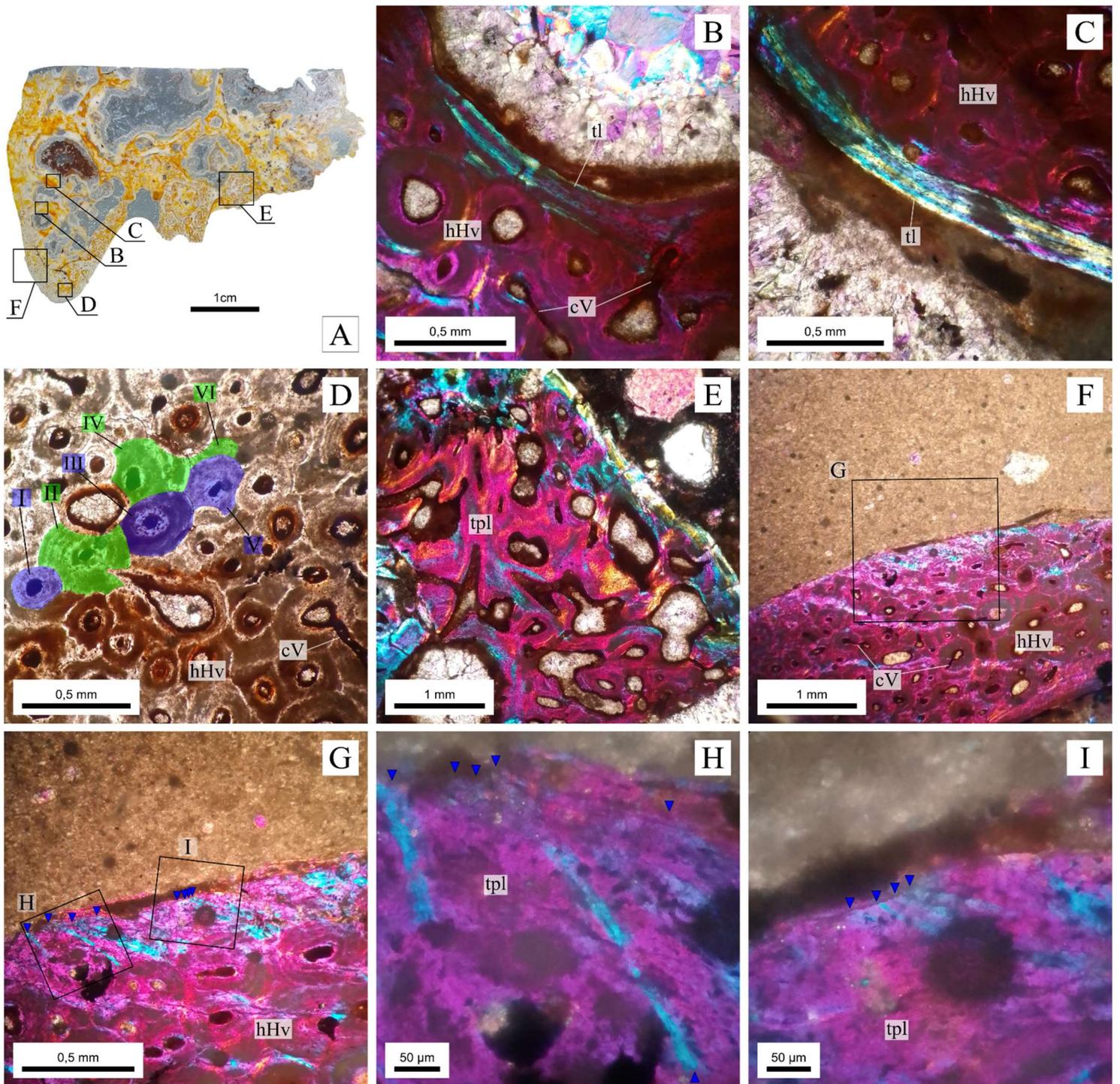


Figura 7 – Sección histológica tomada de la región ventral del elemento vertebral MPCA-Pv-SM 311. **A:** vista general de la sección. **B y C:** Acercamiento del área límite de dos cavidades internas diferentes revestidas por tejido lamelar, el cual oblitera parcialmente algunas osteonas secundarias en B mientras que en C sucede lo contrario. **D:** Detalle del hueso Haversiano denso, indicando la mayor cantidad de generaciones de osteonas secundarias encontradas en el elemento. **E:** detalle del tejido pseudolamelar en cercanías de la fosa ventral. **F:** Acercamiento del área cortical correspondiente a la región lateral izquierda del centro vertebral, sobre la que se hallan fibras extrínsecas que no son claramente apreciables en este nivel de magnificación (x4). **G:** Ampliación de F con una magnificación de x10, en el que comienzan a ser visibles fibras extrínsecas birrefringentes (flechas azules). **H e I:** detalles de G con una amplificación de x40, en los que se observa que las fibras extrínsecas (flechas azules) se hallan en una matriz de tejido pseudolamelar primaria. Abreviaturas: **tl**, tejido lamelar; **tpl**, tejido pseudolamelar; **hHv**, hueso haversiano; **cV**, canales de Volkman. Todas las secciones, con excepción de A y D, se observan mediante luz polarizada aplicando filtro lambda.

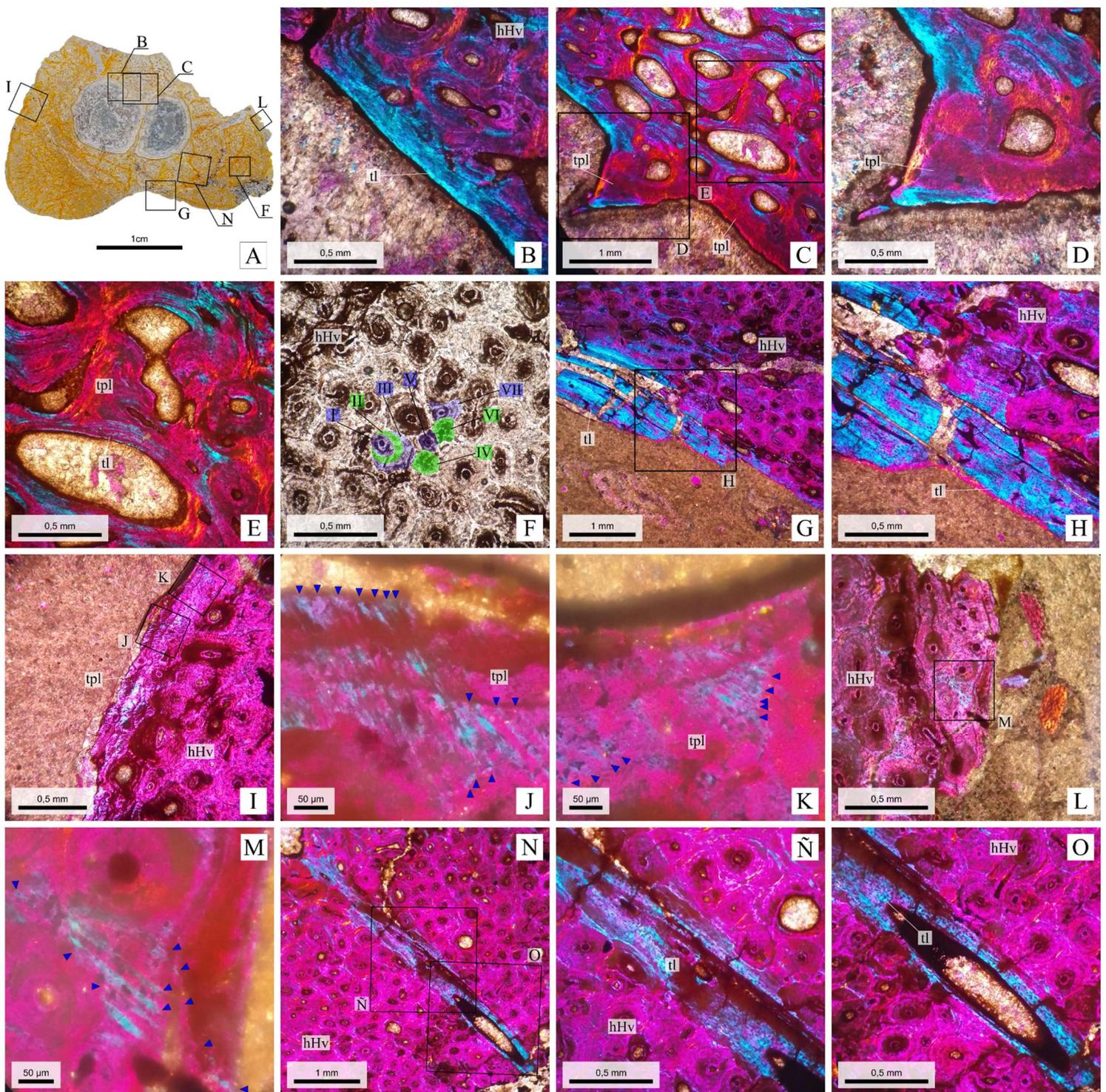


Figura 8 – Sección histológica correspondiente al centro de la vértebra **MPCA-Pv-SM 56/1**. **A**: vista general de la sección. **B**: acercamiento de una cavidad interna revestida por tejido lamelar. **C**: detalle del tejido pseudolamelar presente en el límite de la misma cavidad interna vista en **B**, y en el hueso compacto que la rodea. **D** y **E**: detalle de **C**, enfatizando la presencia de tejido pseudolamelar rodeando la cavidad medular (**D**) y cómo es obliterado por espacios intertrabeculares revestidos de tejido lamelar secundario (**E**). **F**: detalle del hueso Haversiano denso, indicando el mayor número de generaciones de osteonas secundarias. **G** y **H**: ampliación de la región cortical correspondiente a la fosa ventral, compuesta de tejido lamelar primario con lagunas de osteocitos aplanadas en orientación paralela al tejido. **I**: ampliación de la región cortical izquierda en la que se hallan fibras extrínsecas que, a esta ampliación (x10), no son claramente apreciables. **J** y **K**: detalles de **I**, en los que las fibras extrínsecas (flechas azules) son claramente apreciables a esta magnificación (x40). **L**: ampliación de la región cortical derecha, en el que a este nivel de magnificación (x10) se aprecian fibras extrínsecas. **M**: ampliación de **L**, en la que las fibras extrínsecas (flechas azules) son claramente apreciables a este nivel de magnificación (x40) y se hallan en una matriz de tejido pseudolamelar primario. **N**: ampliación del área cercana al límite de una cavidad medular, en el que se observa un canal de disposición oblicua. **Ñ** y **O**: detalle de **N**, en el que se observa la cavidad del canal y el tejido lamelar que lo rodea. Abreviaturas: **tI**, tejido lamelar; **tPl**, tejido pseudolamelar; **hHv**, hueso haversiano. Todas las secciones, con excepción de **A** y **F**, se observan mediante luz polarizada aplicando filtro lambda.

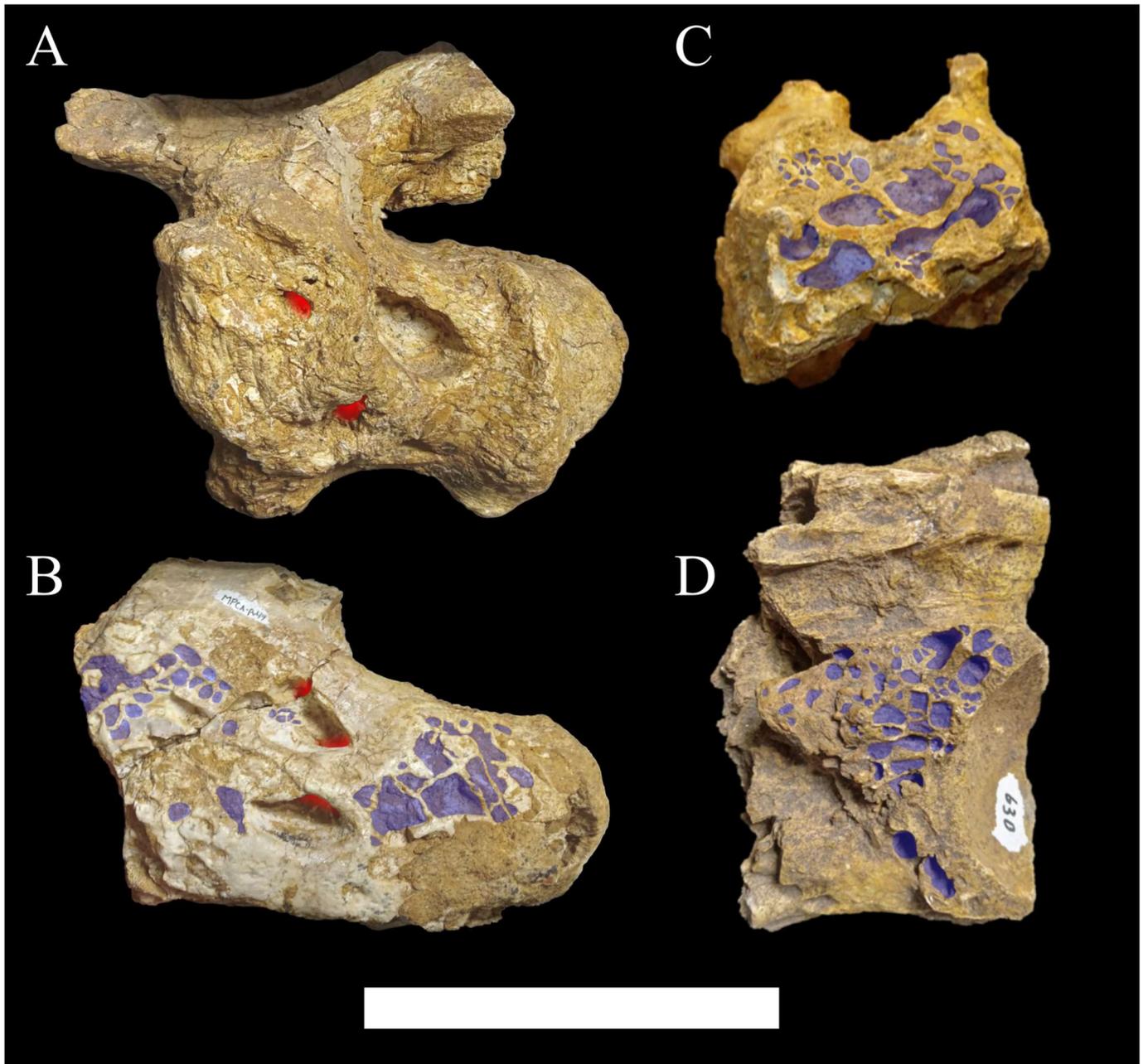


Figura 9 – Vértebra caudales de *R. muniozi* en las que se observan forámenes corticales (sombreado rojo) y tejido camelado (sombreado celeste). **A:** vértebra caudal anterior MPCA-Pv-SM 161 en vista lateral izquierda; **B:** vértebra caudal anterior MPCA-Pv-SM 49 en vista lateral izquierda. **C:** vértebra caudal media MPCA-Pv-SM 311 en vista lateral posterior; **D:** vértebra caudal media MPCA-Pv-SM 312 en vista medial, que se halla fracturada aproximadamente en el plano sagital. Escala: 10 cm.

que ocupa casi la totalidad del centro vertebral, en la vértebra caudal posterior (MPCA-Pv-SM 609).

MPCA-Pv-SM 47 (Figura 10.A-G) no preserva arco neural mientras que MPCA-Pv-SM 46/9 sí (Figura 10.H-N). El tejido camelado del arco neural de MPCA-Pv-SM 46/9 también se halla presente a lo largo del arco neural. En MPCA-Pv-SM 605 (Figura 10.Ñ-P) el arco neural no se desarrolla, por tratarse de una vértebra caudal posterior. De igual manera, todas las vértebras muestreadas histológicamente también exhiben una estructura interna de tipo tejido camelado, a excepción de MPCA-Pv-SM 56/1, que presenta una cámara dividida en dos secciones laterales por un delgado septo

longitudinal; y MPCA-Pv-SM 313, que exhibe tejido esponjoso altamente vascularizado.

La sección transversal posterior de MPCA-Pv-SM 47 (Figura 10.B) muestra espacios intertrabeculares de contorno elíptico hacia el área cortical, mientras que los presentes en el área medial del elemento poseen formas alargadas orientadas caóticamente. Algunas de estas camelas del área central son individuales mientras que otras son compuestas. El tejido cortical posee un espesor constante con excepción de las áreas laterodorsales, donde se vuelve más grueso. Algunas de las camelas corticales ubicadas en las áreas laterales se comunican directamente con el exterior del elemento.

La sección transversal media de MPCA-Pv-SM 47 (Figura 10.C) presenta camelas de formas irregulares sin orientación común evidente. El tejido cortical es de espesor constante pero interrumpido en las áreas ventral, laterales y dorsal por camelas que se comunican directamente con el exterior de la vértebra. El área ventral exhibe una fosa dividida en tres secciones de igual espesor por dos trabéculas dispuestas de manera vertical. La de la región derecha está incompleta debido a procesos diagenéticos. De entre estas tres secciones, la situada en el centro se comunica directamente con el tejido camelado del centro vertebral.

El cuerpo vertebral de la sección transversal anterior de MPCA-Pv-SM 47 (Figura 10.D) posee amplios espacios intertrabeculares que se comunican directamente con el exterior en las áreas laterales, ventrolaterales y ventral. Las formas del tejido camelado varían entre elíptica y rectangular, con trabéculas que convergen en ángulos de aproximadamente 90°. El tejido cortical es más visible en el área dorsal, mientras que en los márgenes laterales y ventral es poco reconocible. La sección presenta una quilla vertical que se extiende desde el área central del cuerpo vertebral y se bifurca en su porción distal (Figura 10.D, sombreado azul). La misma forma parte del tabique longitudinal presente en la fosa ventral de las vértebras caudales de este taxón (Salgado y Azpilicueta, 2000).

La sección longitudinal izquierda de MPCA-Pv-SM 47 (Figura 10.E) exhibe espacios intertrabeculares de contorno irregular, pero con una forma general trapezoidal. Los espacios intertrabeculares del área anterodorsal son los de mayores dimensiones para toda la sección seguidos por las camelas del área anteroventral, que son de mayores dimensiones que las presentes en el área posterior. Las trabéculas del área posterior son más gruesas que las del área anterior. En la mayoría de los espacios intertrabeculares el eje de mayores dimensiones se orienta anteroposteriormente. El tejido cortical es claramente apreciable a lo largo del área posterior y ventral, pero se vuelve menos frecuente en las áreas anterior y dorsal. El mismo es más delgado en la región del cóndilo que en el área ventral. Las camelas corticales de las áreas dorsal y anterior parecen comunicarse directamente con el exterior.

La sección longitudinal media de MPCA-Pv-SM 47 (Figura 10.F) presenta espacios intertrabeculares de contorno irregular y con un eje mayor orientado anteroposteriormente, pero son de menores dimensiones que los presentes en la sección longitudinal izquierda. Además, los espacios intertrabeculares de la región anterior son de menores dimensiones que los presentes en la región posterior. Las trabéculas poseen un espesor más o menos constante a lo largo de toda la sección. El tejido cortical es claramente apreciable a lo largo de toda la periferia del elemento, con excepción de la base del canal neural y la superficie articular del cótilo; siendo más grueso en el área del cóndilo.

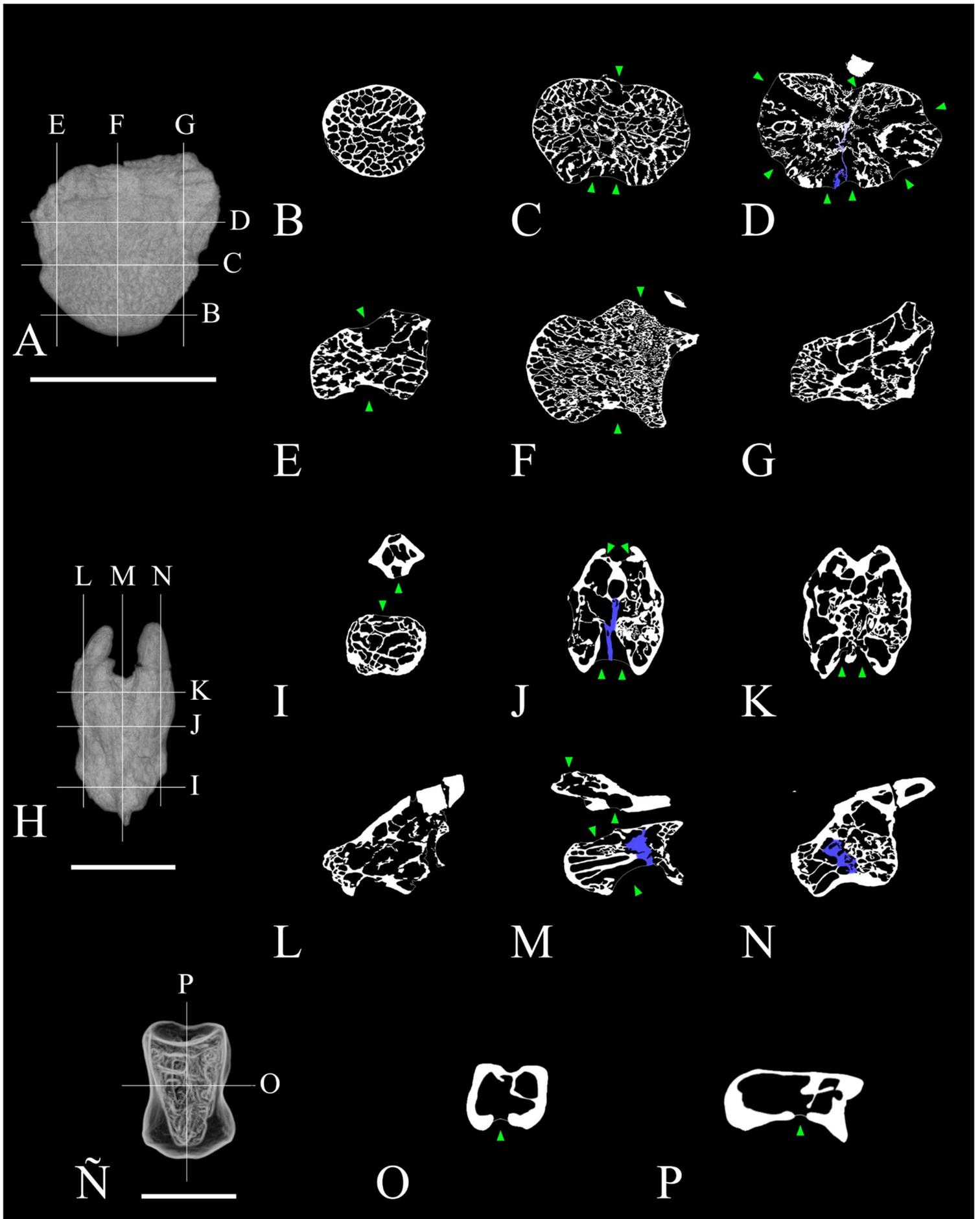


Figura 10 – Vértex caudales de *R. muniozi* tomografiadas. **A-G**: vértebra caudal anterior MPCA-PV-SM 47 en vista dorsal (A) con sus respectivas secciones transversales (B-D) y longitudinales (E-G) redibujadas; **H-N**: vértebra caudal media MPCA-Pv-SM 46/9 en vista dorsal (H) así como sus respectivas secciones transversales (I-K) y longitudinales (L-N) redibujadas; **Ñ-P**: vértebra caudal posterior MPCA-PV-SM 605 en vista dorsal (Ñ) con sus respectivas secciones transversal (O) y longitudinal (P) redibujadas. Las secciones transversales se presentan en orden posterior-anterior. Las secciones longitudinales se presentan en orden izquierda-derecha. Las flechas verdes indican forámenes corticales que comunican el exterior del elemento con la estructura interna. El sombreado azul indica áreas de interés descriptas en el texto (e.g. tabique longitudinal). Escalas: **A-G**, 160 mm; **H-N**, 90 mm; **Ñ-O**, 45 mm.

La sección longitudinal derecha de MPCA-Pv-SM 47 (Figura 10.G) posee amplios espacios intertrabeculares. Los del área anterior y media del elemento tienen dimensiones similares a los más grandes de la sección longitudinal izquierda, mientras que los del área posterior son mucho más pequeños. Los presentes en el área posterior poseen contornos de forma general rectangular, triangular o trapezoidal y un eje mayor orientado principalmente de manera anteroposterior. El tejido cortical es claramente apreciable en todas las superficies del elemento, con excepción de la región posterior donde se halla pobremente preservado.

La sección transversal posterior de MPCA-Pv-SM 46/9 (Figura 10.I) posee espacios intertrabeculares tanto en el arco como en el centro. La mayoría de las camelas del centro son alargadas y carecen de una orientación preferencial en común. Muchas de las trabéculas convergen en ángulos de aproximadamente 90°, dándole a los espacios intertrabeculares una forma general rectangular o trapezoidal. Las camelas más pequeñas son de forma elíptica. El tejido cortical del centro es más grueso en las áreas latero-ventrales, mientras que en el área dorsal es más delgado. La camela más dorsal del centro vertebral se comunica directamente con el exterior del elemento, al igual que la camela más ventral del arco neural.

La sección transversal media de MPCA-Pv-SM 46/9 (Figura 10.J) se compone de camelas de contorno irregular y tamaño variable. El tejido camelado del área izquierda se halla separado del tejido camelado del área derecha por un septo recto y del mismo espesor que el tejido cortical. El mismo se extiende desde la base del canal neural hasta el área ventral de la sección (Figura 10.J, sombreado azul) y comprende uno de los caracteres diagnósticos de la especie (Salgado y Azpilicueta, 2000). El tejido cortical es de espesor constante, y las únicas áreas en las que se ve interrumpido de manera natural es en la ventral y dorsal. El tejido cortical de la superficie lateral izquierda presenta un pobre estado de preservación.

La sección transversal anterior de MPCA-Pv-SM 46/9 (Figura 10.K) presenta un arreglo similar al de la sección transversal media del mismo elemento, con la diferencia de que el septo dorso-ventral ya no es observable. El área central de la sección exhibe una fracción de la estructura descrita por Woodward y Lehman (2009) como una gruesa placa trabecular curva que imita el contorno de la superficie articular del cótilo y está asociada a espacios intertrabeculares dispuestos en capas y organizados en anillos concéntricos. Este arreglo espacial de las camelas ya ha sido reportado en *R. muniozi* por Zurriaguz y Cerda (2017).

La sección longitudinal izquierda de MPCA-Pv-SM 46/9 (Figura 10.L) presenta camelas de gran tamaño a lo largo de toda la longitud del elemento con excepción de la región posterior, que exhibe camelas de menor tamaño. La porción del arco neural presente es completamente neumática. El tejido cortical es más delgado en las superficies articulares anterior y posterior, mientras que en las regiones dorsal y ventral se vuelve más grueso.

La sección longitudinal media de MPCA-Pv-SM 46/9 (Figura 10.M) presenta camelas con forma oblonga y alargada en el área media y posterior del cuerpo vertebral, con un eje mayor orientado anteroposteriormente. Los espacios intertrabeculares del área anterior del cuerpo vertebral presentan formas elípticas y alargadas sin orientación preferencial aparente. A pesar de su pobre preservación, el área dorsal del cótilo muestra una estructura con forma de placa curva concordante a la superficie articular, que se asemeja a la descrita por Woodward y Lehman (2009). La región media exhibe hueso

denso endosteal pobremente neumatizado dispuesto de manera vertical, que separa los espacios intertrabeculares de la porción anterior de los presentes en la porción posterior (Figura 10.M, sombreado azul). El arco neural posee tejido camelado desde el área media hasta su extremo posterior, representado por un solo espacio intertrabecular alargado. Dicho espacio está conformado por camelas compuestas y se comunica con el exterior del elemento en el área medioventral y posterodorsal. El extremo anterior del arco neural es aneumático. Varias camelas corticales del cuerpo vertebral, situadas en el área posterodorsal y a lo largo de la región ventral del elemento; también se comunican directamente con el exterior de la vértebra. Debido al pobre estado de preservación del elemento, el tejido cortical es más apreciable en la región del cóndilo que en la del cótilo.

La región posterior de la sección longitudinal derecha realizada en MPCA-Pv-SM 46/9 (Figura 10.N) posee camelas con formas que van desde rectangulares a oblongas, cuyos ejes mayores se hallan orientados anteroposteriormente. La región anterior de la sección posee camelas de contorno irregular y tamaño variable. Las camelas de la región dorsal poseen mayores dimensiones que las de la región ventral. El arco neural también se halla neumatizado. Las trabéculas del área posterior y anterodorsal son del mismo espesor, mientras que las presentes en el área anteroventral son más gruesas. El tejido trabecular del área media del cuerpo vertebral es de mayor espesor que el presente en las porciones anterior y posterior (Figura 10.N, sombreado azul). El tejido cortical de las superficies dorsal y ventral es más grueso que el presente en las superficies anterior y posterior.

En el caso de MPCA-Pv-SM 605 (Figura 10.Ñ), las pocas trabéculas que posee convergen en ángulos de aproximadamente 90°. El tejido cortical, que es interrumpido sólo en el área ventral, es de espesor constante en la sección transversal (Figura 10.O) pero con un límite dorsal más delgado en la sección longitudinal (Figura 10.P). El mismo es grueso en proporción a las dimensiones totales del elemento.

En todas las vértebras caudales anteriores (observables en MPCA-Pv-SM 161 y MPCA-Pv-SM 49 y por medio de las tomografías computarizadas en MPCA-Pv-SM 47) se puede observar que las vías de invasión del sistema neumático en el centro vertebral comprenden forámenes en la región lateral, ventral y dorsal, hallándose en esta última asociados al canal neural (Figura 10.A). En las vértebras caudales medias, el tejido cortical de las áreas laterales del centro vertebral carece de forámenes neumáticos, hallándose las únicas vías de ingreso del sistema neumático en el cuerpo en las áreas ventral y dorsal (Figura 10.B). Finalmente, para las vértebras caudales distales (visible sólo en MPCA-Pv-SM 605) la única vía de ingreso del sistema neumático en el centro vertebral es a través de un foramen cortical ventral (Figura 10.C).

Por otro lado, la NPC puede ser testada cuantitativamente a través de una variable denominada proporción del espacio aéreo (PEA), expresada como valor decimal, de 0 a 1; o como valor porcentual, de 0% a 100% (Wedel, 2005). Para los elementos MPCA-Pv-SM 46/9 y MPCA-Pv-SM 47 se seleccionaron tres secciones tomográficas transversales y tres longitudinales, mientras que para la vértebra MPCA-Pv-SM 605 sólo se seleccionó una sección tomográfica para cada tipo de orientación. Los resultados de dicho análisis en los ejemplares de *R. muniozi* aquí estudiados, detallados en la Tabla 4, muestran que para las vértebras MPCA-Pv-SM 46/9 y MPCA-Pv-SM 47 los valores máximo y mínimo de las secciones transversales son mayores que los de las longitudinales. Además, el valor promedio (en MPCA-Pv-SM 46/9 y MPCA-

Pv-SM 47) e individual (en MPCA-Pv-SM 605) de las secciones transversales son mayores que el valor promedio e individual de las secciones longitudinales para cada uno de sus respectivos elementos. La mayor diferencia de promedios entre secciones ocurre en la vértebra MPCA-Pv-SM 47, con un valor de 0.0440 (4.40%). En las dos restantes, la diferencia entre los valores promedio es de 0.0425 (4.25%) para MPCA-Pv-SM 46/9 y 0.0195 (1.95%) para MPCA-Pv-SM 605.

Finalmente, MPCA-Pv-SM 47 posee el mayor valor final de PEA de los tres elementos, es decir 0.6569 (65.69%); mientras que MPCA-Pv-SM 605 comprende el de menor valor, a saber 0.4854 (48.54%). El valor final de PEA para MPCA-Pv-SM 46/9 es de 0.5348 (53.48%).

Tabla 4 – Resultados del análisis de proporción del espacio aéreo desarrollado en las vértebras MPCA-Pv-SM 46/9, MPCA-Pv-SM 47 y MPCA-Pv-SM 605. Los valores en negrita comprenden los promedios, mientras que los valores en rojo y verde corresponden al valor mínimo y máximo respectivamente de cada sección del elemento que representan. $\Delta\mu_{T-L}$: Diferencia de valores promedio de cada tipo de orientación de sección.

Número de colección	Tipo de valor	Sección transversal				Sección longitudinal				$\Delta\mu_{T-L}$
		Anterior	Media	Posterior	μ	Lat Izq	Medial	Lat Der	μ	
MPCA-Pv 47	decimal	0.7187	0.6926	0.6254	0.6789	0.6621	0.5970	0.6456	0.6349	0.0440
	porcentual	71.87%	69.26%	62.54%	67.89%	66.21%	59.70%	64.56%	63.49%	4.40%
MPCA-Pv 46/9	decimal	0.5745	0.5735	0.5202	0.5560	0.5635	0.5120	0.4651	0.5135	0.0425
	porcentual	57.45%	57.35%	52.02%	55.60%	56.35%	51.20%	46.51%	51.35%	4.25%
MPCA-Pv 605	decimal		0.4951				0.4756			0.0195
	porcentual		49.51%				47.56%			1.95%

5. Discusión

5.1 Aspectos de la asignación taxonómica

Las vértebras estudiadas en el presente trabajo final de grado comprenden elementos caudales del material holotipo y referidos a *R. muniozi*, asignados previamente a partir de los siguientes caracteres diagnósticos: presencia de una amplia fosa ventral dividida por un delgado septo longitudinal y una articulación posterior notablemente deprimida y extendida ventralmente de manera anterior (Salgado y Azpilicueta, 2000; García y Salgado, 2013). Entre estos materiales existen cuatro vértebras: MPCA-Pv-SM 161, MPCA-Pv-SM 313, MPCA-Pv-SM 311 y MPCA-Pv-SM 312; que no han sido identificadas taxonómicamente. Sin embargo, la presencia de los caracteres diagnósticos mencionados anteriormente permitió su asignación a dicha especie en el contexto de este trabajo final de grado.

5.2 Correlatos histológicos de NPC u otros tejidos blandos

La presente tesina de licenciatura exhibe un análisis detallado de las primeras secciones paleohistológicas efectuadas en especímenes asignados a *R. muniozi*. El análisis de las muestras aquí estudiadas, en este caso vértebras caudales, permitió reconocer la presencia de varias ocurrencias de fibras extrínsecas. Todas ellas se preservaron sobre tejido primario del área cortical de los elementos MPCA-Pv-SM 311, MPCA-Pv-SM 56/1 y MPCA-Pv-SM 161, y del área endosteal en el caso de MPCA-Pv-SM 313. Estas fibras se caracterizan por ser visibles a partir de una magnificación mínima de 4x y ser obliteradas por las osteonas secundarias, en los casos en los que se hallan presentes. Además, las correspondientes a las vértebras MPCA-Pv-SM 311 y MPCA-Pv-SM 56/1 presentan birrefringencia a lo largo de toda su longitud o parte de ella, mientras que en MPCA-Pv-SM 161 y MPCA-Pv-SM 313 son monorrefringentes. Probablemente, esto se deba a alteraciones diagenéticas sufridas en el elemento, o bien a la densidad de las fibras extrínsecas. Estas características se ajustan mejor a lo descrito previamente como fibras de Sharpey, asociadas a inserciones musculares o tendinosas (Figura 11.A).

Otra estructura de naturaleza extrínseca se identificó en una trabécula ubicada en la sección histológica ventral del elemento MPCA-Pv-SM 312. Dicha trabécula está compuesta por tejido pseudolamelar y delimita la porción ventral de una cámara interna. La estructura se compone de delgadas fibras visibles a partir de magnificaciones iguales a 20x, pero que se distinguen claramente a partir de magnificaciones de 40x. Las mismas presentan un arreglo caótico en el área más cercana a la cavidad y una disposición casi paralela entre sí, pero oblicua respecto a las lagunas de osteocitos en las situadas hacia el centro de la trabécula (Figura 11.B). Las mismas recuerdan a las estructuras reconocidas por Aranciaga Rolando et al. (2020) en la vértebra caudal de *A. libertatem* (Figura 11.C) por ser monorrefringentes y presentar fibras de orientación paralela. Estas estructuras se diferencian de las fibras de Sharpey por su reducido tamaño y la inherente necesidad de observarse con un mayor número de magnificaciones (son visibles a partir de 20x y 40x magnificaciones). La importancia de

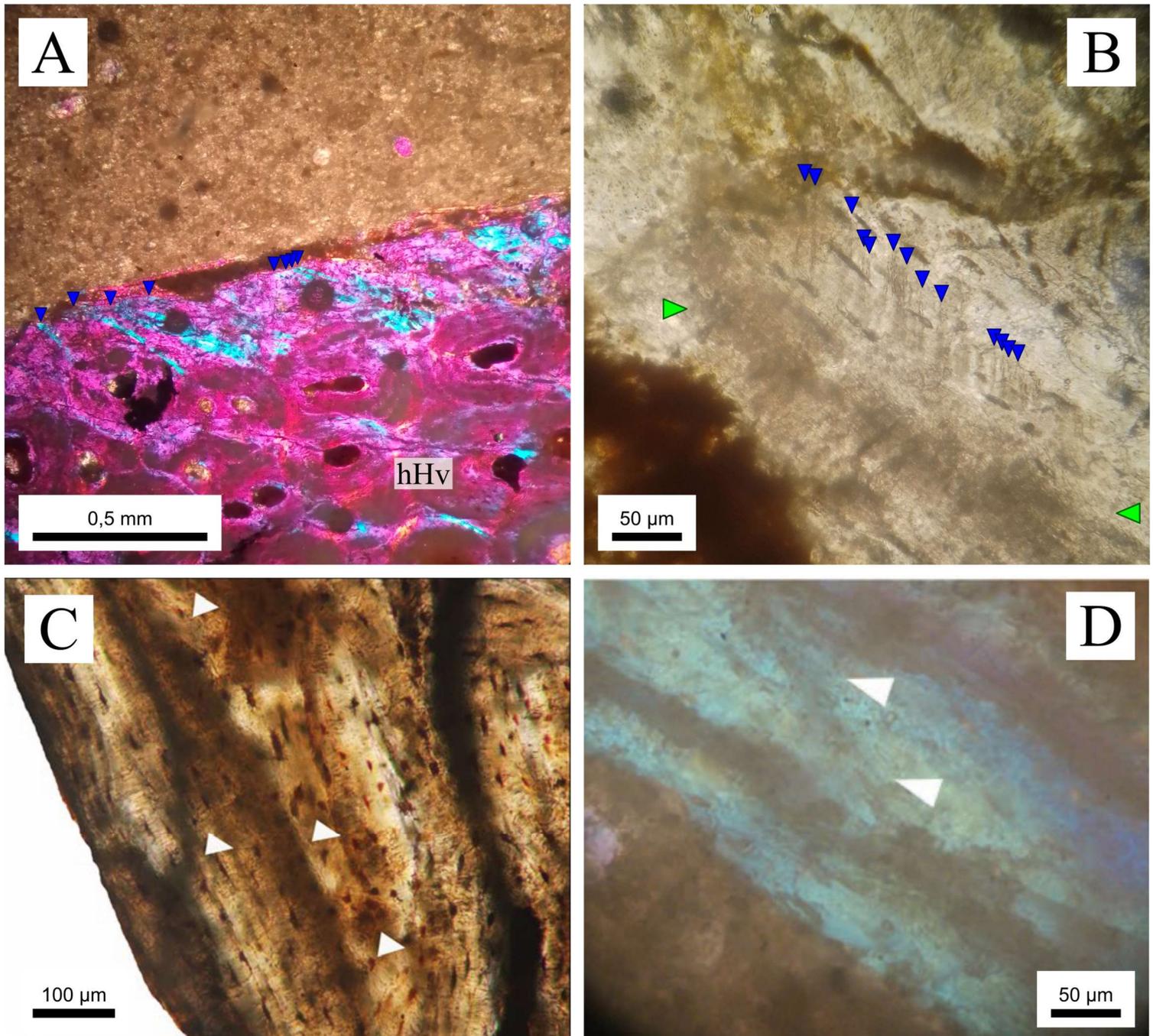


Figura 11 – Fotografías de las fibras extrínsecas halladas en este trabajo y ejemplos extraídos de Aranciaga Rolando et al. (2020) y Aureliano et al. (2023). **A:** Fibras de Sharpey (flechas azules) presentes en el tejido primario cortical de **MPCA-Pv-SM 311**. Nótese su birrefringencia y el cómo se ven interrumpidas por las osteonas secundarias del tejido Haversiano (hHv). **B:** Posible ocurrencia de tejido neumosteal en la vértebra **MPCA-Pv-SM 312**. Las flechas azules indican las fibras ubicadas más hacia el centro de la trabécula, que se hallan paralelas entre sí y orientadas de manera oblicua respecto de las lagunas de osteocitos. El área por debajo de las estructuras mencionadas previamente comprende la sección más próxima a la cavidad, cuyas fibras expresan un arreglo caótico (flechas verdes). **C:** Tejido neumosteal (flechas blancas) presente en un canal sub-vertical de una vértebra caudal de *A. libertatem*. Tomado y editado de Aranciaga Rolando et al. (2020). **D:** Tejido neumosteal (flechas blancas) presente en una trabécula secundaria ubicada en una vértebra caudal de un megaraptorido indeterminado.

este hallazgo radica en el hecho de que representa el primer registro de tejido neumosteal en una vértebra caudal de un saurópodo titanosaurio (véase la tabla 5).

Como se ha planteado previamente, el tejido neumosteal comprende un correlato histológico de la NPC. De este modo, es esperable que los organismos que carecen de ella no presenten dicho tejido. Sin embargo, hasta la fecha sólo en un trabajo se ha testeado esta hipótesis al muestrear organismos aneumáticos, *i.e.* mamíferos y un aligatorioideo; que resultó en la ausencia del mencionado tejido (Lambertz et al., 2018). Esto representa evidencia suficiente para afirmar que la ausencia de NPC es acompañada por la ausencia del tejido neumosteal. En contraste, si la ausencia de tejido neumosteal representara la ausencia de NPC, la escasa o nula presencia de este tejido en los elementos estudiados en el presente trabajo podría sugerir que este taxón poseía bajos niveles de NPC o ninguno. Lambertz et al. (2018) hallaron que para el caso de un ave paseriforme actual (*Turdus merula*), que presenta altos niveles de NPC, el neumosteón no estaba presente. Sin embargo, explican que esto se debe probablemente a que el pequeño tamaño de dicha especie obvie la necesidad de modelado óseo y resulte en la ausencia de trabéculas secundarias. El taxón estudiado en el marco de la presente tesis de grado poseía, al igual que otros dinosaurios saurópodos, elevados niveles de modelación ósea producto de la diferencia existente entre el tamaño de los ejemplares juveniles y adultos (Sander et al., 2011; Curry Rogers et al., 2016), por lo que tal explicación no sería aplicable. A esto se le puede añadir el hecho de que *R. muniozi* ha sido descrito como hiperneumático, *i.e.* la NPC se extiende a hasta los últimos elementos de la serie caudal y está presente en ambas cinturas apendiculares; y, por lo tanto, presenta altos niveles de NPC (Cerdeja et al., 2012; Zurriaguz y Cerdeja, 2017). Esto se corresponde con los resultados obtenidos de las secciones tomográficas descritas en la sección anterior, y del cálculo de la proporción del espacio aéreo (PEA), discutido más adelante; de las vértebras aquí estudiadas. Las secciones tomográficas evidencian que el tipo de estructura interna de los elementos (*i.e.* tejido camelado y cámaras) se corresponde a un alto desarrollo de la NPC y que la misma se extiende hasta las vértebras caudales más posteriores. Los resultados del análisis de PEA expresan que al menos la mitad del área de las vértebras caudales se hallaba neummatizada. Estos resultados comprenden evidencia adicional a la hipótesis de que la ausencia de neumosteón no debe ser considerada un indicador de ausencia de NPC, y la ausencia de dicho tejido en la mayoría de elementos aquí estudiados es explicada de otra manera.

Una posible explicación para la ausencia de este tejido en la mayoría de los elementos estudiados en este trabajo podría relacionarse con el área de la que se obtuvo cada muestra. En trabajos anteriores, el neumosteón ha sido reconocido en la superficie de fosas externas, en la superficie de láminas, superficies de cavidades internas y en las trabéculas del tejido camelado interno (Tablas 1 y 2). A pesar de ello, las secciones realizadas en este trabajo comprenden una o más de estas estructuras, por lo que se descarta la posibilidad de que no se ha hallado debido a la selección de áreas muestreadas. Otra explicación para la ausencia de este tejido en la mayoría de los elementos estudiados en el presente trabajo es que el mismo fue obliterado producto de la diagénesis, hecho que sugiere un bajo potencial de preservación. Respecto de esta posibilidad, Aureliano et al. (2020) plantearon que el tejido neumosteal es destruido de forma previa a la completa obliteración de las trabéculas en un escenario diagenético destructivo, por lo que se requiere cautela en la selección de materiales relevantes para el muestreo. Esta afirmación toma sentido cuando se considera que el tejido neumosteal está constituido por delicadas fibras.

Tabla 5 – Totalidad de taxones muestreados en estudios referentes al tejido neumosteal, incluido el presente trabajo. Se especifican los taxones y elementos muestreados, así como si dicho taxón posee neumaticidad postcranial. Las muestras obtenidas del cráneo provienen de áreas relacionadas con la neumaticidad craneal (Lambertz et al., 2018). *¹ Como se limita al área cervical y a los arcos neurales de la región dorsosacra para este grupo (Fabbri et al., 2022), puede que la tibia mostrada sea aneumática.

Publicación	Taxón	NPC	Elemento	Neumosteon
Lambertz et al. (2018)	† <i>Europasaurus holgeri</i>	Posee	Arco neural cervical aislado	Presente
	† <i>Diplodocus</i> sp.	Posee	Vértebra cervical posterior	Presente
			Vértebra caudal anterior	Presente
	<i>Struthio camelus</i>	Posee	Vértebra cervical	Presente
	† <i>Diornis</i> sp.	Posee	Esternón	Presente
	<i>Buteo buteo</i>	Posee	Vertebra cervical	Presente
			Fémur	Presente
	<i>Ardea cinerea</i>	Posee	Vértebra cervical	Presente
	<i>Buceros rhinoceros</i>	Posee	Cráneo, Premaxila	Presente
	<i>Turdus merula</i>	Posee	Vértebra	Ausente
	<i>Caiman crocodilus</i>	No posee	Cráneo	Ausente
	† <i>Bos primigenius</i>	No posee	Hueso del cráneo	Ausente
† <i>Coelodonta antitquitatis</i>	No posee	Hueso del cráneo	Ausente	
† <i>Mammuthus primigenius</i>	No posee	Hueso del cráneo	Ausente	
Aureliano et al. (2019)	† <i>Uberabatitan ribeiroi</i>	Posee	Vértebra cervical posterior	Presente
Aranciaga Rolando et al. (2020)	† <i>Aoniraptor libertatem</i>	Posee	Vértebra caudal	Presente
			Arco hemal	Presente
Aureliano et al. (2021)	† <i>Ibirania parva</i>	Posee	Vértebra dorsal	Presente
Brum et. al. (2022)	† <i>Austroposeidon magnificus</i>	Posee	Costilla cervical	Presente
			Costilla dorsal	Ausente
	† <i>Giraffatitan brancai</i>	Posee	Costilla dorsal	Ausente
			Arco hemal	Ausente
	† <i>Maxakalisaurus topai</i>	Posee	Costilla dorsal	Ausente
Arco hemal	Ausente			
Aureliano et al. (2023)	† <i>Anhangueridae</i> indet.	Posee	Ulna	Ausente
	† <i>Spinosauridae</i> indet.	Posee* ¹	Tibia	Ausente
	† <i>Megaraptora</i> indet.	Posee	Vértebra caudal anterior	Presente
	† <i>Arrudatitan maximus</i>	Posee	Vértebra dorsal	Ausente
Este trabajo	† <i>Rocasaurus muniozi</i>	Posee	Vértebra caudal anterior (MPCA-Pv-SM 161)	Ausente
			Vértebra caudal anterior (MPCA-Pv 49)	Ausente
			Vértebra caudal anterior (MPCA-Pv-SM 313)	Ausente
			Vértebra caudal media (MPCA-Pv-SM 312)	Presente
			Vértebra caudal posterior (MPCA-Pv-SM 311)	Ausente
			Vértebra caudal posterior (MPCA-Pv 56/1)	Ausente

Como se discutió anteriormente, las muestras de *R. muniozi* dan cuenta de especímenes hiperneumáticos. Entre los materiales examinados aquí, el ejemplar MPCA-Pv-SM 56/1 es una vértebra caudal distal que preservó la mitad posterior del cuerpo vertebral. La fractura natural permite ver que el interior del elemento presenta una gran cavidad interna dividida por un delgado septo óseo. La particularidad de esta muestra es que, a pesar de no haber preservado tejido neumosteal, a nivel histológico conservó un amplio foramen revestido por tejido lamelar. Dicha estructura es interpretada aquí como un foramen neumático que habría sido una vía de conexión entre las cavidades internas de la vértebra y el sistema neumático circundante. Así, las muestras descriptas a pesar de dar múltiples indicios de neumaticidad, el único caso que es interpretado como tejido neumosteal es el del espécimen MPCA-Pv-SM 312.

5.3 Correlatos osteológicos de NPC

La NPC comprende la invasión de elementos óseos por parte de los divertículos neumáticos que se introducen en el esqueleto a través de forámenes comunicados directamente con cavidades internas como cámaras o camelas (O'Connor, 2006; Wedel, 2006). Otros correlatos osteológicos que pueden estar relacionados con la presencia de NPC en organismos fósiles son las láminas neurales, fosas corticales (Wilson, 1999; 2012; Wilson et al., 2011) y la textura de dichas estructuras (Britt, 1993).

Respecto de la estructura interna de los elementos analizados, las vértebras correspondientes al sector anterior y medio de la serie caudal (MPCA-Pv-SM 161, MPCA-Pv-SM 46/9, MPCA-Pv-SM 47, MPCA-Pv-SM 49, MPCA-Pv-SM 311 y MPCA-Pv-SM 312) denotan una estructura interna de tipo tejido camelado tanto en el cuerpo vertebral como en el arco neural (de las que lo preservan), mientras que las vértebras correspondientes a la región posterior (MPCA-Pv-SM 56/1 y MPCA-Pv-SM 605) poseen una única cámara que se extiende a lo largo de toda la longitud del centro y está subdividida en dos o tres secciones. Por lo tanto, la serie caudal se halla regionalizada según el tipo de estructura interna de los elementos en una sección anterior, compuesta por tejido camelado presente en las vértebras caudales anteriores y medias; y una posterior, que desarrolla, posiblemente, una o varias sub-cámaras a lo largo de la serie caudal posterior.

Las secciones longitudinales de los elementos estudiados mediante tomografía computada muestran que los espacios aéreos, principalmente de las áreas media y posterior, suelen poseer un eje mayor orientado anteroposteriormente. Esto concuerda con las descripciones previas de la presencia de NPC en vértebras caudales del mismo taxón (Zurriaguz y Cerda, 2017).

5.4 Proporción del espacio aéreo

La morfología general de los elementos y de los espacios aéreos internos podrían condicionar los valores de la proporción del espacio aéreo de acuerdo a los planos seleccionados para hacer el estudio cuantitativo. El cálculo de PEA muestra que, para las tres vértebras analizadas, las secciones transversales presentan un valor levemente más alto que las longitudinales. Aun así, dicha diferencia varía entre 0.02-0.04 en valor

decimal (o un 2-4% en valor porcentual), por lo que se considera que es despreciable. Así, no existen diferencias significativas entre el tipo de orientación de sección a la hora de desarrollar un análisis de cálculo de PEA.

Los resultados obtenidos en el marco del presente trabajo final de licenciatura se compararon con aquellos presentados por Zurriaguz y Cerda (2017) para evaluar la robustez del método empleado y considerar la posibilidad de que los resultados se vean afectados por algún tipo de sesgo. Además, la comparación es particularmente útil debido a que dichos autores analizaron el mismo taxón y en el mismo tipo de elementos, *i.e.* una vértebra caudal anterior, una vértebra caudal media y una vértebra caudal posterior; a diferencia de que sólo emplearon secciones transversales. Al comparar los resultados obtenidos entre dicho trabajo y el presente, los valores individuales entre secciones análogas de elementos análogos, *i.e.* sección transversal anterior para la vértebra caudal media en Zurriaguz y Cerda (2017) vs. sección transversal anterior para la vértebra caudal media en el presente trabajo; difieren en varios casos, mientras que los valores promedios resultantes son similares (Tabla 6).

La diferencia de valores promedio entre ambos trabajos es de aproximadamente 0.02 (o 2% en valor porcentual) para la vértebra caudal anterior MPCA-Pv-SM 47, de aproximadamente 0.04 (o 4% en valor porcentual) para las vértebras caudales medias y de aproximadamente 0.07 (o 7% en valor porcentual) para las vértebras caudales posteriores. Así, los resultados obtenidos son independientes de la orientación del plano de sección, la calidad de las tomografías y su procesamiento gráfico.

5.5 Inferencias paleobiológicas

En la mayoría de las muestras analizadas histológicamente el tejido óseo compacto se halla compuesto principalmente por hueso Haversiano denso, típica característica de la histología ósea de los titanosaurios (*e.g.* Company, 2011; García et al., 2015; González et al., 2020; Windholz et al., 2023), producto de un alto nivel de remodelación ósea. El único elemento en el que esto no se cumple es MPCA-Pv-SM 313, que corresponde a una vértebra caudal anterior, cuyo tejido óseo se compone de hueso primario altamente vascularizado. Se ha planteado que el tejido primario altamente vascularizado representa una etapa temprana de crecimiento y que la remodelación ósea tiene un origen temprano y se desarrolla a lo largo de toda la serie ontogenética (Klein y Sander, 2008; Mitchell y Sander, 2014; Curry Rogers et al., 2016;

Tabla 6 – Tabla comparativa entre los resultados del cálculo de la proporción del espacio aéreo de Zurriaguz y Cerda (2017) y el presente trabajo. A fin de tener un criterio de comparación válido, sólo se expresan los valores de este trabajo correspondientes a las secciones transversales. Los valores en negrita corresponden a los valores promedio.

Trabajo	Datos	Vértebra caudal anterior			Vértebra caudal media			Vértebra caudal posterior	
		Máximo	Mínimo	μ	Máximo	Mínimo	μ	Valor único	μ
Zurriaguz y Cerda (2017)	Elemento	MPCA-Pv 47			MPCA-Pv 57			MPCA-Pv 56	
	decimal	0.68	0.60	0.64	0.70	0.48	0.5775	0.42	
	porcentual	68%	60%	64%	70%	48%	57.75%	42%	
Este trabajo	Elemento	MPCA-Pv 47			MPCA-Pv 46/9			MPCA-Pv 605	
	decimal	0.7187	0.6254	0.6569	0.5745	0.5202	0.5348	0.4951	0.4854
	porcentual	71.87%	62.54%	65.69%	57.45%	52.02%	53.48%	49.51%	48.54%

Mitchell et al., 2017). A partir del planteamiento anterior, se infiere que MPCA-Pv-SM 313 representa un individuo en un estadio ontogenético más temprano respecto de los demás elementos.

Las fibras de Sharpey encontradas en los elementos MPCA-Pv-SM 311 y

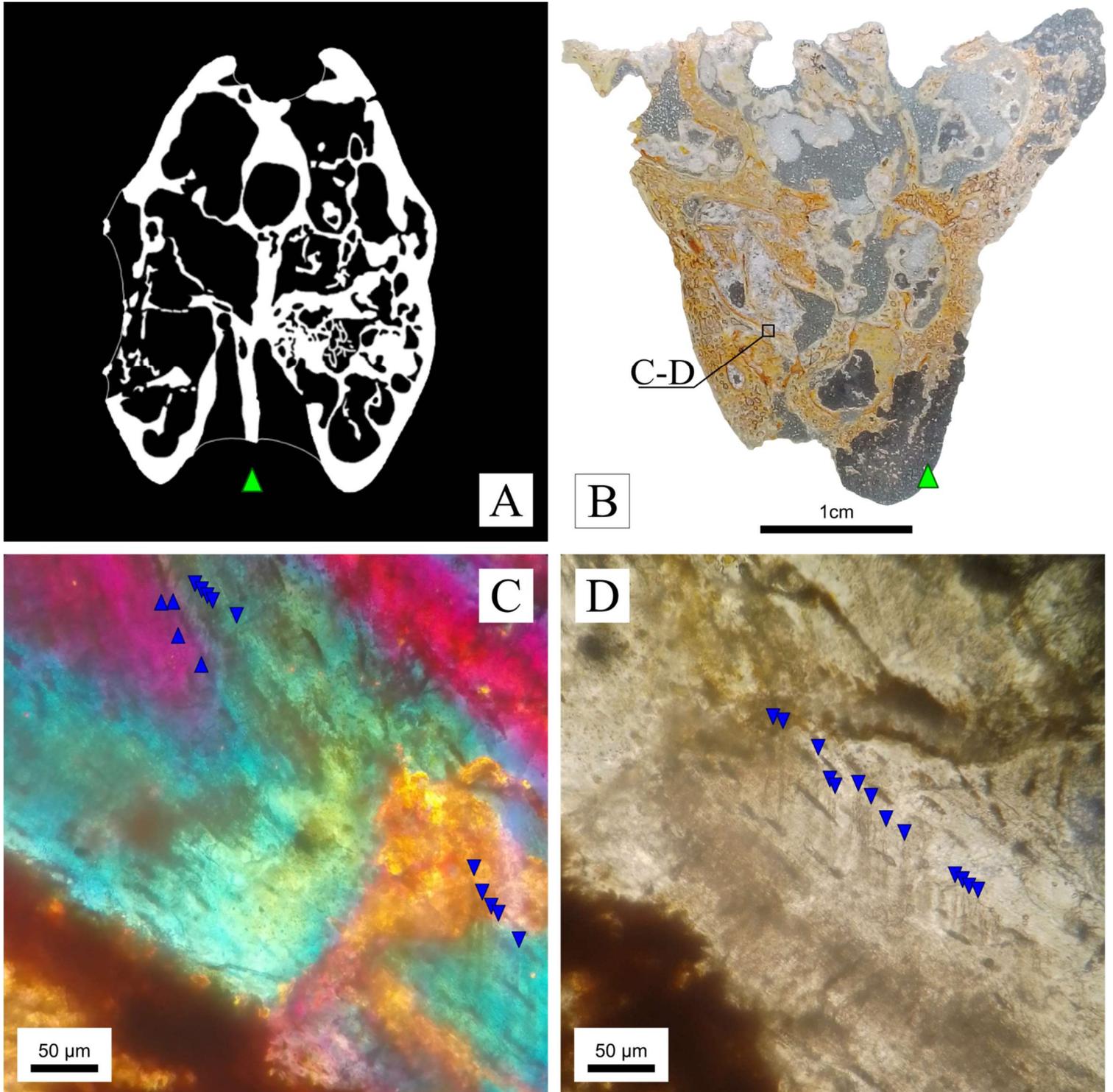


Figura 12 – Fotografías de las fibras extrínsecas halladas en la cercanía a la fosa ventral. **A:** Sección tomográfica transversal media de la vértebra MPCA-Pv-SM 46/9, empleada aquí para ilustrar el área aproximada que representa la sección histológica ventral de la vértebra MPCA-Pv-SM 312. **B:** Sección histológica ventral de la vértebra MPCA-Pv-SM 312. **C y D:** Tejido neumosteal (flechas azules) encontrados en el elemento. La flecha verde en A y B indica el área de la fosa ventral.

MPCA-Pv-SM 56/1, que comprenden secciones histológicas del centro vertebral, se identificaron únicamente sobre las superficies laterales de los elementos, mientras que no fueron reconocidas sobre la superficie cortical correspondiente a la fosa ventral. Estas estructuras (*i.e.* fibras de Sharpey) podrían indicar sitios de anclaje para algún tipo de tejido muscular (*e.g.* el tejido muscular caudal hipaxial) cuya distribución comprende las superficies laterales de los cuerpos vertebrales y las superficies ventrales de los procesos transversos (Ibiricu et al., 2014; Díez Díaz et al., 2020). La presencia de forámenes neumáticos que comunican la fosa ventral con cavidades internas brinda apoyo a esta observación, ya que el epitelio que delimita los divertículos neumáticos no se fija a la superficie del elemento óseo mediante fibras de Sharpey, sino que se ha planteado que lo hace a través de estructuras fibrilares más delicadas, *i.e.* el tejido neumosteal (Lambertz et al., 2018). A pesar de la baja posibilidad de preservación del tejido neumosteal, en el presente trabajo se destaca la primera ocurrencia del mismo en una cavidad interna de una vértebra caudal de un saurópodo cercana a la fosa ventral (Figura 12) (Aureliano et al., 2020). Estudios futuros, en especial de ejemplares actuales que exhiban de manera inequívoca la asociación entre el sistema neumático y los tejidos óseos, son necesarios a fin de establecer una base descriptiva más sólida para su identificación.

6. Conclusiones

El presente trabajo final de licenciatura exhibe las primeras secciones histológicas realizadas para *R. muniozi*. Entre ellas, la vértebra caudal media MPCA-Pv-SM 312 presenta el primer registro de tejido neumosteal en una vértebra caudal de un dinosaurio titanosaurio. Dicha ocurrencia está asociada a una trabécula endosteal (cavidad interna) con un patrón interno de tipo camelado. Sin embargo, se destaca la ausencia de neumosteón en las fosas de la región cortical de las vértebras (i.e. en fosas externas). Además, tanto los especímenes aquí examinados como las ocurrencias en la literatura, muestran una diferencia significativa en el desarrollo de neumosteón entre la configuración interna de tipo camelado y camerado. Dicho de otra manera, la estructura histológica predomina en un patrón interno camelado.

El pobre registro de las delicadas fibras del tejido neumosteal denota su bajo potencial de preservación. Sin embargo, el elevado nivel de neumaticidad postcraneal (NPC) en el taxón analizado muestra que la ausencia de neumosteón no debe ser considerada necesariamente un indicador de ausencia de NPC. Por el contrario, la presencia de la estructura histológica es diagnóstica de dicha característica.

En lo referido a la anatomía interna, la NPC de la serie caudal se halla regionalizada en dos partes: una comprende las vértebras caudales anteriores y medias, compuestas por tejido camelado; y la otra comprende las vértebras caudales posteriores que presentan una o varias sub-cámaras.

El análisis de proporción del espacio aéreo (PEA) expresa que, para el caso de los elementos aquí analizados, la diferencia existente entre los valores obtenidos a partir de secciones transversales y longitudinales es sutil. Es decir, que los valores de PEA pueden ser obtenidos indistintamente tanto en una sección longitudinal, como en una transversal, al menos en la serie caudal de *R. muniozi*. A su vez, los valores de PEA obtenidos para los elementos aquí analizados son similares a los presentados por autores previos.

7. Bibliografía

- Apesteuguía, S., Luzuriaga, J. E. S., Gallina, P. A., Granda, J. T., & Jaramillo, G. A. G. (2020). The first dinosaur remains from the Cretaceous of Ecuador. *Cretaceous Research*, *108*, 104345.
- Aranciaga Rolando, M., Garcia Marsà, J., & Novas, F. (2020). Histology and pneumaticity of *Aoniraptor libertatem* (Dinosauria, Theropoda), an enigmatic mid-sized megaraptoran from Patagonia. *Journal of Anatomy*, *237*(4), 741-756.
- Aranciaga Rolando, A. M., Novas, F. E., Calvo, J. O., Porfiri, J. D., Dos Santos, D. D., & Lamanna, M. C. (2023). Reconstruction of the pectoral girdle and forelimb musculature of Megaraptora (Dinosauria: Theropoda). *The Anatomical Record*, *306*(7), 1804-1823.
- Aureliano, T., Ghilardi, A. M., Silva-Junior, J. C., Martinelli, A. G., Ribeiro, L. C. B., Marinho, T., Fernandes, M. A., Ricardi-Branco, F., & Sander, P. M. (2020). Influence of taphonomy on histological evidence for vertebral pneumaticity in an Upper Cretaceous titanosaur from South America. *Cretaceous Research*, *108*, 104337.
- Aureliano, T., Ghilardi, A. M., Navarro, B. A., Fernandes, M. A., Ricardi-Branco, F., & Wedel, M. J. (2021). Exquisite air sac histological traces in a hyperpneumatized nanoid sauropod dinosaur from South America. *Scientific reports*, *11*(1), 24207.
- Aureliano, T., Ghilardi, A. M., Fernandes, M. A., & Ricardi-Branco, F. S. (2023). Air sac attachments or tendon scars: the distinction between soft tissue traces in archosaur bone. *Zoological Journal of the Linnean Society*, zlac103.
- Bonaparte, J.F. and Powell, J.E. (1980). A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda–Coelurosauria–Carnosauria–Aves). *Mémoires de la Société Géologique de France* 139: 19–28.
- Britt, B. B. (1993). Pneumatic postcranial bones in dinosaurs and other archosaurs. [Disertación doctoral no publicada] Universidad de Calgary.
- Britt, B. B. (1997). Postcranial pneumaticity. In Currie, P. J., & Padian, K. (Eds), *The Encyclopedia of Dinosaurs* (pp. 590–593). Academic Press., San Diego.
- Brum, A. S., Bandeira, K. L., Sayão, J. M., Campos, D. A., & Kellner, A. W. (2022). Microstructure of axial bones of lithostrotian titanosaurs (Neosauropoda: Sauropodomorpha) shows extended fast-growing phase. *Cretaceous Research*, *136*, 105220.
- Carballido, J. L., Otero, A., Mannion, P. D., Salgado, L., & Moreno, A. P. (2022). Titanosauria: a critical reappraisal of its systematics and the relevance of the South American record. In Otero, A., Carballido, J. L., & Pol, D. (Eds.), *South American sauropodomorph dinosaurs: record, diversity and evolution* (pp. 269-298). Cham: Springer International Publishing.
- Cerda, I. A., Salgado, L., & Powell, J. E. (2012). Extreme postcranial pneumaticity in sauropod dinosaurs from South America. *Paläontologische Zeitschrift*, *86*, 441-449.
- Cerda, I. A., Pereyra, M. E., Garrone, M. C., Ponce, D., Navarro, T. G., González, R., Militello, M., Luna, C. A. & 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*.

- Cerda, I. A., Novas, F. E., Carballido, J. L., & Salgado, L. (2022). Osteohistology of the hyperelongate hemispinous processes of *Amargasaurus cazau* (Dinosauria: Sauropoda): Implications for soft tissue reconstruction and functional significance. *Journal of Anatomy*, 240(6), 1005-1019.
- Chinsamy-Turan, A. (2005). *The microstructure of dinosaur bone*. Johns Hopkins University Press.
- Company, J. (2011). Bone histology of the titanosaur *Lirainosaurus astibiae* (Dinosauria: Sauropoda) from the Latest Cretaceous of Spain. *Naturwissenschaften*, 98(1), 67-78.
- Curry Rogers, K. (2005). Titanosauria: a phylogenetic overview. In Curry Rogers, K. A., & Wilson, J. A. (Eds), *The Sauropods: Evolution and paleobiology* (pp. 50-103). Berkeley: University of California Press.
- Curry Rogers, K., Erickson, G. M. (2005) Sauropod Histology: microscopic views on the lives of giants. In Curry Rogers, K. A., & Wilson, J. A. (Eds), *The Sauropods: Evolution and paleobiology* (pp. 303-326). Berkeley: University of California Press.
- Curry Rogers, K., Whitney, M., D'Emic, M., & Bagley, B. (2016). Precocity in a tiny titanosaur from the Cretaceous of Madagascar. *Science*, 352(6284), 450-453.
- Day, J. J., Upchurch, P., Norman, D. B., Gale, A. S., & Powell, H. P. (2002). Sauropod trackways, evolution, and behavior. *Science*, 296(5573), 1659-1659.
- Díez Díaz, V., Demuth, O. E., Schwarz, D., & Mallison, H. (2020). The tail of the Late Jurassic sauropod *Giraffatitan brancai*: Digital reconstruction of its epaxial and hypaxial musculature, and implications for tail biomechanics. *Frontiers in Earth Science*, 8, 160.
- Fabbri, M., Navalón, G., Benson, R. B., Pol, D., O'Connor, J., Bhullar, B. A. S., Erickson, G. M., Norell, M. A., Orkney, A., Lamanna, M. C., Zouhri, S., Becker, J., Emke, A., Dal Sasso, C., Bindellini, G., Maganuco, S., Auditore, M. & Ibrahim, N. (2022). Subaqueous foraging among carnivorous dinosaurs. *Nature*, 603(7903), 852-857.
- Fanti, F., Cau, A., Hassine, M., & Contessi, M. (2013). A new sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of Tunisia with extreme avian-like pneumatization. *Nature Communications*, 4(1), 2080.
- Gallina, P. A., González Riga, B. J., & Ortiz David, L. D. (2022). Time for giants: titanosaurs from the Berriasian–Santonian age. In Otero, A., Carballido, J. L., & Pol, D. (Eds.), *South American sauropodomorph dinosaurs: record, diversity and evolution* (pp. 299-340). Cham: Springer International Publishing.
- García, R. A., & Salgado, L. (2013). The titanosaur sauropods from the late Campanian-early maastrichtian Allen Formation of salitral Moreno, Río Negro, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58(2), 269-284.
- García, R. A., Salgado, L., Fernández, M. S., Cerda, I. A., Carabajal, A. P., Otero, A., Coria, R. A. & Fiorelli, L. E. (2015). Paleobiology of titanosaurs: reproduction, development, histology, pneumaticity, locomotion and neuroanatomy from the South American fossil record. *Ameghiniana*, 52(1), 29-68.
- Gianechini, F. A., & Zurriaguz, V. L. (2021). Vertebral pneumaticity of the paravian theropod *Unenlagia comahuensis*, from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 127, 104925.

- González, R., Cerda, I. A., Filippi, L. S., & Salgado, L. (2020). Early growth dynamics of titanosaur sauropods inferred from bone histology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 537, 109404.
- Ibiricu, L. M., Lamanna, M. C., & Lacovara, K. J. (2014). The influence of caudofemoral musculature on the titanosaurian (Saurischia: Sauropoda) tail skeleton: morphological and phylogenetic implications. *Historical Biology*, 26(4), 454-471.
- Janensch, W. (1947). Pneumatizität bei Wirbeln von Sauropoden und anderen Saurischiern. *Palaeontographica-Supplementbände*, 1-25.
- Klein, N., & Sander, M. (2008). Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, 34(2), 247-263.
- Lambertz, M., Bertozzo, F., & Sander, P. M. (2018). Bone histological correlates for air sacs and their implications for understanding the origin of the dinosaurian respiratory system. *Biology letters*, 14(1), 20170514.
- Mitchell, J., & Sander, P. M. (2014). The three-front model: a developmental explanation of long bone diaphyseal histology of Sauropoda. *Biological Journal of the Linnean Society*, 112(4), 765-781.
- Mitchell, J., Sander, P. M., & Stein, K. (2017). Can secondary osteons be used as ontogenetic indicators in sauropods? Extending the histological ontogenetic stages into senescence. *Paleobiology*, 43(2), 321-342.
- Navarro, B. A., Ghilardi, A. M., Aureliano, T., Díaz, V. D., Bandeira, K. L., Cattaruzzi, A. G., Iori, F. V., Martine, A. M., Carvalho, A. B., Anelli, L. E., Fernandes, M. A. & Zaher, H. (2022). A new nanoid titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Ameghiniana*, 59(5), 317-354.
- O'Connor, P. M. (2006). Postcranial pneumaticity: An evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs. *Journal of morphology*, 267(10), 1199-1226.
- Otero, A., & Pol, D. (2013). Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate paleontology*, 33(5), 1138-1168.
- Otero, A., & Reguero, M. A. (2013). Dinosaurs (Reptilia, Archosauria) at Museo de La Plata, Argentina: annotated catalogue of the type material and Antarctic specimens.
- Otero, A., & Salgado, L. (2015). El registro de Sauropodomorpha (Dinosauria) de la Argentina.
- Pérez-Moreno, A., Salgado, L., Carballido, J. L., Otero, A., & Pol, D. (2024). A new titanosaur from the La Colonia Formation (Campanian-Maastrichtian), Chubut Province, Argentina. *Historical Biology*, 1-20.
- Pol, D., Gomez, K., Holwerda, F. M., Rauhut, O. W., & Carballido, J. L. (2022). Sauropods from the Early Jurassic of South America and the Radiation of Eusauropoda. In Otero, A., Carballido, J. L., & Pol, D. (Eds.), *South American sauropodomorph dinosaurs: record, diversity and evolution* (pp. 131-163). Cham: Springer International Publishing.
- Poropat, S. F., Mannion, P. D., Rigby, S. L., Duncan, R. J., Pentland, A. H., Bevitt, J. J., Sloan, T. & Elliott, D. A. (2023). A nearly complete skull of the sauropod dinosaur *Diamantinasaurus matildae* from the Upper Cretaceous Winton

- Formation of Australia and implications for the early evolution of titanosaurs. *Royal Society Open Science*, 10(4), 221618.
- Powell, J. E. (1992). Osteología de *Saltasaurus Loricatus* (Sauropoda-Titanosauridae) del Cretácico Superior argentino. In Sanz, J. L., & Buscaloni, Á. D. *Los dinosaurios y su entorno biótico: II Curso de Paleontología, 10 a 12 de julio de 1990. Actas* (pp. 165-230). Instituto Juan de Valdés.
- Romer, A. S. (1956). *Osteology of the Reptiles*. Chicago: University of Chicago Press.
- Salgado, L., & Azpilicueta, C. (2000). Un nuevo saltosaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 37(3), 259-264.
- Salgado, L., Apesteguía, S., & Heredia, S. E. (2005). A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous saltosaurine titanosaur from north Patagonia. *Journal of vertebrate Paleontology*, 25(3), 623-634.
- Sander, P. M. (2000). Longbone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. *Paleobiology*, 26(3), 466-488.
- Sander, P. M., Christian, A., Clauss, M., Fechner, R., Gee, C. T., Griebeler, E. M., Gunga, H. C., Hummel, J., Mallison, H., Perry, S. F., Preuschoft, H., Rauhut, O. W. M., Remes, K., Tütken, T., Wings, O. & Witzel, U. (2011). Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews*, 86(1), 117-155.
- Schwarz, D., Frey, E., & Meyer, C. A. (2007). Pneumaticity and soft-tissue reconstructions in the neck of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52(1).
- Dos Santos, V. F., Lockley, M. G., Meyer, C. A., Carvalho, J., Galopim, A. M. & Moratalla, J. J. (1994). A new sauropod tracksite from the Middle Jurassic of Portugal. *GAIÁ: revista de geociências*, (10), 5.
- Santucci, R. M., & Filippi, L. S. (2022). Last titans: titanosaurs from the Campanian–Maastrichtian age. In Otero, A., Carballido, J. L., & Pol, D. (Eds.), *South American sauropodomorph dinosaurs: record, diversity and evolution* (pp. 341-391). Cham: Springer International Publishing.
- Upchurch, P., Barrett, P. M., & Dodson, P. (2004). Sauropoda. 259–322. *The Dinosauria. Second edition*. University of California Press, Berkeley, CA.
- Wilson, J. A. (1999). A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of vertebrate Paleontology*, 19(4), 639-653.
- Wilson, J. A., & Carrano, M. T. (1999). Titanosaurs and the origin of “wide-gauge” trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology*, 25(2), 252-267.
- Wilson, J. A. (2012). New vertebral laminae and patterns of serial variation in vertebral laminae of sauropod dinosaurs.
- Wilson, J. A., & Carrano, M. T. (1999). Titanosaurs and the origin of “wide-gauge” trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology*, 25(2), 252-267.
- Wilson, J. A., & Upchurch, P. (2003). A revision of *Titanosaurus* Lydekker (Dinosauria-Sauropoda), the first dinosaur genus with a ‘Gondwanan’ distribution. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1(3), 125-160.

- Wilson, J. A., D'Emic, M. D., Ikejiri, T., Moacdieh, E. M., & Whitlock, J. A. (2011). A nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *PLoS One*, 6(2), e17114.
- Windholz, G. J., Coria, R. A., & Zurriaguz, V. L. (2020). Vertebral pneumatic structures in the Early Cretaceous sauropod dinosaur *Pilmatueia faundezi* from northwestern Patagonia, Argentina. *Lethaia*, 53(3), 369-381.
- Windholz, G. J., Coria, R. A., Bellardini, F., Baiano, M. A., Pino, D. A., Ortega, F., & Currie, P. (2022). On a dicraeosaurid specimen from the Mulichinco Formation (Valanginian, Neuquén Basin) of Argentina and phylogenetic relationships of the South American dicraeosaurids (Sauropoda, Diplodocoidea).
- Windholz, G. J., González, R., Cerda, I. A., Bellardini, F., Silva, J. C. G., Marinho, T. S., Ribeiro, L. C. B. & Martinelli, A. G. (2023). Osteohistology of *Uberabatitan ribeiroi* (Dinosauria, Sauropoda) provides insight into the life history of titanosaurs. *Historical Biology*, 1-11.
- Witmer, L. M. (2001). Nostril position in dinosaurs and other vertebrates and its significance for nasal function. *Science*, 293(5531), 850-853.
- Wedel, M. J. (2001). *The evolution of vertebral pneumaticity in the Sauropoda* (Doctoral dissertation, University of Oklahoma).
- Wedel, M. J. (2003a). The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(2), 344-357.
- Wedel, M. J. (2003b). Vertebral pneumaticity, air sacs, and the physiology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, 29(2), 243-255.
- Wedel, M. J. (2005). Postcranial skeletal pneumaticity in sauropods and its implications for mass estimates. *The sauropods: evolution and paleobiology*, 201, 228.
- Wedel, M. J. (2006). Origin of postcranial skeletal pneumaticity in dinosaurs. *Integrative Zoology*, 1(2), 80-85.
- Wedel, M. J. (2009). Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 311(8), 611-628.
- Wedel, M.J., R.L. Cifelli, and R.K. Sanders. (2000). Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontologica Polonica* 45: 343–388.
- Woodward, H. N., & Lehman, T. M. (2009). Bone histology and microanatomy of *Alamosaurus sanjuanensis* (Sauropoda: Titanosauria) from the maastrichtian of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3), 807-821.
- Zurriaguz, V., & Powell, J. (2015). New contributions to the presacral osteology of *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda, Titanosauria) from the Upper Cretaceous of northern Argentina. *Cretaceous Research*, 54, 283-300.
- Zurriaguz, V. L., & Cerda, I. A. (2017). Caudal pneumaticity in derived titanosaurs (Dinosauria: Sauropoda). *Cretaceous Research*, 73, 14-24.
- Zurriaguz, V., Martinelli, A., Rougier, G. W., & Ezcurra, M. D. (2017). A saltosaurine titanosaur (Sauropoda: Titanosauriformes) from the Angostura Colorada Formation (upper Campanian, Cretaceous) of northwestern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 75, 101-114.