

Análisis comparativo de la microestructura ósea y paleohistología en diferentes secciones de la columna vertebral de un plesiosaurio (elamosáurido) del Cretácico Superior de Antártida



Trabajo final de la Licenciatura en Paleontología (UNRN 2019)

Luis Marcial Garat

Universidad Nacional de Río Negro, EEUU 750, R8332EXZ,
General Roca, Río Negro, Argentina

Directora: Marianella Talevi

Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología CONICET - Universidad Nacional de Río Negro, Av. Roca 1242, R8332EXZ, General Roca, Río Negro, Argentina.

Co-director: José Patricio O'Gorman

División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n., B1900FWA, La Plata, Argentina. CONICET.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero expresar mi gratitud hacia mis directores. A la Dra. Marianella Talevi, por su paciencia, tenacidad y dedicación en la dirección de este trabajo, el cual no vería la luz sin su apoyo. Al Dr. Patricio José O’Gorman, por sus aportes y sugerencias que han ayudado a mejorar el manuscrito. También deseo agradecer al Dr. Ignacio Alejandro Cerda por compartir su tiempo e instruirme en esta disciplina que he aprendido a amar.

A mi madre por su apoyo incondicional y su eterno cariño. A mis amigos y compañeros de la Y.I.K.G.A. a quienes considero mi segunda familia.

Por último quisiera agradecer a los docentes y a la comunidad de la Universidad Nacional de Río Negro (U.N.R.N.) que me formaron como profesional, al Consejo Interuniversitario Nacional (C.I.N.) por el financiamiento de este trabajo de grado y al Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (I.I.P.G.) y a su director Silvio Casadío por haber brindado el espacio y los instrumentos del Laboratorio de Microscopia para el análisis de las muestras.

ÍNDICE

RESUMEN.....	4
ABSTRACT.....	6
CAPÍTULO 1 – INTRODUCCIÓN	
1.1. Introducción.....	8
1.2. Hipótesis de trabajo.....	12
1.3. Objetivos.....	12
1.4. Reseña histórica de estudios paleohistológicos en plesiosaurios...13	
1.5. Marco geológico.....	18
CAPÍTULO 2 – MATERIALES Y MÉTODOS	
2.1. Sistemática paleontológica.....	21
2.2. Elementos analizados.....	23
2.3. Preparación de los cortes paleohistológicos.....	25
2.4. Análisis y documentación.....	28
2.5. Terminología.....	28
2.6. Abreviaturas institucionales.....	32
CAPÍTULO 3 – RESULTADOS	
3.1. Descripciones paleohistológicas.....	33
3.2. Índice de compactación.....	49

CAPÍTULO 4 – DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

4.1. Estadio ontogenético.....	52
4.2. Marcas de crecimiento.....	55
4.3. Suministro sanguíneo.....	58
4.4. Índice compactación.....	62
4.5. Conclusiones.....	63
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	65

Resumen

Los miembros del orden Plesiosauria son un clado de Sauropterygia adaptados a la vida acuática, cuyo biocrón se extiende desde el Triásico Tardío hasta el Cretácico Tardío. Su distribución es cosmopolita, habiéndoselos registrado en todos los continentes incluyendo la Antártida. Con el objetivo de analizar la variación inter e intravertebral, se estudió comparativamente la microestructura e histología ósea de cuatro elementos que representan distintas secciones de la columna vertebral de un ejemplar de elamosáurido (MLP 93-XII-20-1) proveniente del Miembro Cape Lamb (Campaniano tardío – Maastrichtiano temprano) de la Formación Snow Hill Island, Isla Vega, Península Antártica. La selección de muestras empleadas para el análisis histológico consisten en distintas secciones transversales de cuatro vértebras (cervical, pectoral, dorsal, y caudal). Para cada elemento, excluyendo la vértebra pectoral, se efectuaron tres secciones delgadas, una sección anterior, media y posterior. Se estudiaron la microanatomía, histología y la compactación de cada sección. Los resultados muestran que las características externas (fusión del arco neural al cuerpo vertebral) e internas (tejido ampliamente remodelado con presencia de un sistema circunferencial externo) son consistentes y sugieren que los elementos analizados presentan características adultas. Todas las vértebras presentan un alto grado de remodelación y un sistema fundamental externo que indica que el individuo alcanzó la madurez esquelética. La vértebra caudal presenta el menor grado de remodelación y conserva la mayor cantidad de líneas de crecimiento detenido. Este elemento refleja con mayor aproximación la edad mínima del individuo. La vértebra pectoral presenta mayor número de canales y subcanales pertenecientes al sistema vascular. Considerando las secciones

medias de los elementos vertebrales, se observa un aumento del índice de compactación (IC) desde la región cervical hacia la región caudal. Estas diferencias en la microestructura ósea son claramente identificables y brindan un criterio a la hora de determinar qué elemento de la columna y en qué porción del mismo realizar las secciones delgadas. Esto proporcionará una mayor información a nivel paleohistológico que permitirá realizar inferencias de índole paleobiológicas tales como estadio ontogenético, crecimiento diferencial de diferentes partes del esqueleto, suministro sanguíneo, entre otras.

Palabras claves: Reptiles marinos. Plesiosauria. Histología ósea. Vértebras.

Abstract

Members of the order Plesiosauria are a clade of Sauropterygia adapted to aquatic life, its biochron extends from the Late Triassic to the Late Cretaceous. Its distribution is cosmopolitan, having been registered in all continents including Antarctica. In order to analyze the inter and intravertebral variations, the microstructure and bone histology of four elements that represent different sections of the spine of an elasmosaurid specimen (MLP 93-XII-20-1) from the Cape Lamb Member were comparatively studied. The Cape Lamb Member (late Campanian - early Maastrichtian) is part of the Snow Hill Island Formation, from Vega Island, Antarctic Peninsula. The samples used for the histological analysis were different cross sections from four vertebrae (cervical, pectoral, dorsal, and caudal). For each element, excluding the pectoral vertebra, three thin sections were made: an anterior, middle and posterior section. The microanatomy, histology and compaction of each section were studied. The results showed that the external characteristics (fusion of the neural arch to the vertebral body) and internal (extensively remodeled tissue with the presence of an external circumferential system) are consistent and suggest that the elements analyzed have adult characteristics. All the vertebrae present a high degree of remodeling and an external fundamental system that indicates that the individual reached skeletal maturity. The caudal vertebra presents the least degree of remodeling and retains the greatest number of arrested growth lines. This element reflects more closely the minimum age of the individual. The pectoral vertebra presents greater blood supply. Considering the middle sections of the vertebral elements, an increase of the IC from the cervical region towards the caudal region is observed. These differences in the bone

microstructure are clearly identifiable and provide a criterion when determining which element of the column and in which portion of it to make the thin sections. This will provide more information at paleohistological level that will allow making inferences of paleobiological nature such as ontogenetic stage, differential growth of different parts of the skeleton, blood supply, among others.

Keywords: Marine Reptiles. Plesiosauria. Bone histology. Vertebrae.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

1.1. Introducción

Dentro del estudio microestructural del tejido óseo, la paleohistología es una herramienta útil para entender varios aspectos de la biología de grupos fósiles tales como la ontogenia, dinámica de crecimiento, dimorfismo sexual, biomecánica, y paleoecología entre otros (Farlow et al., 1995; Padian, 1997).

El clado Plesiosauria (incluyendo Pistosauridae) cuyo biocrón se extiende desde el Triásico Tardío hasta el Cretácico Tardío, constituye el grupo más derivado dentro de los Sauropterygia (clado de reptiles diápsidos acuáticos cuyo biocrón se extiende desde comienzos del Triásico hasta fines del Cretácico) (Rieppel, 2000; O'Keefe, 2001, 2002, 2004; O'Gorman, 2013). Su distribución es cosmopolita, habiéndoselos registrado en todos los continentes incluyendo la Antártida. Esta distribución comprende zonas de aguas cálido-templadas a relativamente frías (Kear, 2006), y de mares abiertos a posibles registros en ambientes de mezcla (estuarinos, costeros) y dulceacuícolas (Kear, 2006; Sato *et al.*, 2005; Carignano y Varela, 2010; O'Gorman, 2013; O'Gorman *et al.*, 2011). Los plesiosaurios se caracterizan por presentar una locomoción basada en la propulsión lograda mediante sus extremidades anteriores y posteriores, que están transformadas en aletas. Este grupo de reptiles cumplía todo su ciclo de vida en el ambiente acuático, siendo vivíparos y con capacidad de regular su temperatura corporal (Bernard *et al.*, 2010; O'Keefe y Chiappe, 2011; Fleischle *et al.*, 2018). La morfología observada en los plesiosaurios varía entre dos grandes planes corporales extremos 1) pliosauromorfo, que se caracteriza por un cráneo relativamente

grande y una región cervical relativamente corta y 2) plesiosauomorfo, caracterizado por un cráneo relativamente pequeño y una región cervical relativamente larga (Welles, 1943; Brown, 1981; O'Keefe, 2001a, 2002, 2004a; O'Gorman, 2013). Dentro de este último morfotipo se encuentran los elamosauridos. La dieta inferida es diferente para los dos morfotipos mencionados. Para los plesiosauomorfos, como predadores de ataque rápido, se supone una dieta compuesta por peces y otros reptiles marinos (O'Keefe, 2002), en tanto que para el morfotipo plesiosauomorfo, que debido a sus proporciones corporales, posiblemente fueron incapaces de perseguir de manera sostenida a sus presas, se ha propuesto una dieta basada en peces pequeños e invertebrados (Mc Henry *et al.*, 2005). Por otro lado se han registrado gastrolitos asociados a plesiosaurios (Everhart, 2005; Cerda y Salgado, 2008; Cicimurri y Everhart, 2001; Gasparini y Salgado, 2000; O'Gorman *et al.*, 2012a y 2013a; Schmeisser y Gillette, 2009; entre otros). La función de estos elementos es aún discutida, habiéndose planteado varias hipótesis al respecto (Wings, 2007). Entre las hipótesis más citadas están la de control de la flotación y trituración de la ingesta, siendo esta última la más aceptada por diferentes autores (Cerda y Salgado, 2008; Cicimurri y Everhart, 2001; O'Gorman *et al.*, 2012a).

Los registros de plesiosaurios en la Patagonia argentina provienen del norte (Río Negro), centro (Chubut) y del suroeste (Santa Cruz). Las primeras descripciones de materiales pertenecientes a plesiosaurios fueron dadas a conocer por Ameghino (1893) y posteriormente por Cabrera (1941) quien describió y nominó *Aristonectes parvidens* Cabrera 1941, una nueva especie de plesiosaurio del Cretácico Superior de la Provincia de Chubut. Luego de

estos trabajos se abandonaron los estudios sobre plesiosaurios, reiniciándose recién en la década del 80. En 1985 Gasparini y Goñi describieron un ejemplar proveniente de la Formación Allen (Campaniano Superior–Maastrichtiano Inferior) de Lago Pellegrini y lo asignaron a una nueva especie de Polycotylidae “*Trinacromerum lafquenianum*”. Posteriormente, con el hallazgo de dos ejemplares similares y más completos se modificó la asignación refiriendo los tres ejemplares a Elasmosauridae indet. (Gasparini y Salgado, 2000). En 1990, Gasparini y Spalletti dieron a conocer una nueva especie de cocodrilo Dyrosauridae al que denominaron *Sulcusuchus erraini* Gasparini y Spalletti 1990, hallado en el Campaniano superior–Maastrichtiano inferior de la provincia de Río Negro. Posteriormente, materiales más completos, permitieron reconocer que se trataba de un Polycotylidae (Gasparini y de la Fuente, 2000). En 2003 se describieron nuevos materiales correspondiente a Elasmosauridae provenientes del Maastrichtiano superior de la Formación Jagüel, hallados en la zona del Salitral de Santa Rosa, provincia de Río Negro, asignándoseles cf. *Mauisaurus* y a la nueva especie, *Tuarangisaurus? cabazai* Gasparini, Salgado y Casadío, 2003. En la misma localidad pero provenientes de la Formación Allen (Campaniano superior–Maastrichtiano inferior) se hallaron restos referibles a Polycotylidae (Salgado *et al.*, 2007; O’Gorman *et al.*, 2011). En la última década los estudios sobre plesiosaurios patagónicos han incrementado su desarrollo, incluyendo revisión de materiales, clarificación de afinidades sistemáticas, reconocimiento de nuevas especies y desarrollo de enfoques ontogenéticos, morfofuncionales y paleoecológicos (O’Gorman, 2013, 2015, 2016a, 2016b, 2016c; O’Gorman *et al.*, 2010, 2011, 2012b, 2013a, 2013b, 2014

a; 2014b, 2015; O’Gorman y Varela, 2010; O’Gorman y Gasparini, 2012; Talevi y Fernández, 2015).

Fuera del ámbito patagónico pero en el mismo contexto estratigráfico es importante destacar el hallazgo de vértebras y dientes aislados en las localidades de Ranquilcó y Calmucó, en Mendoza, provenientes de la Formación Loncoche (González Riga, 1999; Previtera y González Riga, 2008).

Por otro lado el primer material de plesiosaurios descubierto en el sector Antártico fue descrito por del Valle *et al.* (1977). A mediados de los 80’s Gasparini y colaboradores describieron un nuevo material más completo referible a Elasmosauridae proveniente de la Isla Marambio (Seymour) colectado en la Formación López de Bertodano, Maastrichtiano (Gasparini *et al.*, 1984). En 1989, se dio a conocer el hallazgo de un cráneo en la Isla Marambio (Seymour) en la Formación López de Bertodano, que corresponde al holotipo de *Morturneria seymourensis* asignado originalmente a la Familia Cryptoclididae (Chatterjee y Small, 1989). Posteriormente se ha considerado a esta forma como un sinónimo junior de *Aristonectes parvidens* Cabrera, 1941 (Gasparini *et al.*, 2003 y recientemente revalidado por O’Keefe *et al.*, 2019). En 2008 se reportó por primera vez la presencia de la familia Polycotyliidae sobre la base de una cintura pélvica hallada en la Isla James Ross proveniente de niveles de la Formación Santa Marta, de edad coniaciana (D’angelo *et al.*, 2008) o santoniana (Olivero y Medina, 2000). En 2010, O’Gorman *et al.* dio a conocer un nuevo registro de *Aristonectes* en el Miembro Sandwich Bluff de la Formación López de Bertodano (Isla Vega). En 2011, Kellner *et al.* describieron material referido a Plesiosauria indet. proveniente de los niveles inferiores (Santoniano) de la Formación Santa Marta. Posteriormente O’Gorman (2012)

reportó por primera vez elasmosáuridos en niveles del Campaniano inferior de la Formación Santa Marta (Isla James Ross). Al igual que con los plesiosaurios patagónicos, en la última década los trabajos en plesiosaurios antárticos no ha dejado de crecer (O’Gorman 2012, 2013; O’Gorman *et al.*, 2012, 2013b, 2014a, 2015b, 2016, 2017a, 2017b, 2017c; Novas *et al.*, 2015, entre otros).

Con el objetivo de complementar el creciente conocimiento de la anatomía de los plesiosaurios antárticos, en este trabajo final de grado se estudia comparativamente la microestructura ósea de cuatro elementos vertebrales (cervical, pectoral, dorsal y caudal) pertenecientes a un plesiosaurio elasmosáurido proveniente de niveles del Maastrichtiano inferior del Miembro Cape Lamb de la Formación Snow Hill Island, Isla Vega, Archipiélago James Ross, Antártida.

1.2. Hipótesis de trabajo

Las hipótesis que orientaron este trabajo son las siguientes:

- (1) La microestructura e histología ósea a lo largo de la columna vertebral es variable.
- (2) La microestructura ósea varía a lo largo de un mismo elemento.
- (3) El suministro sanguíneo varía en las diferentes vértebras del ejemplar estudiado.
- (4) A partir de la microestructura e histología ósea es posible inferir aspectos paleobiológicos de los plesiosaurios elasmosáuridos.

1.3. Objetivos

En esta tesis de grado se aumenta la muestra del estudio preliminar de Talevi (2015). Los objetivos del presente trabajo de tesis son:

- (1) Caracterizar los patrones de microestructura ósea e histología en distintas regiones de la columna vertebral en elasmosáuridos.
- (2) Detectar las principales variaciones a nivel intervertebral en elasmosáuridos.
- (3) Analizar cómo varía el grado de compactación y de remodelación en un mismo elemento óseo.
- (4) Analizar la estructura interna de los centros vertebrales y del sistema vascular intravertebral.
- (5) Integrar los resultados obtenidos del análisis de la microestructura ósea con aspectos paleobiológicos.

Para cumplir con los objetivos mencionados se realizó una búsqueda bibliográfica de antecedentes sobre estudios paleohistológicos en plesiosaurios; se seleccionaron vértebras de diferentes porciones de la columna vertebral de un ejemplar de plesiosaurio elasmosáurido y se los procesó para la obtención de secciones delgadas; se describió en detalle la microestructura e histología de las muestras seleccionadas; y se compararon las diferentes vértebras que constituyen la columna vertebral.

1.4. Reseña histórica de estudios paleohistológicos en plesiosaurios

Varios aspectos vinculados a la biología de formas extintas de vertebrados pueden ser inferidos a partir del estudio microestructural del tejido óseo (Chinsamy, 2005; Erickson, 2005). Su utilización se fundamenta en el hecho de que distintos tejidos y estructuras histológicas tienen un origen y rol

común entre los diferentes linajes de tetrápodos (de Ricqlès *et al.*, 1991), lo cual permite inferir varios procesos y fenómenos biológicos en grupos extintos.

Durante el Mesozoico, uno de los procesos evolutivos más significativos fue la adaptación secundaria de tetrápodos al medio marino. Varios linajes de reptiles no vinculados filogenéticamente entre sí sufrieron profundas modificaciones del esqueleto tales como la transformación de los miembros en aletas o paletas (Motani, 2009). Estos linajes, varios de los cuales conquistaron los océanos de todo el mundo (Motani, 2009), comprenden a ictiosaurios, sauropterigios (incluyendo los plesiosaurios), mosasaurios, tortugas y cocodrilos metriorrínquidos, siendo los primeros cuatro los más exitosos en términos de diversidad específica. Por otra parte, ictiosaurios, plesiosaurios y mosasaurios, habrían desarrollado la viviparidad y el control interno de la temperatura (Organ *et al.*, 2009; Bernard *et al.*, 2010; O'Keefe y Chiappe, 2011; Fleischle *et al.*, 2018). De las diversas problemáticas que pueden ser abordadas en estudios de tipo paleohistológico, quizás una de las más relevantes en reptiles marinos sea aquella relacionada con la paleobiología.

A pesar de que en los últimos años se ha incrementado notoriamente el conocimiento de la paleobiología de los reptiles marinos, es aún escaso el conocimiento de las modificaciones de su estructura histológica que acompañaron la conquista del medio marino. En el caso particular de los plesiosaurios, Wiffen y colaboradores (1995) y Fostowicz-Frelik y Gazdzicki (2001), realizaron observaciones histológicas en distintos huesos (vértebras, costillas, húmero y falanges) de plesiosaurios juveniles y adultos del Cretácico Superior de Nueva Zelanda y Antártida, respectivamente, infiriendo una única trayectoria ontogenética en la histogénesis esquelética de estos animales.

Estas contribuciones están basadas en que la microestructura ósea es considerada como indicativo del estado ontogenético, adaptaciones biomecánicas y fisiología. La trayectoria ontogenética es interpretada dentro del marco de desarrollo heterocrónico. Según Wiffen y colaboradores (1995) durante el crecimiento de un plesiosaurio, sus huesos cambian y desarrollan osteoporosis, se tornan más porosos disminuyendo el espesor del hueso cortical y expandiendo la cavidad medular. De igual modo, la condición paquiostótica (incremento de la masa ósea) ha sido reportada por Cruickshank y colaboradores (1996) en un pliosaurio juvenil y por Ossa-Fuentes *et al.* (2017) en un elasmosáurido juvenil de Antártida. En virtud de lo mencionado, el incremento de la masa ósea en plesiosaurios ha sido considerada una característica de animales jóvenes que se mantienen cercanos a la costa, mientras que la osteoporosis es asociada con individuos adultos. Sin embargo, en nuevos estudios (Street y O'Keefe, 2010; Talevi y Fernández 2011, 2015; Talevi, 2015; Liebe y Hurum, 2012) se observó que no todos los plesiosaurios siguen la trayectoria ontogenética planteada y no se ha logrado encontrar una correlación directa entre el estadio ontogenético y el grado de compactación. Por su parte, Klein (2010) describe la histología de varios sauropterigios basales del Triásico Medio de la cuenca germánica y los interpreta en un contexto filogenético. Para caracterizarlos, define distintos morfotipos (con su correspondiente histología) para los húmeros de *Nothosaurus*, *Cymatosaurus* y *Anarosaurus*. Sus resultados mostraron que la presencia de hueso fibrolamelar indicaría un incremento en las tasas de crecimiento y en las tasas metabólicas. Además, la existencia tipológica de este tejido en sauropterigios, retrocedería su aparición al Triásico Medio (Anisiano temprano). Estas particularidades

explicarían, en parte, el éxito y continuidad de dicho grupo durante el Jurásico para más tarde dar origen a la radiación de los plesiosaurios. Por otro lado Wintrich *et al.* (2017) reportaron un plesiosaurio del Triásico Tardío procedente de Alemania. Este plesiosaurio fue reconocido como un miembro basal de la familia Pliosauridae. Su histología sugiere una tasa metabólica alta y un crecimiento rápido. Estas características habrían ayudado al desarrollo de una mayor velocidad de nado y la búsqueda eficiente de alimentos en el mar abierto; y a su vez corroborarían la hipótesis de que la vida en mar abierto facilitó la supervivencia de plesiosaurios frente a la extinción producida a fines del Triásico. O'Keefe *et al.* (2019) analizan muestras histológicas de un individuo fetal y un adulto grávido de *Polycotylus* demostrando que los policotílicos tenían tasas de crecimiento fetales muy altas y que el tamaño al nacer era grande. Estos datos junto con aquellos analizados por Wintrich *et al.* (2017) en el plesiosaurio Triásico más antiguo encontrado, confirman que las tasas de crecimiento rápido evolucionaron en el Triásico. Asimismo en plesiosaurios, se han reconocido ciertas patologías óseas (eg. síndrome de decompresión) vinculadas al medio de vida acuático permitiendo conocer aspectos precisos de la fisiología y paleoecología de este grupo (Farke, 2007; Rothschild y Storrs, 2003; Rothschild, 2008; Rothschild *et al.*, 2018; entre otros).

Los antecedentes de trabajos paleohistológicos de plesiosaurios publicados en Argentina, comienzan con una descripción ofrecida por Gasparini y Salgado (2000) de un fragmento de hueso pélvico de un elamosáurido y un estudio histológico en elamosáuridos juveniles y adultos realizado por Salgado *et al.* (2007). Recientemente Talevi y Fernández (2011, 2015) observaron la

remodelación ósea del postcráneo de un elasmosáurido. El estudio comparó el grado de compactación y remodelación de distintos elementos óseos poscraneanos. Los resultados obtenidos indicaron que, si bien la microestructura es un elemento indicativo del grado de maduración del individuo, para establecer estadios ontogenéticos es importante tomar muestras de la mayor cantidad de elementos óseos que sea posible, y no basar la determinación en elementos aislados. En otra publicación elaborada por Talevi (2015), se analizaron diferentes secciones transversales realizadas a un cuerpo vertebral caudal perteneciente a un plesiosaurio recuperado de la Formación Snow Hill Island (Maastrichtiano inferior), Isla Vega, Antártida, con el objetivo de examinar cómo varía el grado de compactación y de remodelación en un mismo elemento. Los resultados muestran que las características externas (fusión del arco neural al cuerpo vertebral) e internas (tejido ampliamente remodelado) son consistentes y sugieren que el elemento analizado presenta características adultas. El elemento analizado tenía una estructura interna compacta, lo que indicaría que, contrariamente a lo supuesto previamente, el grado de compactación de un hueso no es un buen indicador del estadio madurativo de un individuo, al menos en plesiosaurios. A su vez observó que el elemento analizado presenta un gran foramen nutricio en su región ventral, el cual se continúa en el interior del cuerpo vertebral con un gran canal conectado con senos sanguíneos, que permiten inferir un flujo conspicuo dentro del cuerpo vertebral (Talevi, 2015). Asimismo, O’Gorman *et al.* (2016) hicieron una descripción histológica de un aristonectino perinatal, proveniente de Isla Marambio, Formación López de Bertodano. El análisis proporcionó información valiosa sobre las primeras etapas de la ontogenia de estos

vertebrados. Las características morfoanatómicas se encuentran en concordancia con las características paleohistológicas, mostrando caracteres de un ejemplar perinatal. El análisis paleohistológico muestra una osificación endocondral incompleta (retención de un núcleo cartilaginoso calcificado en región medular), predominio del tejido óseo primario sin remodelación secundaria, falta de osteonas primarias/secundarias y de marcas de crecimiento en el hueso cortical, y espacios vasculares simples.

1.5. Marco geológico

El material procede del Miembro Cape Lamb de la Formación Snow Hill Island (Campaniano superior – Maastrichtiano inferior), Isla Vega, Antártida. La Formación Snow Hill Island pertenece al Grupo Marambio (Rinaldi, 1982), que también incluye las formaciones Santa Marta, Rabot, Snow Hill Island, Haslum Crag y López de Bertodano (Olivero, 2012). El Grupo Marambio está expuesto en el archipiélago de James Ross.

Esta unidad es interpretada como un ambiente marino somero, y está caracterizada por pelitas y areniscas limosas de grano fino de un *offshore* basal, que pasan gradacionalmente a areniscas netas de un *nearshore* marino proximal (Pirrie *et al.*, 1991; Olivero *et al.*, 1992, 2008; Marensi *et al.*, 2001).

En el Miembro Cape Lamb se encuentra una rica fauna; en ella se han registrado cefalópodos, como los ammonoideos *Gunnarites*, *Diplomoceras* y *Jacobites*, el nautiloide *Eutrephoceras*, los bivalvos *Pinna* sp. y *Lahillia* sp., anélidos, y decápodos tales como *Hoploparia* sp. (Pirrie *et al.*, 1991; Olivero *et al.*, 1992), así como también plesiosaurios (Martin *et al.*, 2007; O’Gorman *et al.*, 2012).

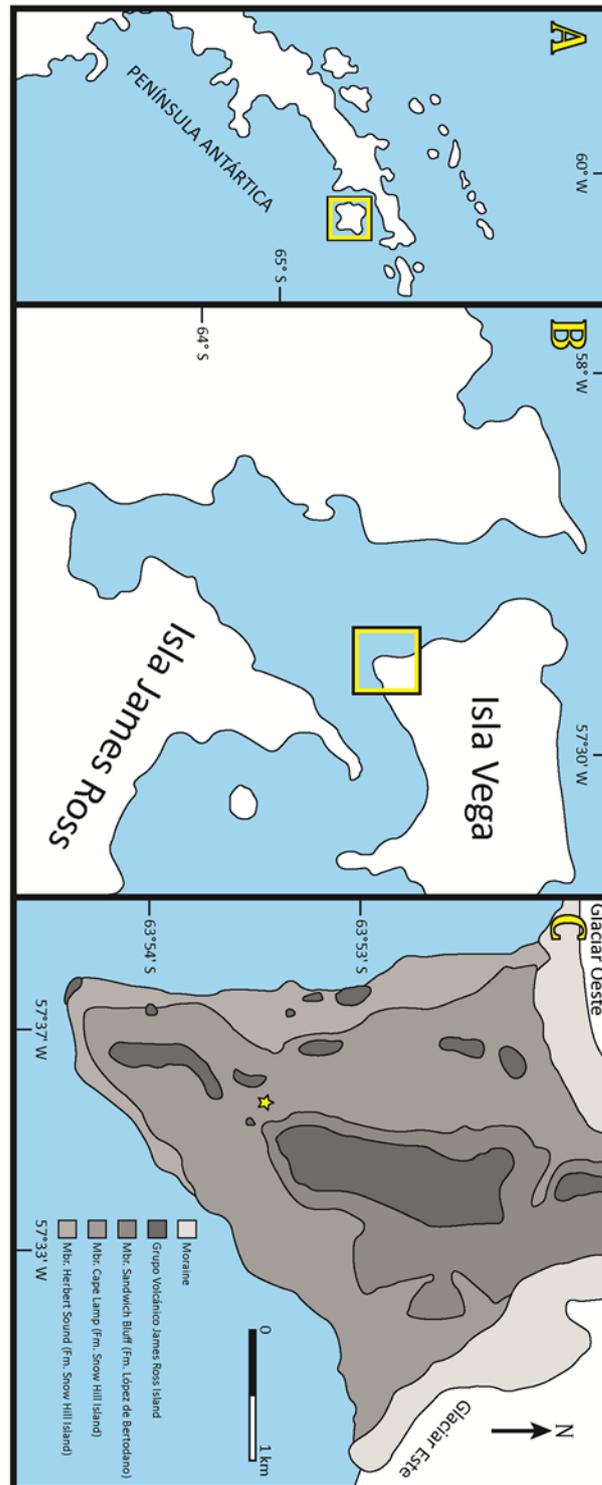


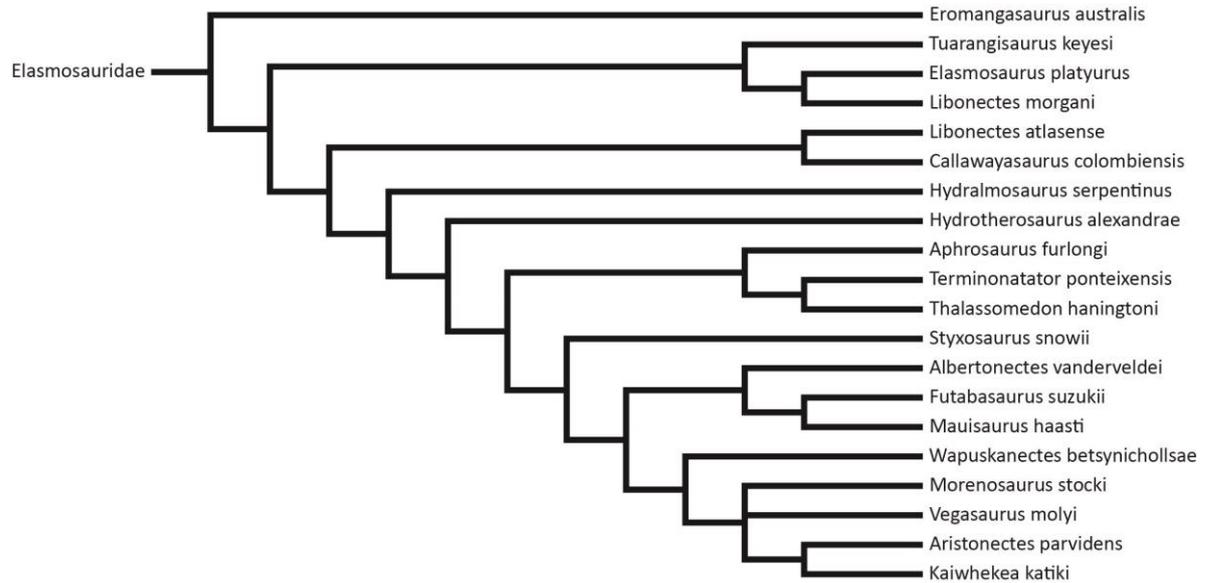
Figura 1. Mapa A) Península Antártica. B) Isla Vega. C) Detalle del Miembro Cape Lamb. La estrella muestra la localidad de donde fue colectado el ejemplar MLP 93-XII-20-1. Tomado y modificado de Concheyro *et al.*, 2014 y O’Gorman *et al.*, 2015b.

CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Sistemática Paleontológica

El ejemplar analizado pertenece a un plesiosaurio elasmosáurido del Miembro Cape Lamb de la Formación Snow Hill Island, Isla Vega (Antártida). La familia Elasmosauridae es un grupo monofilético de plesiosaurios con cuellos extremadamente largos que surgieron durante el Cretácico temprano y se extinguieron durante la extinción masiva del Maastrichtiano / Daniano (Ketchum y Benson, 2010, 2011; Benson y Druckenmiller, 2014). Los elasmosáuridos son el grupo más diverso de plesiosaurios del Cretácico Tardío y tienen una distribución cosmopolita (Welles 1962, Vincent *et al.*, 2011, Kubo *et al.*, 2012), incluyendo algunos de los reptiles marinos más conocidos (Welles, 1952, 1962; Persson, 1963; Brown, 1981; Carpenter, 1996, 1999; Bardet *et al.*, 1999; Kear, 2003).

El siguiente cladograma está basado en los resultados de O’Gorman *et al.* (2015b), mostrando las relaciones internas dentro de la familia.



Tomado y modificado de O'Gorman *et al.*, 2015b.

Ejemplar MLP 93-XII-20-1.

Sauropterygia Owen, 1860

Plesiosauria de Blainville, 1835

Plesiosauroidea Welles, 1943

Elamosauridae Cope, 1869

Elamosauridae gen. et sp. indet.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Miembro Cape Lamb de la Formación Snow Hill Island (Campaniano tardío – Maastrichtiano temprano), Isla Vega, Antártida. Particularmente de niveles asignados al Maastrichtiano inferior.

Comentarios. Los materiales se refieren a elamosáuridae por la presencia de vértebras cervicales elongadas y cara articular con concavidad ventral (Benson and Druckenmiller, 2014). Si bien ambos caracteres están poco marcados en la

vértebra cervical seccionada por tratarse de una vértebra cervical posterior. Asimismo otros caracteres observados en el material tales como caudales con un único foramen ventral es compatible con esta asignación. Las características externas (fusión del arco neural al cuerpo vertebral) e internas (tejido ampliamente remodelado) indican que los elementos tendrían rasgos de un ejemplar adulto no senil.

2.2. Elementos analizados

La selección de muestras empleadas para el análisis histológico consiste en 10 secciones transversales (Fig. 2) de cuatro elementos vertebrales que representan distintas porciones de la columna vertebral (Fig. 3) pertenecientes a un mismo ejemplar de un elasmosáurido indet. (MLP 93-XII-20-1). Tres secciones (anterior, media y posterior) de una vértebra cervical, una sección (media) de una vértebra pectoral, tres secciones (anterior, media y posterior) de una vértebra dorsal y tres secciones (anterior, media y posterior) de un vértebra caudal. En relación a la vértebra caudal, en este trabajo se realiza una re-descripción del estudio realizado por Talevi (2015).

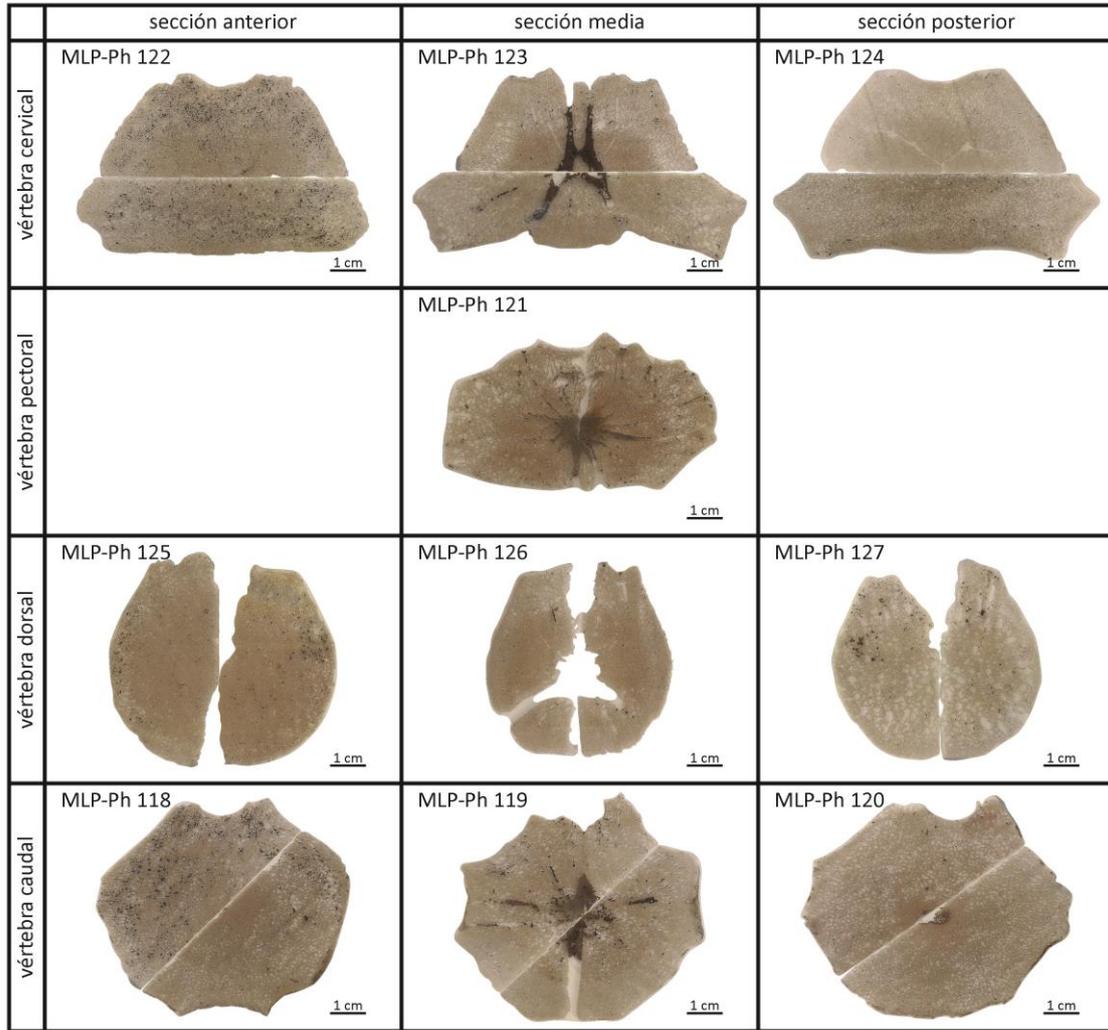


Figura 2. Secciones transversales (anterior, media y posterior) de los elementos vertebrales (cervical, pectoral, dorsal y caudal).

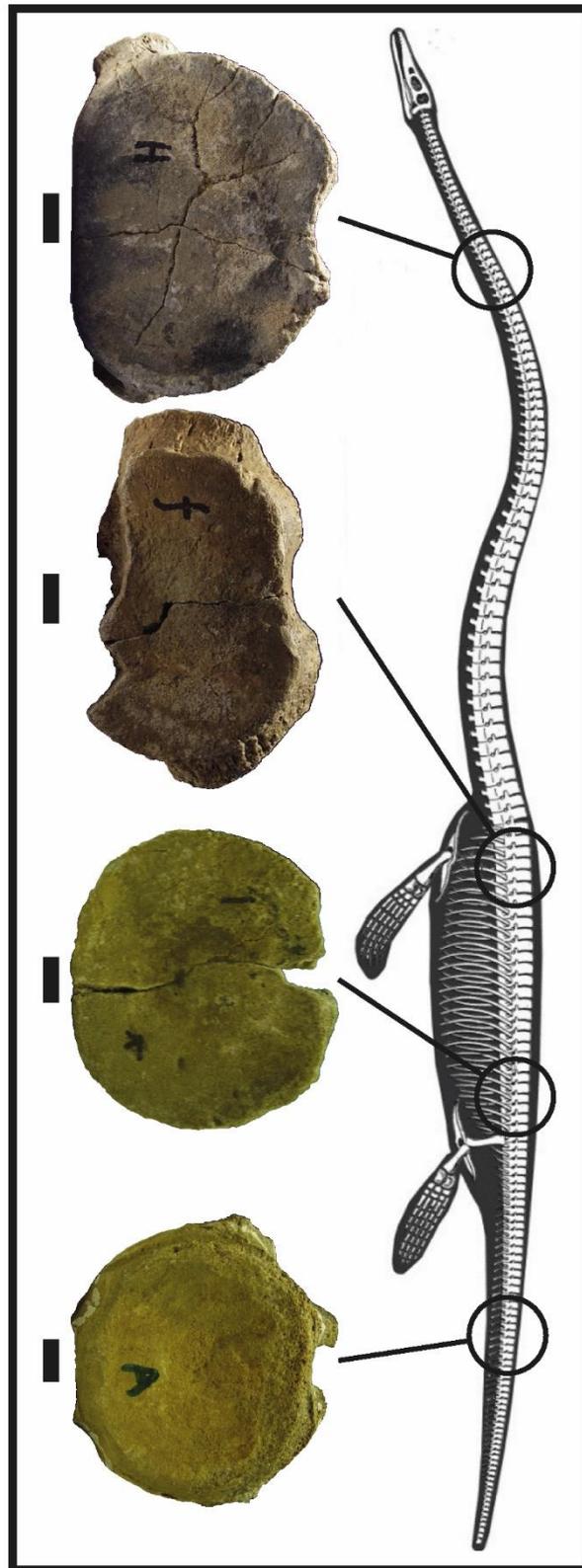


Figura 3. Vértebras cervical, pectoral, dorsal y caudal de un Elamosauridae indet. en vista anterior. Escala 1 cm. Tomado y modificado de Taylor y Wedel, 2013.

2.3. Preparación de los cortes paleohistológicos

En total, se examinaron 10 secciones delgadas, las cuales fueron realizadas en el Laboratorio de Cortes del Departamento de Geología de la Universidad Nacional de San Luis, provincia de San Luis, Argentina. Para la obtención de dichas secciones se siguió el protocolo propuesto por Chinsamy y Raath (1992) que consiste en:

- (1) Medición y registro de los datos: esta metodología es un proceso destructivo, por esta razón es primordial registrar los aspectos morfológicos y anatómicos del hueso antes de comenzar con la operación, por ejemplo el tamaño y forma, indicadores de edad, dimensiones, sexo, etc.
- (2) Fotografía: existen dos aspectos en la fotografía en este tipo de estudios, el primero, es la necesidad de preservar un registro preciso de su morfología antes de seccionar el hueso. La segunda es la de compilar un registro fotográfico del resultado final del seccionamiento.
- (3) Inmersión en resina de la muestra a examinar: comúnmente los huesos fósiles son relativamente quebradizos, por lo que habitualmente es necesario embutirlos en una resina u otro medio de soporte adecuado para reforzar la estructura del tejido y prevenir que se aplaste o desintegre durante el proceso de seccionamiento y pulido. Para evitar el desperdicio de resina y también facilitar un mejor manejo, se recomienda cubrir la muestra hasta alcanzar una superficie de 0.5 a 1 cm de resina plástica alrededor del espécimen. Luego se la somete en una cámara hermética al vacío para ayudar a liberar las burbujas de aire atrapadas y así mejorar la penetración de la resina.

(4) Corte de la muestra: existe una variación en el tejido óseo dentro de diferentes huesos del mismo individuo o especie e incluso en diferentes regiones del mismo hueso, por esta razón, es importante registrar en que región se elaboró el corte y cuál era la orientación de la sección (transversal, longitudinal, tangencial, etc.). Una vez registrada la región del corte y la orientación del mismo, se prosigue a emitir el seccionamiento de la muestra con un cortador de rocas de cuchillas diamantadas refrigerada por agua. Las dimensiones del corte (espesor y diámetro) están dictadas por la capacidad de la máquina de corte y el tamaño del portaobjetos de vidrio que se montará a la sección delgada.

(5) Desbaste y pulido de la muestra: la superficie de corte se va desgastando sucesivamente sobre unos discos abrasivos de pulido hasta que la superficie esté totalmente plana, lisa y libre de marcas de arañazos. El pulido se puede realizar manual o mecánicamente. Cuando el pulido es manual se emplean hojas de vidrio con una pasta abrasiva y la muestra se trabaja realizando pequeños movimientos circulares aplicando presión con la mano. Cuando el pulido es mecánico se utiliza un aparato que consiste en un disco abrasivo a prueba de agua fijada a una rueda giratoria. Antes del pulido final, la muestra es lavada con agua y secada. El exceso de humedad en la muestra se retira con el uso de unas toallas de papel.

(6) Colocación de un cubreobjetos y etiquetado: una vez finalizado el desbaste y el pulido, la superficie desgastada es montada en un vidrio para proveer una mejor resolución óptica y luego es etiquetado con un código de identificación.

(7) El terminado: esta etapa consiste en el chequeo continuo del espesor de la muestra (previo al montaje del cubreobjetos) con un microscopio y verificar la ausencia de marcas de pulido y que el grosor final de la sección delgada sea adecuada para el propósito histológico (alrededor de los 120 μm a 20 μm dependiendo del elemento a analizar).

2.4. Análisis y documentación

El análisis de los cortes incluyó una detallada descripción de los tejidos así como el cálculo del índice de compactación (expresado como el porcentaje ocupado realmente por tejido óseo en un área determinada) (Talevi, 2015). Las imágenes obtenidas fueron procesadas mediante el programa ImageJ (Rasband, 2003).

Para el análisis y la descripción histológica se trabajó con un microscopio óptico binocular de luz polarizada Nikon Eclipse E200-LED con oculares 10x, objetivos 5x y 10x. Para la obtención de los detalles histológicos se tomaron fotografías con una cámara fotográfica digital Nikon Coolpix P6000 de 13,5 megapíxeles. Estas imágenes han sido procesadas mediante el programa Adobe Illustrator CS6.

2.5. Terminología y abreviaciones

Los términos histológicos utilizados en el texto y las abreviaciones correspondientes son las siguientes:

Annulus (plural= **Annuli**) (A): marca de crecimiento más estrecha que las zonas y que corresponde a un periodo lento de crecimiento.

Canal haversiano (CH): canal que se encuentra en el centro de un osteón secundario.

Canales de Volkmann: conducto que comunica los de sistemas de Havers entre sí.

Canalículos (CA): prolongaciones citoplasmáticas que comunican una célula ósea con otra.

Cavidades de erosión (CE): espacios dentro del tejido óseo originadas por resorción.

Córtex (C): el término hace referencia al aspecto topográfico de la arquitectura ósea. El córtex o región cortical, es la parte periférica o externa de un hueso.

Fibras de Sharpey (FS): procesos fibrilares anexos de tejidos blandos (e.g., músculos, tendones) dentro de tejidos esqueléticos mineralizados.

Laguna osteocítica (LO): pequeñas áreas ocupadas por osteocitos en el hueso viviente. Éstas pueden estar vacías u ocupadas por minerales en el hueso fósil.

Línea de cementación (LC): líneas delgadas de discontinuidad que se encuentran en los tejidos óseos. Pueden ser líneas de descanso o líneas de resorción.

Línea de crecimiento detenido (LAG): *resting line* o línea de descanso. Se presentan solas o agrupadas en annuli y se corresponden con un temporario pero completo cese de crecimiento, junto con los annuli son utilizadas para la estimación de edades individuales. Pueden ser depositadas en tejido óseo primario como secundario, e.g., en osteones secundarios.

Línea de resorción (LR): son líneas de cementación que tienen forma irregular porque se presentan en superficies óseas previamente reabsorbidas.

Marcas de crecimiento (MC): todas las variaciones de tasas de crecimiento que muestra el tejido óseo. En vertebrados las marcas de crecimiento pueden constituir zonas, annuli y líneas de descanso, e.g., líneas de crecimiento detenido.

Región Médular (RM): el término hace referencia al aspecto topográfico de la arquitectura ósea. La región medular es la parte central más interna o profunda de un hueso.

Osteocitos (OC): derivan de osteoblastos, son incluidos en la matriz ósea mineralizada quedando encerrado dentro de su correspondiente cavidad, llamada laguna (lacuna).

Osteoclastos (OCL): células fagocitarias capaces de erosionar el hueso, y junto con los osteoblastos, son importantes en el recambio y remodelación constante del hueso.

Osteón primario (OP): canal vascular rodeado de tejido lamelar concéntrico, sin línea de resorción.

Osteón secundario (OS): sinónimo de sistema harversiano. Laguna erosional secundariamente rellena con lamelas de hueso concéntricas, depositadas centrípetamente, y delimitado por una línea de resorción. El canal vascular que se encuentra dentro del OS es llamado canal haversiano.

Osteosclerosis: proceso en el cual la estructura interna de los huesos se transforma de un tejido óseo esponjoso a uno compacto.

Paquiosteosclerosis: es la combinación en un mismo hueso de paquiostosis presente en el córtex externo, y osteosclerosis en la región interna medular.

Paquiostosis s.s.: hiperplasia del hueso compacto periosteal en el endoesqueleto, o de las capas externas del hueso dermal en el esqueleto dermal (Ricqlès y Buffrénil, 2001).

Remodelación ósea (RO): normal y más o menos continua remodelación de hueso que envuelve un proceso doble de resorción ósea y redepositación. Tiene lugar dentro y en la periferia de los huesos. Puede afectar tejido primario y secundario, compacto como también esponjoso.

Resorción ósea (RSO): envuelve dos procesos: la osteoclasia, que es la erosión de superficies óseas por osteoclastos y la osteólisis periosteocítica, que es la resorción ósea por osteocitos en la propia periferia.

Sistema circunferencial externo (SCE): el mismo refiere a un tejido periosteal depositado en la porción más periférica de los huesos, típicamente avascular, y cuya matriz es lamelar o pseudolamelar. La misma puede presentar una serie de líneas de crecimiento detenido fuertemente agrupadas.

Tejido compacto (TCO): categoría macroscópica de la arquitectura del hueso, el tejido óseo forma una masa compacta sin espacios visibles.

Tejido cortical (TC): capa de hueso compacto, usualmente es avascular o tiene baja vascularización.

Tejido esponjoso (TE): categoría macroscópica de la arquitectura del hueso; el tejido óseo está compuesto por finas trabéculas que se entrecruzan en distintas direcciones formando un reticulado, cuyos huecos intercomunicantes están ocupados por médula ósea.

Tejido haversiano (TH): sucesivas generaciones de osteonas secundarias cercanamente empaquetadas que se interceptan unas con otras.

Tejido lamelar (TL): matriz ósea que contiene una alta organización espacial. Generalmente el hueso lamelar se presenta como finas capas claras y oscuras bajo microscopio de luz polarizada. Se encuentra formando lamelas en los osteones primarios y secundarios, así como también en trabéculas de hueso esponjoso.

Tejido óseo trabecular (cancellous, esponjoso) (TOT): área construida por una malla de hueso trabecular entre capas internas y externas de tejido compacto.

Tejido primario (TP): corresponde al hueso depositado donde anteriormente el tejido óseo no existía.

Tejido secundario (TS): corresponde a la depositación ósea donde un tejido óseo anterior ha sido resorbido. Típicamente está asociado con líneas de resorción.

Tejido trabecular (TT): es un tipo de hueso esponjoso en el cual las trabéculas muestran un arreglo espacial tridimensional preciso, el cual refleja fuerzas mecánicas actuando en el hueso.

Zonas (Z): corresponde a un período de una tasa de crecimiento; son áreas más densas que un annulus o una *resting line*, línea de crecimiento detenido o línea de descanso.

2.6. Abreviaturas institucionales

MLP – Museo de Ciencias Naturales de La Plata

MLP-Ph – Museo de La Plata, colección de paleohistología

UNRN – Universidad Nacional de Río Negro

CAPÍTULO 3 – RESULTADOS

3.1. Descripciones paleohistológicas

Elasmosauridae indet.

Vértebra Cervical

Microanatomía (Fig. 2): se observa una capa de tejido compacto en la región cortical y tejido esponjo compactado en la región medular. En la parte más interna de la región medular el tejido se torna más compacto. La sección anterior carece de cavidad medular y no presenta canales sanguíneos. En la sección media, si bien se observa un espacio central, el mismo no constituye una verdadera cavidad medular sino un espacio conformado por la confluencia de los canales sanguíneos, los cuales se continúan desde la base de la vértebra hasta el margen dorsal y se diversifican en cuatro canales de menor calibre. El relleno sedimentario invade estos canales identificando su continuidad a través de toda la sección delgada. En la sección posterior no es posible ver los canales sanguíneos principales, no obstante, es posible distinguir dos canales de menor calibre que se proyectan desde el centro del centro a la región externa. En dicha sección se observa una mayor compactación en la región interna del centro vertebral y en la región dorsal y ventral de la región cortical. De igual modo, el tejido cortical sólo se puede apreciar con mayor detalle sobre el margen dorsal y ventral de la región externa del centro vertebral.

Histología:

Sección anterior (MLP-Ph 122) (Fig. 4A): En la zona más externa de la región cortical se observa un tejido primariamente avascular con una matriz lamelar, con gran número de fibras de Sharpey y tres líneas de crecimiento detenido. Esta región se encuentra ampliamente remodelada, observándose osteones secundarios que invaden la corteza. La densidad de las fibras de Sharpey aumenta sobre los márgenes a la altura donde articularían las costillas cervicales (Fig. 4A). En la región medular predomina el tejido esponjoso compactado secundariamente. En dicha región, los espacios intersticiales se encuentran rodeados de tejido lamelar distribuido centripetamente, presentando claras líneas cementantes al igual que los osteones secundarios. Estos espacios son de forma irregular y no presentan una orientación determinada, aunque se observa que estas cavidades se expanden ligeramente hacia la región cortical. En la zona más interna de la región medular, predomina un tejido denso con presencia de osteones secundarios, los cuales presentan claras líneas cementantes y se encuentran conectados por canales de Volkmann. La vascularización es principalmente longitudinal y las lagunas de osteocitos son ovaladas y se hayan orientadas según la disposición de las fibras. La remodelación ósea de la sección es elevada, siendo la sección anterior de la vértebra seccionada la que presenta mayor grado de remodelación.

Sección media (MLP-Ph 123) (Fig. 4B, C y D): En los márgenes dorsal y ventral de la región cortical, se encontró hueso zonal. En el margen dorsal de la región cortical, se detectaron cinco zonas con tejido pseudolamelar y osteones secundarios, y cinco *annuli* de tejido lamelar con osteocitos regulares (Fig. 4B). Además, se detectaron hasta 10 líneas de crecimiento detenido, distribuidas en

pares dentro de los *annuli*. En el margen ventral de la región externa, el hueso zonal contiene las mismas características pero la remodelación ósea invade el tejido, identificando hasta tres zonas, tres *annuli* y seis líneas de crecimiento detenido (Fig. 4C). Si bien la vascularización es mayormente longitudinal, se lograron apreciar algunos canales circunferenciales, paralelos a las líneas de crecimiento detenido. A lo largo de región cortical se observaron algunas osteones secundarios, con claras líneas cementantes, donde algunos conectan entre sí por medio de canales de Volkmann. Las lagunas de osteocitos son ovaladas y siguen la orientación de las lamelas. En el tejido cortical se aprecian varias fibras de Sharpey. La región medular se encuentra constituida por un tejido trabecular. Los espacios intertrabeculares están recubiertos por tejido lamelar y poseen líneas cementantes. Dichos espacios se elongan y orientan radialmente, y a su vez, se expanden hacia la región cortical. En la parte más interna de la región medular, se observan gran cantidad de osteones secundarios bien desarrollados, conectadas entre sí por canales de Volkmann y con distinguidas líneas cementantes. En esta región se aprecian los canales sanguíneos rodeados por tejido lamelar (Fig. 5D). Si bien la remodelación invade el tejido cortical, es más moderada en comparación con las otras secciones cervicales.

Sección posterior (MLP-Ph 124) (Fig. 4E y F): la región cortical de la sección está compuesta por un tejido denso de osteones secundarios. La vascularización es mayormente longitudinal y los osteocitos son ovalados. Sobre el margen dorsal de dicha región se observa el desarrollo de hueso zonal, el cual está constituido por tres zonas, tres *annuli* y cinco líneas de crecimiento detenido con presencia de fibras de Sharpey. Estas líneas de

crecimiento detenido se encuentran contenidas dentro del tejido óseo de los *annuli*. Sobre el margen ventral de la región cortical, el grado de remodelación está muy desarrollado, lo cual dificulta distinguir las líneas de crecimiento. En la región medular predomina un tejido trabecular (Fig. 4E). Las trabéculas están formadas de tejido lamelar. Algunas trabéculas presentan una forma irregular, mientras otras presentan una forma elongada y una orientación radial. Independientemente de la forma de los espacios intersticiales, estos se expanden siguiendo la orientación de los procesos transversos y el arco neural. En la zona interna de la región medular predomina un tejido denso de osteones secundarios (Fig. 4F). Estos se distinguen entre sí por líneas cementantes.

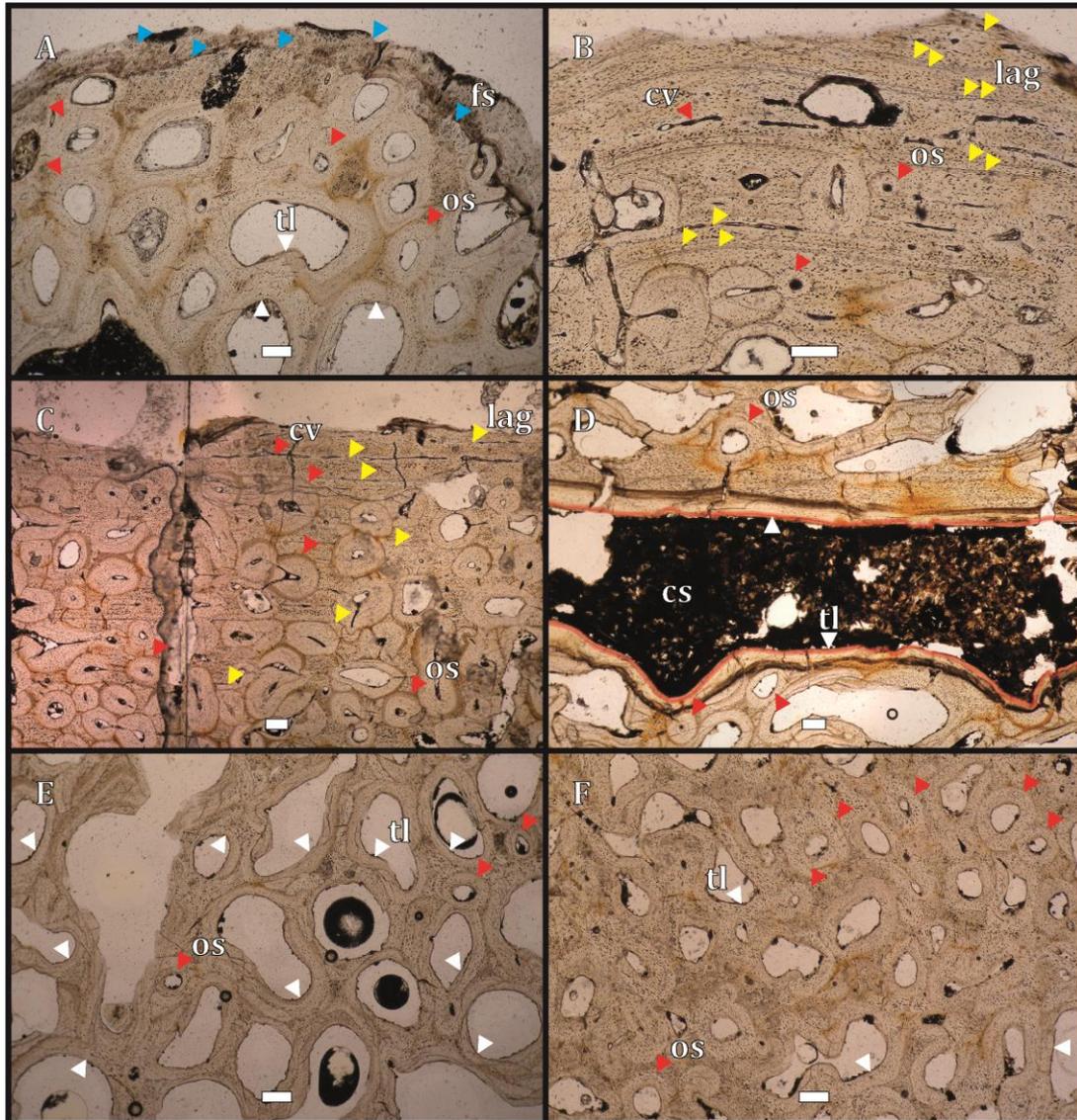


Figura 4. Plesiosaurio (MLP 93-XII-20-1). Secciones del centro vertebral cervical. A) MLP-Ph 122 región cortical. B y C) MLP-Ph 123 región cortical. D) MLP-Ph 123 región medular. E y F) MLP-Ph 124 región medular. Abreviaturas: **cs**, canal sanguíneo; **cv**, canal vascular; **fs**, fibras de Sharpey; **lag**, líneas de crecimiento detenido; **os**, osteones secundarios; **tl**, tejido lamelar. A-F con luz normal. Escala = 400 μ m.

Vértebra Pectoral

Microanatomía (Fig. 2): El tejido óseo que compone el centro vertebral está constituido por tejido compacto hacia la región cortical y por un extenso

desarrollo de tejido trabecular compactado hacia la región medular. Asimismo la región medular presenta numerosos espacios intersticiales. La vértebra pectoral contiene dos forámenes nutricios que se continúan hacia el interior del centro vertebral a través de canales. Desde el interior del centro vertebral emergen aproximadamente 12 canales de menor calibre. Dichos canales se encuentran rellenos por sedimentos que ayudan al reconocimiento de los mismos. La sección pectoral presenta el mayor número de canales sanguíneos de todos los elementos vertebrales analizados. Al igual que la vértebra cervical, la región cortical y la zona más interna de la región medular del centro vertebral presentan mayor compactación ósea. Sobre el margen dorsal se preserva mejor el tejido cortical.

Histología:

Sección media (MLP-Ph 121) (Fig. 5): en la región cortical, sobre el margen dorsal, se identificó un sistema circunferencial externo (SCE). El mismo presenta una matriz lamelar, con nueve líneas de crecimiento detenido, donde algunas convergen con la vascularización (Fig. 5A). Las lagunas de osteocitos son discoidales, poseen un reducido desarrollo de *canaliculi* y se orientan según la distribución de las lamelas. En cuanto a la vascularización es plexiforme, los canales vasculares secundarios son mayormente longitudinales y en menor medida, circulares y radiales. A su vez, se observan fibras de Sharpey distribuidas en paquetes a lo largo de la superficie de la sección, e incluso algunas de estas fibras ingresan a las extensiones de los canales sanguíneos (Fig. 5B). La región medular de la sección presenta un tejido trabecular bien desarrollado, donde los espacios intersticiales contienen láminas de tejido lamelar (Fig. 5C). Dichos espacios se expanden hacia la

región cortical del centro vertebral y se encuentran elongados y orientados radialmente. Dentro de algunos espacios intertrabeculares es posible distinguir precipitaciones tabulares de cristales castaños con hábito acicular en vista transversal (Fig. 5D), que probablemente se correspondan con minerales carbonáticos (M. Tunik, com. pers.). Por su parte, en la parte más interna de la región medular, se puede identificar un tejido compacto de osteones secundarios, con claras líneas cementantes (Fig. 5E). La remodelación ósea es elevada, pudiendo distinguir numerosos osteones secundarios invadiendo los márgenes dorsal y ventral de la región cortical. Los canales sanguíneos principales y los de menor calibre, se hayan tapizados por tejido lamelar (Fig. 5F).

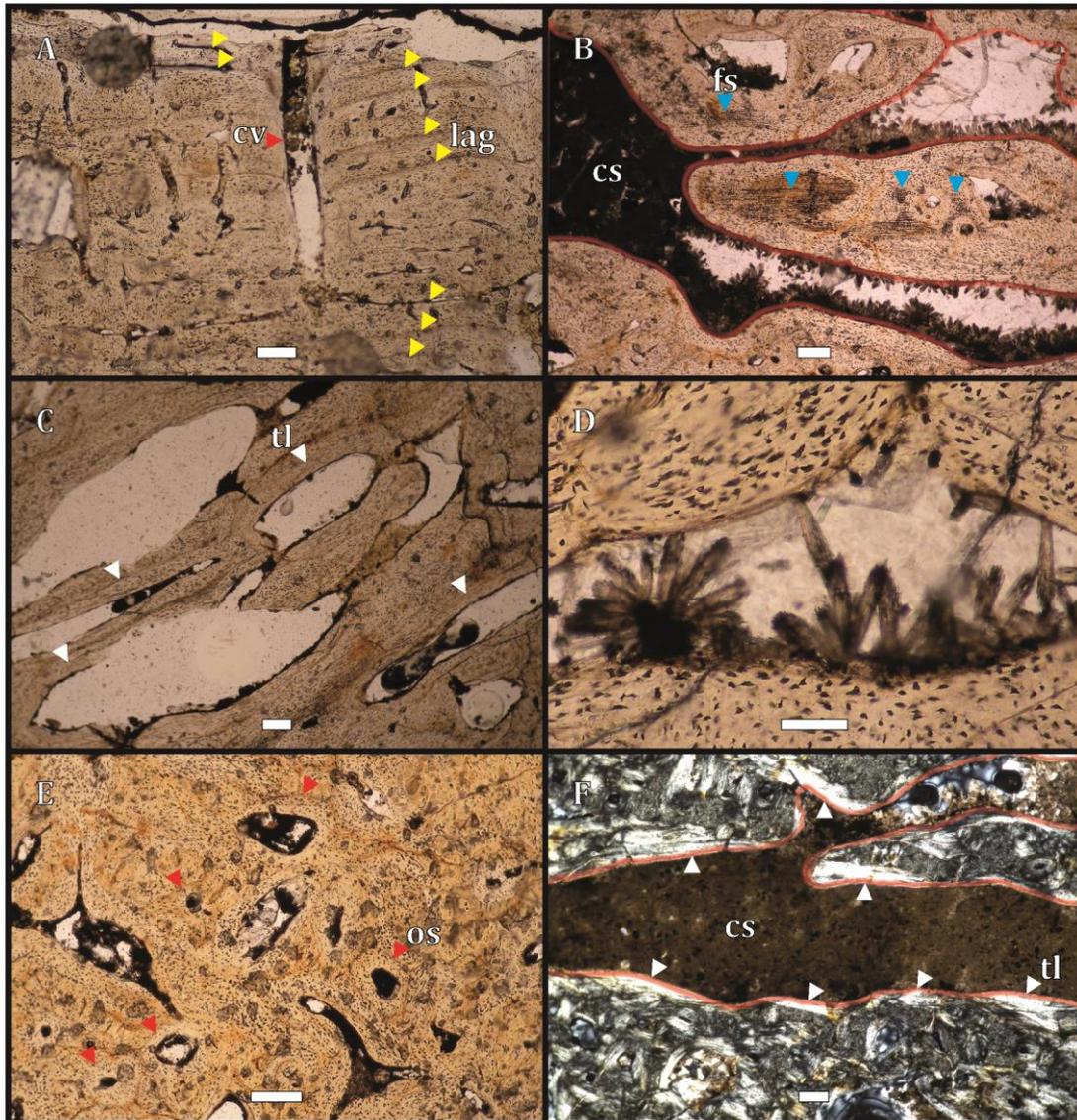


Figura 5. Plesiosaurio (MLP 93-XII-20-1). Secciones del centro vertebral pectoral. A) MLP-Ph 121 región cortical. B, C, D, E y F) MLP-Ph 121 región medular. Abreviaturas: **cs**, canal sanguíneo; **cv**, canal vascular; **fs**, fibras de Sharpey; **lag**, líneas de crecimiento detenido; **os**, osteones secundarios; **tl**, tejido lamelar. A, B, C, D y E con luz normal. F con luz polarizada. Escala = 400 μ m.

Vértebra Dorsal

Microanatomía (Fig. 2): Macroscópicamente la vértebra dorsal exhibe un tejido compacto en la región cortical y un tejido esponjoso compactado

secundariamente en la región medular. En la sección media existe una región medular en donde convergen dos canales sanguíneos, los cuales se continúan desde el margen ventral hasta el margen dorsal del centro. En general, la compactación es mayor en la región cortical y en la zona más interna del centro vertebral, aunque en la sección posterior esta diferenciación es más sutil, debido al extenso desarrollo de hueso esponjoso.

Histología:

Sección anterior (MLP-Ph 125) (Fig. 6A y B): el tejido cortical sólo se preservó en la zona ventral de la sección. Sobre el margen ventral de la región cortical, se encontró un pequeño segmento de un sistema circunferencial externo, muy remodelado e invadido por osteones secundarios. Allí mismo se detectaron cuatro líneas de crecimiento detenido y no se observaron fibras de Sharpey (Fig. 6A). El resto de la matriz está compuesta por un tejido denso de osteones, los cuales presentan líneas de cementación. Hacia el centro de la muestra el tejido se torna ligeramente esponjoso mostrando espacios trabeculares irregulares y elongados, los cuales se expanden ligeramente hacia la región cortical. Estos espacios intersticiales están revestidos por tejido lamelar. En comparación con las secciones de la vértebra cervical, el desarrollo de este tejido trabecular no es muy extenso. En la región más interna del centro vertebral, el grado de compactación es notablemente mayor. El tejido se encuentra altamente remodelado con osteones secundarios que conectan por medio de canales de Volkmann (Fig. 6B). La vascularización es mayormente longitudinal. Los osteocitos son ovalados y se orientan según en eje de las fibras.

Sección media (MLP-Ph 126) (Fig. 6C, D y E): en la región cortical de la sección sobre el margen ventral y los laterales (derecho e izquierdo) del centro vertebral se encontró hueso zonal. Se observa en el margen ventral, al menos ocho zonas, nueve *annuli* y diez líneas de crecimiento detenido (Fig. 6C). El tejido cortical presenta osteones secundarios definidos por líneas cementantes, los mismos invaden el hueso zonal, denotando una extensa remodelación ósea. Sin embargo, la remodelación ósea es menor en el margen ventral de la corteza. El tejido presenta a su vez osteocitos ovalados con escaso desarrollo de *canaliculi*. En el borde del centro vertebral no se hallaron fibras de Sharpey. Al igual que la sección anterior, en la región medular predomina un tejido trabecular compactado, con escaso desarrollo de espacios intertrabeculares. Los espacios intertrabeculares se encuentran revestidos por varias láminas de tejido lamelar (Fig. 6D), pero tienen una distribución radial dentro del centro vertebral y solo se expanden hacia la región dorsal del córtex. Por otro lado, la zona más interna de la región medular está compuesta por un tejido denso de osteones secundarios definidos por líneas cementantes (Fig. 6E). En cuanto a los canales sanguíneos, presentan un revestimiento de tejido lamelar pero no en toda su extensión.

Sección posterior (MLP-Ph 127) (Fig. 6F): se observa un grado de compactación menor y espacios trabeculares más grandes que en el resto de las secciones de la vértebra dorsal. Sin embargo, se aprecia un ligero aumento de compactación sobre la región medular y la región cortical. La región cortical está compuesta por una matriz densa de osteones secundarios. Los canales vasculares son longitudinales. Sobre el margen ventral del tejido cortical se observaron líneas de crecimiento, pero debido a la extensa remodelación ósea,

se pudieron registrar tres líneas de crecimiento detenido (Fig. 6F). Sobre el borde del centro, no se observaron fibras de Sharpey. A diferencia con el resto de los cortes transversales de ésta vértebra, la diferenciación entre el tejido medular y cortical es más difusa. La región medular muestra características semejantes al tejido cortical. La región medular se encuentra compuesta por un tejido trabecular compactado secundariamente con abundantes osteones secundarios con claras líneas de cemento. Además estos canales vasculares son longitudinales, las lagunas de osteocitos son ovaladas y están orientadas según la distribución de las fibras. También se aprecian espacios intertrabeculares de forma irregular pero con tamaños similares entre sí, los cuales se expanden hacia la región cortical. Estos espacios se encuentran revestidos por tejido lamelar.

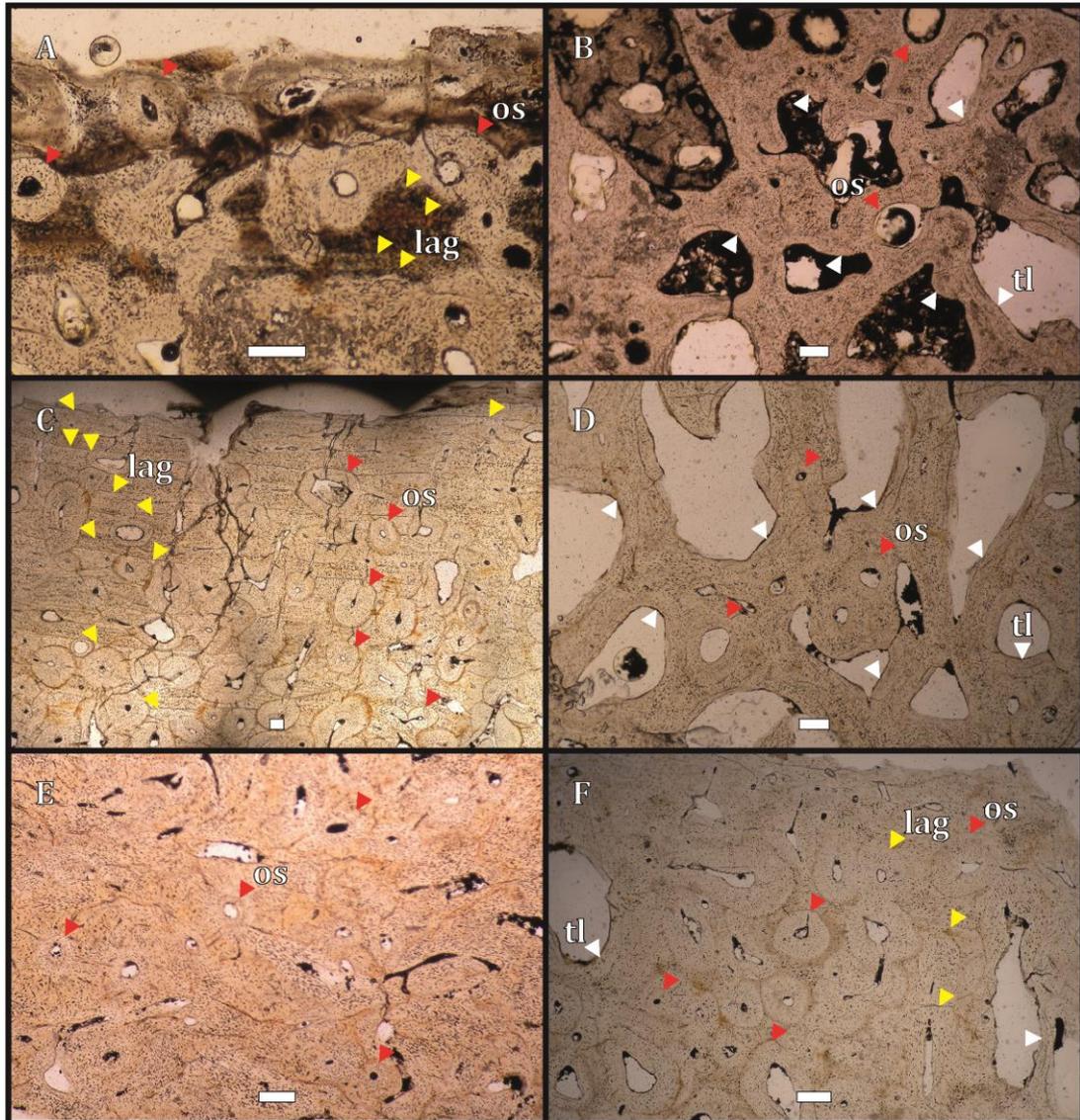


Figura 6. Plesiosaurio (MLP 93-XII-20-1). Secciones del centro vertebral dorsal. A) MLP-Ph 125 región cortical. B) MLP-Ph 125 región medular. C) MLP-Ph 126 región cortical. D y E) MLP-Ph 126 región medular. F) MLP-Ph 127 región cortical. Abreviaturas: **lag**, líneas de crecimiento detenido; **os**, osteones secundarios; **tl**, tejido lamelar. A, B, C, D, E y F con luz normal. Escala 400 μ m.

Vértebra Caudal

Microanatomía (Fig. 2): El tejido óseo que compone el centro está constituido, hacia la región cortical por tejido compacto y hacia la región

medular por tejido esponjoso compactado secundariamente, este último con abundantes espacios internos (bahías de erosión) delimitados por trabéculas óseas. En la sección media (MLP-Ph 119) de la vértebra caudal se observa la presencia de un foramen nutricio en la margen ventral, el cual se extiende desde el borde inferior al centro de la sección en forma de canal. Desde el interior del centro vertebral se extienden seis canales sanguíneos de menor calibre, dos pares hacia los laterales (derecho e izquierdo) del centro y dos hacia el margen dorsal. En las secciones transversales correspondientes a las secciones anterior (MLP-Ph 118) y posterior (MPL-Ph 120) del centro vertebral, no se observan canales y/o cavidades conspicuas, excepto por un pequeño remanente de la cavidad central observable en la sección posterior, en su lugar se observa un tejido esponjoso compactado. Al igual que con el resto de los elementos vertebrales, se aprecia una mayor compactación en la región medular y sobre el borde externo de la región cortical.

Histología:

Sección anterior (MLP-Ph 118) (Fig. 7A y B): en la región cortical sobre el margen ventral, se observa el desarrollo de tejido lamelar con al menos 16 líneas de crecimiento detenido. Las últimas capas de dicho tejido son avasculares y representan un sistema circunferencial externo (Fig. 7A). En algunos sectores de la sección delgada (e.g. margen derecho de la zona ventral) dicha capa no puede observarse debido a un alto grado de remodelación e invasión de osteones secundarios. En el margen ventral de la región cortical y sobre los laterales a la altura de los procesos transversos se observan abundantes fibras de Sharpey (Fig. 7B). Hacia la región medular, se observa un tejido esponjoso compactado secundariamente con espacios

intertrabeculares (espacios intersticiales). Dichos espacios son, en general, de forma irregular, salvo a la altura de los procesos transversos y el arco neural donde los mismos se expanden en dirección a estas estructuras. Los espacios intersticiales se encuentran tapizados por varias capas de tejido lamelar. El tejido presente en las trabéculas es un tejido lamelar donde las lagunas de osteocitos son elongadas y se distribuyen según la orientación de las fibras, con escaso desarrollo de *canaliculi*. En la parte más interna de la región medular se desarrolla un tejido compacto formado por osteones secundarios que conectan entre sí por canales de Volkmann. La vascularización es principalmente longitudinal.

Sección media (MLP-Ph 119) (Fig. 7C y D): en la región cortical sobre el margen ventral del centro vertebral se observa la presencia de dieciséis líneas de crecimiento detenido, al igual que en la sección anterior las últimas capas componen un sistema circunferencial externo. En algunos sectores de la muestra (sobre el margen ventral) estas marcas de crecimiento han sido invadidas por osteones secundarios. A nivel del arco neural es posible observar la presencia de fibras de Sharpey. En la región medular se desarrolla un tejido trabecular, donde los espacios trabeculares se encuentran tapizados por tejido lamelar y algunos se elongan y expanden en dirección a los procesos trasversos y el arco neural. Las lagunas de osteocitos presentes en dicho tejido son ovaladas con su eje mayor orientado según la disposición de las fibras y con escaso desarrollo de *canaliculi*. En la parte más interna de la región medular, se observó un gran desarrollo de osteones secundarios (Fig. 7C) fácilmente distinguibles por sus líneas de cementación. Estas estructuras están interconectadas por medio de canales de Volkmann. En general la

vascularización tiene una orientación longitudinal. En la región ventral se distingue un amplio foramen nutricio que se continúa mediante un canal hasta la región dorsal. El canal se halla delimitado por un tejido lamelar y presenta abundantes fibras de Sharpey (Fig. 7D).

Sección posterior (MLP-Ph 120) (Fig. 7E y F): al igual que en las secciones descritas anteriormente, en el margen ventral del centro vertebral, sobre la región cortical se observa tejido compacto lamelar, líneas de crecimiento y el sistema fundamental externo. Dicho tejido contiene 20 líneas de crecimiento detenido y abundantes fibras de Sharpey. De la misma forma que al resto de las secciones caudales, los osteones secundarios invaden la región cortical llegando hasta el SCE mostrando una profunda remodelación ósea. En la región medular, predomina un tejido trabecular secundario (Fig. 7E). Los espacios intertrabeculares son de forma irregular y como en las muestras anteriores, algunos presentan una orientación hacia el arco neural y los procesos transversos. Los mismos se encuentran delimitados por tejido lamelar. Las lagunas de osteocitos presentes en las trabéculas son de forma ovaladas y se orientan según la distribución de las fibras. Ya en la parte más interna de la región medular, el tejido se vuelve más denso y compacto, apreciándose solamente osteones secundarios. A diferencia de la sección anterior, se observa en el centro de la sección una pequeña cavidad remanente de la cavidad central (Fig. 7F). La vascularidad en general, es longitudinal y aumenta ligeramente sobre el borde de la dicha cavidad.

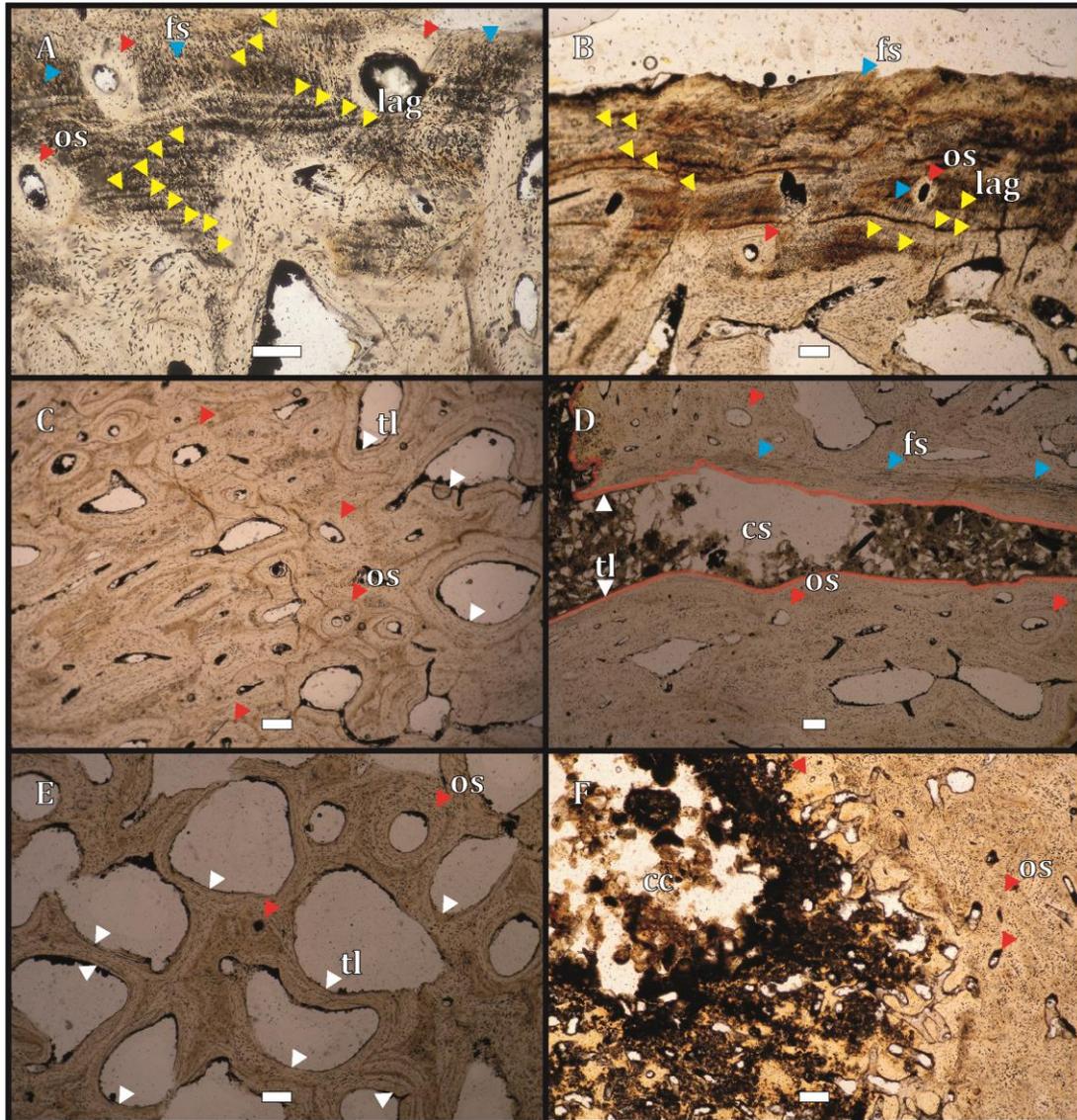


Figura 7. Plesiosaurio (MLP 93-XII-20-1). Secciones del centro vertebral caudal. A y B) MLP-Ph 118 región cortical. C y D) MLP-Ph 119 región medular. E y F) MLP-Ph 120 región medular. Abreviaturas: **cc**, cavidad central; **cs**, canales sanguíneos; **fs**, fibras de Sharpey; **lag**, líneas de crecimiento detenido; **os**, osteones secundarios; **tl**, tejido lamelar. A, B, C, D, E y F con luz normal. Escala = 400 μ m.

3.2. Índice de compactación

A nivel macroscópico las secciones analizadas presentan un tejido esponjoso trabecular. El grado de compactación del centro vertebral es variado, observándose diferencias en los valores del índice de compactación (IC) a nivel inter e intravertebral (Fig. 8). En la vértebra cervical el IC es de 44,67%, 46,51% y de 50,55% en las secciones anterior (MLP-Ph 122), media (MLP-Ph 123) y posterior (MLP-Ph 124) respectivamente. En la vértebra pectoral el IC es de 53,08% en la sección media (MLP-Ph 121). Debido a la presencia de fracturas producto de los procesos tafonómicos de conservación de la vértebra dorsal, se optó por seguir dos metodologías para definir el IC. La primera, contempla la totalidad de la sección, incluyendo los espacios generados por fracturas (IC-1). La segunda, las excluye (IC-2). Este último, se determinó calculando la media de las dos partes que conformaban la sección. En la vértebra dorsal el IC-1 es de 59,02%, 58,78% y de 45,50% en las secciones anterior (MLP-Ph 125), media (MLP-Ph 126) y posterior (MLP-Ph 127) correspondientemente, mientras que el IC-2 es de 64,88%, 58,58% y de 49,71% respectivamente (Fig. 9). En la vértebra caudal el IC se tomó del trabajo de Talevi (2015), el cual es de 83%, 78% y 78,36 para las secciones anterior (MLP-Ph 118), media (MLP-Ph 119) y posterior (MLP-Ph 120) respectivamente.

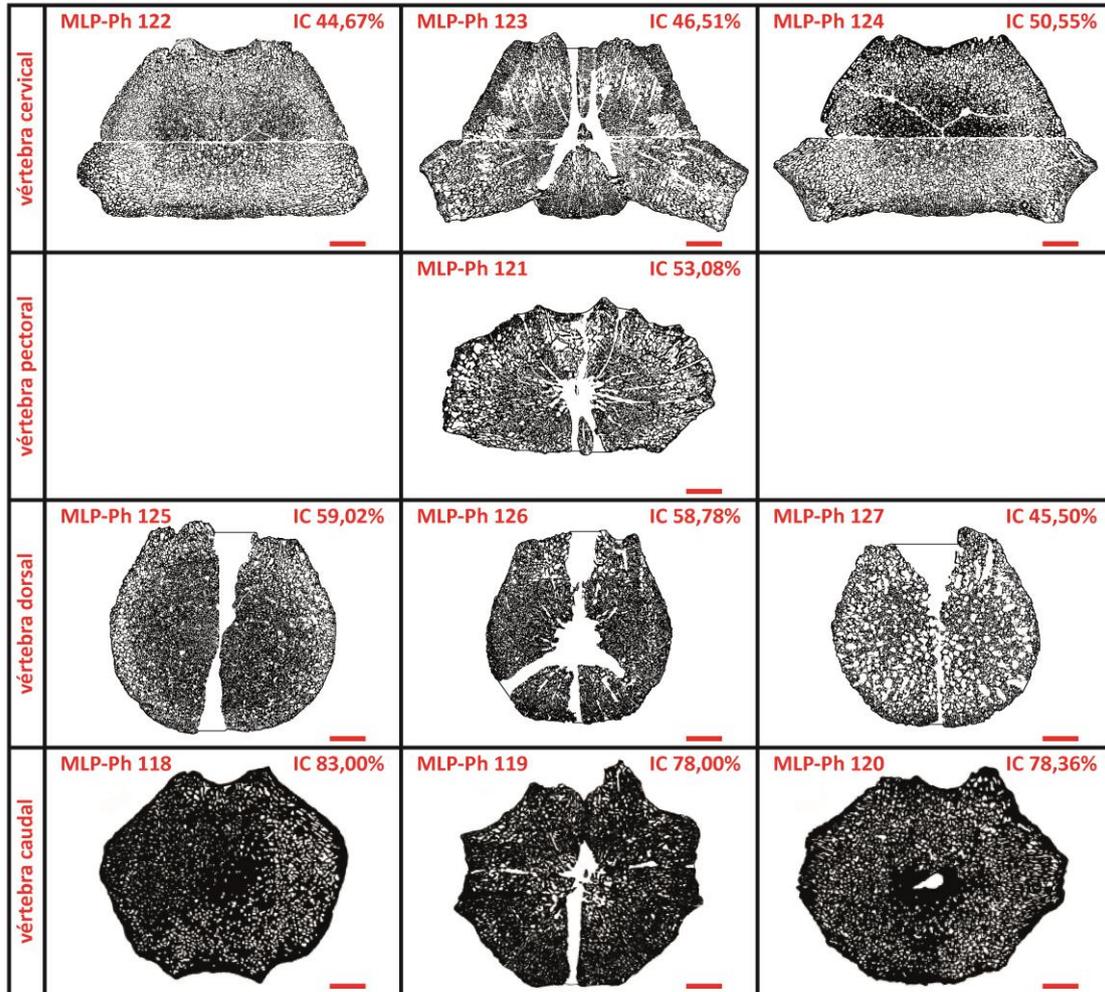


Figura 8. Vista general y microanatomía de las secciones transversales. Índices de compactación de las secciones cervical, pectoral, dorsal (IC-1), caudal. Escala = 1 cm. Figuras de la vértebra caudal tomada de Talevi, 2015.

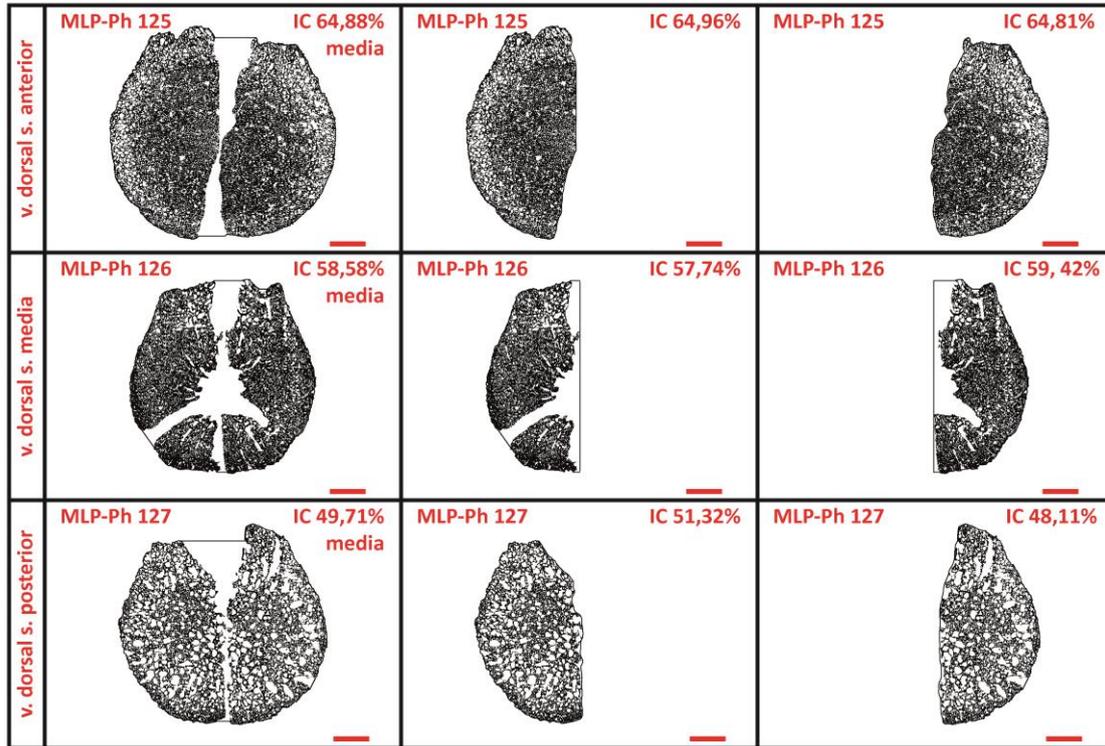


Figura 9. Vista general y microanatomía de las secciones dorsales (IC-2). Escala = 1 cm.

CAPÍTULO 4 – DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

4.1. Estadio ontogenético

Un problema común en la paleontología de vertebrados y en especial en los estudios sobre plesiosaurios es generar divisiones taxonómicas o diagnosticar clados de orden superior teniendo en cuenta variaciones anatómicas que se deben, en realidad, a diferencias ontogenéticas (Welles, 1952; Persson, 1963; Carpenter, 1999; O’Gorman, 2013). Este problema muchas veces es debido a la escasez de material diagnóstico, la existencia de cambios ontogenéticos importantes, y la ausencia de series ontogenéticas más o menos completas (Welles, 1952, 1962; Brown, 1981; Carpenter, 1996; O’Keefe y Hiller, 2006). Por otro lado, la pedomorfosis es muy frecuente en los reptiles marinos, lo que también dificulta el establecimiento de criterios para la determinación de estadios ontogenéticos (Rieppel, 1989; Carroll, 1997; O’Keefe, 2006; Araujo *et al.*, 2015; Wintrich *et al.*, 2017). No obstante, la variación ontogenética en la morfología ósea de los plesiosaurios es conocida y está bien documentada (Andrews, 1913; Welles, 1943; Brown, 1981; O’Keefe y Hiller, 2006). En el caso particular de los plesiosaurios, Brown (1981) ha propuesto una serie de criterios anatómicos/osteológicos para la determinación de la clases de edad de los individuos, tales como el grado de fusión del arco neural al centro vertebral. De acuerdo con lo propuesto por este autor, se pueden utilizar clases de edad (*grow stages*) para nominar los estadios de

desarrollo ontogenético de un individuo. Las clases de edades que Brown propuso:

- (1) Juvenil: aquella en la que los arcos neurales de las vértebras no están fusionados al centro.
- (2) Adulto: aquélla en la que la fusión de los arcos neurales ha tenido lugar.
- (3) Senil: aquélla en la que el arco neural y centro vertebral están fusionados y adicionalmente se observan otros caracteres de osificación avanzada.

Sin embargo, la aplicación de este sistema presenta algunas dificultades. No todos los arcos neurales se fusionan en el mismo momento (Welles 1943; Gasparini *et al.*, 2003; O’Gorman *et al.*, 2011; O’Gorman, 2013) y en los casos de fusión parcial, no deberían ser considerados como individuos juveniles según la clasificación de Brown (1981) pero tampoco adultos, dado que la fusión no es total.

Por otro lado, las definiciones de las clases de edades de Brown no permiten trabajar directamente con materiales aislados. Si los arcos neurales no se fusionan al centro vertebral todos en un mismo momento, el registro de una sola vértebra fusionada no asegura que las demás vértebras de la columna lo hayan estado. Incluso en algunas vértebras el arco neural no se fusiona hasta un estadio ontogenético muy tardío (O’Gorman, 2013). De acuerdo con O’Gorman (2013) en estos casos las clases de edades de Brown (1981) pueden ser utilizadas pero con algunas consideraciones: se pueden describir las características de un elemento (*e.g.*, una vértebra puede tener características juveniles o adultas) con cierto grado de independencia del estado del individuo completo. En el caso del material analizado, todas las

vértebras, representando diferentes secciones de la columna vertebral, muestran el arco neural fusionado al cuerpo vertebral, pudiendo con esto determinar que se trataría de un ejemplar adulto.

La microestructura ósea también ha sido propuesta como una herramienta útil para determinar edades relativas. Tradicionalmente, se ha sugerido que el grado de compactación de los huesos varía a lo largo de la ontogenia de los plesiosaurios (Wiffen et al. 1995), diferenciando un patrón típicamente juvenil, caracterizado por una compactación de la estructura interna y un incremento de la masa ósea (tejido denso = paquiostóico *sensu stricto*, Houssaye, 2009, 2013), de un patrón adulto muy esponjoso y remodelado (tejido liviano = osteoporótico, e.g., Cruickshank *et al.*, 1996; Gasparini y Salgado, 2000; Fostowicz-Frelik y Gaździcki, 2001; Salgado *et al.*, 2007). Trabajos posteriores sugirieron que el grado de compactación no sería un buen indicador de la edad relativa del individuo (Street y O'Keefe, 2010; Liebe y Hurum, 2012; Talevi y Fernández, 2015). A nivel histológico, en individuos adultos cabría esperar un mayor grado de remodelación ósea que en estadios juveniles (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Chinsamy-Turan, 2005). A su vez, la presencia de un sistema circunferencial externo indicaría que el individuo ha alcanzado la madurez esquelética (Mitchell y Sander, 2014; O'Keefe *et al.*, 2019). La existencia de dicha capa, se ha utilizado históricamente como indicador del cese del desarrollo en organismos con crecimiento determinado (Reid, 1996; Chinsamy Turan, 2005).

En el caso del ejemplar MLP 93-XII-20-1, las características histológicas observadas en las cuatro vértebras analizadas permiten indicar en concordancia con las características osteológicas, que se trata de un individuo

adulto. La presencia de un alto grado de remodelación, con osteones secundarios bien desarrollados, presentes en la región cortical, incluso llegando este frente de remodelación hasta la superficie ósea observado en todas las vértebras analizadas (Fig. 4A,B y C; 5A; 6A, C y F; 7A y B), junto con la presencia de tejido trabecular secundario en la región medular también observado en todas las vértebras (Fig. 4D y E; 5C; 6B y D; 7C y E) y la presencia de un sistema circunferencial externo presente en las vértebras cervical, pectoral, dorsal y caudal permiten afirmar que el individuo había alcanzado su madurez esquelética al momento de morir.

4.2. Marcas de crecimiento

El estudio de la histología ósea ha dado paso al desarrollo de la esqueletocronología, término utilizado para definir la edad de un individuo o ciclos de depositación ósea que indiquen cambios estacionales sobre la base del estudio de las líneas de crecimiento retenidas en el tejido óseo. El análisis de estas marcas de crecimiento es una vía alternativa para obtener tasas de crecimiento, así como también para estimar la edad de maduración de un organismo (Snover *et al.*, 2007). En este contexto, la esqueletocronología es un método basado en la cuantificación de las líneas de crecimiento encontradas en el hueso cortical, que ha sido aplicada a distintos grupos de reptiles marinos (e.g., Castanet y Smirina, 1990; Sander, 1990; Snover, 2002; Pellegrini, 2007; Snover *et al.*, 2007; Talevi, 2011; Klein, 2012, Klein *et al.*, 2015). Este tipo de marcas son observadas a menudo en los huesos largos, donde el crecimiento óseo ocurre principalmente de forma centripeta a partir de un centro de osificación, quedando el hueso más joven o recién formado en la periferia.

También se puede crear tejido óseo nuevo en el centro del hueso, pero este mecanismo ocurre a través de la remodelación de hueso existente. Dicha remodelación destruye el hueso primario, incluyendo las marcas de crecimiento, haciendo a veces imposible el estudio de tasas de crecimiento y el cálculo de la edad basada en el tejido óseo de ésta área. Las partes internas de un hueso altamente vascularizado hacen también menos evidentes a las marcas de crecimiento, es por esto que la región cortical de un hueso, menos expuesta a la remodelación, resulta más útil para observar estas marcas. Un ciclo de crecimiento se divide en un periodo de crecimiento rápido de hueso, seguido por un periodo de disminución en la tasa de crecimiento que en ocasiones conduce a un cese temporal completo. Los periodos de crecimiento se presentan en el hueso como zonas de crecimiento relativamente amplias, intercaladas por franjas delgadas de *annuli* o líneas de crecimiento detenido (*lines of arrested growth, LAG*) que representan los periodos donde el hueso disminuye su acreción (Castanet *et al.*, 1993). El método de las marcas de crecimiento asume que las líneas de crecimiento cíclico en el hueso cortical son anuales, y por lo tanto, cada línea de una sección transversal de un hueso largo representa un año de vida. La línea o zona delgada (*annuli*) se compone de tejido avascular y es la cantidad de hueso depositado durante el periodo de no crecimiento (por lo general en invierno); la zona más gruesa es el crecimiento alcanzado durante la temporada de crecimiento. En algunos casos, el crecimiento cesa casi completamente durante la temporada de no crecimiento, por lo que el *annuli* se reduce a una sola línea llamada línea de crecimiento detenido (*LAG*), también conocido como línea de descanso (*rest line*) (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). Starck y Chinsamy (2002) sugirieron que

se espera encontrar una histovariabilidad en los distintos elementos del esqueleto, es por esta razón que este tipo de estudio es válido aplicarlo en regiones neutrales de los huesos largos. No obstante, si bien la aplicación de este criterio como indicador de la edad absoluta ha sido cuestionada (Reid, 1990), resulta un buen indicativo de la edad relativa entre distintos ejemplares de una misma especie (Pellegrini, 2007).

Si bien en el presente estudio no se analizaron huesos apendiculares, las vértebras descritas presentan marcas de crecimiento. Asumiendo que estas marcas de crecimiento preservadas en las vértebras fueron anualmente depositadas, se infieren las siguientes edades mínimas estimadas para los distintos elementos estudiados:

- (1) Vértebra Cervical (MLP-Ph 123): 5 años.
- (2) Vértebra Pectoral (MLP-Ph 121): 9 años.
- (3) Vértebra Dorsal (MLP-Ph 126): 9 años.
- (4) Vértebra Caudal (MLP-Ph 120): 20 años.

Se ha demostrado que los diferentes elementos (huesos) muestran tasas de crecimiento distintas (Castanet *et al.* 1996), y grados de remodelación diferentes (Talevi y Fernández 2015). Éste es un punto importante a la hora de evaluar las tasas de crecimiento y edades globales de los organismos a partir de huesos aislados. En el presente trabajo se encontró que el elemento de la columna vertebral que presenta un menor grado de remodelación y menores evidencias de reabsorción y una mayor preservación de la cantidad de marcas de crecimiento es la vértebra caudal. Esto brinda un criterio auxiliar a la hora de no contar con elementos apendiculares para realizar estudios de esqueletocronología. La presente contribución parece indicar que al menos en

los plesiosaurios elamosáuridos las vértebras caudales serían el elemento de la columna vertebral más útil para realizar esqueletocronología, y reflejaría con mayor aproximación la edad mínima del individuo.

4.3. Suministro sanguíneo

Todas las vértebras cervicales de los plesiosaurios muestran un par de grandes forámenes en la superficie ventral de los centros vertebrales (Romer, 1956). Estos forámenes se denominan *foramina subcentral o subcentralia* (Storrs, 1991; Noe et al., 2017; Wintrich et al, 2017), son una autapomorfía de plesiosaurios y se encuentran con gran regularidad en miembros del clado (Storrs, 1991; O'Keefe, 2001; Benson y Druckenmiller, 2014; Wintrich et al., 2017).

Storrs (1991) interpretó estos forámenes subcentrales de las vértebras cervicales como forámenes nutricios. Por su parte, Rothschild y Storrs (2003) propusieron que este suministro vascular en las vértebras de los plesiosaurios les brindaba una gran provisión de sangre, de manera tal que la oclusión de un vaso no comprometería la nutrición en estos huesos. Sería por esta razón que las vértebras de los plesiosaurios no suelen evidenciar signos de necrosis avascular. Además, el foramen nutriticio (*foramina subcentralia*) y los vasos sanguíneos en las vértebras de plesiosaurios indicarían de acuerdo con Rothschild y Storrs (2003) una mayor adaptación a hábitos de buceo.

Wintrich et al. (2017) interpretan a estas estructuras como arterias intersegmentarias y no como canales nutricios. Estos autores además interpretan que estas arterias intersegmentarias, las cuales no son reabsorbidas durante la ontogenia y que persisten en sus estadios post-

embriológicos, constituyen una característica pedomórfica del grupo. De acuerdo con Wintrich *et al.* (2017), en las vértebras cervicales de los plesiosaurios, el proceso de obliteración de las arterias intersegmentarias cervicales no ocurrió, de manera que estas arterias se mantuvieron en posición y permanecieron funcionales, extendiéndose (siguiendo la dirección del flujo sanguíneo) a través del centro vertebral. A favor de esta hipótesis estos autores señalan que, en el caso de los canales nutricios, el sistema vascular se disemina en el tejido óseo, mientras que los vasos sanguíneos son continuos, extendiéndose dorsoventralmente. El tejido óseo crece alrededor de las arterias, y éstas se mantienen como estructura. El curso de los canales pareados a través del centro vertebral sugeriría que estas estructuras originalmente albergaban arterias continuas que atravesaban el centro vertebral en dirección dorsoventral, lo que abre la posibilidad de que contengan arterias intersegmentarias persistentes y no canales nutricios, los cuales habrían terminado dentro de la región central de la vértebra. Del mismo modo, la localización y simetría bilateral de estos canales pareados representarían características vasculares embriológicas, las cuales se incorporaron al primordio del centro vertebral durante la re-segmentación del esqueleto axial embrionario. Esto podría estar relacionado con el elevado número de vértebras cervicales, la rigidez del cuello y el aumento adaptativo a ambientes pelágicos de los plesiosaurios, en comparación con otros sauropterigios. Otra posible ventaja adaptativa de la retención de las arterias intersegmentarias podría estar vinculada a la prevención de la compresión de los vasos sanguíneos durante el buceo profundo y a la termorregulación del cuello (Wintrich *et al.*, 2017).

La sección media de la vértebra cervical (MLP-Ph 123) analizada en el presente estudio revela que los forámenes subcentrales ventrales y dorsales (derechos e izquierdos), están interconectados por un canal que pasa a través del centro de osificación del centro vertebral. Estos dos canales no terminan en el centro de osificación sino que lo atraviesan (Fig. 2). La apariencia general de los dos canales en sección transversal tiene forma de X, dado a que los canales divergen gradualmente entre sí hacia ambos laterales sin conectarse en el interior del centro vertebral. El curso de los canales pareados a través del centro vertebral sugeriría, y podrían interpretarse de acuerdo a lo propuesto por Wintrich *et al.* (2017), que estas estructuras contenían arterias intersegmentarias persistentes. Desde el interior del centro vertebral emergen cuatro canales de menor calibre: un par se orienta hacia el arco neural y el otro par hacia los procesos transversos.

Es interesante mencionar que Wintrich *et al.* (2017) sólo analizaron secciones vertebrales cervicales. Los autores mencionan que en las vértebras dorsales no hay evidencia de forámenes subcentrales o nutricios y que en las vértebras pectorales no hay información publicada. En este trabajo se analizaron las secciones medias de vertebrales pectorales, dorsales y caudales donde se observan forámenes subcentrales que se prolongan en canales desde la porción ventral hacia la dorsal pasando por el centro de osificación.

En el caso de la sección media de la vértebra pectoral (MLP-Ph 121) se distinguen dos forámenes ventrales y dos forámenes dorsales (Fig. 2). Al igual que en la vértebra cervical estos forámenes se unen a través de un canal dorsoventralmente. A diferencia de la vértebra cervical se observa un espacio en el centro vertebral pero no se interpreta como una verdadera cavidad

medular, sino como parte del centro de osificación. En este caso y quizás por la pérdida de trabéculas durante la osificación o bien durante la preparación de la sección delgada, pueden aparecer estos espacios mayores en el centro vertebral, lo que resulta en una conexión aparente entre los canales. Desde el centro vertebral, emergen canales de menor calibre (subcanales), donde incluso algunos llegan hasta la región cortical. Esta sección es donde se observa el mayor número de subcanales de todos los elementos vertebrales analizados.

En la sección media (MLP-Ph 126) de la vértebra dorsal (Fig. 2) se observan dos forámenes ventrolaterales y no se distingue claramente un foramen dorsal debido a la existencia de una fractura mecánica. Debido a la ausencia de relleno sedimentario, es imposible distinguir canales de menor calibre.

En la vértebra caudal (MLP-Ph 119) sólo se observa un foramen ventral y un foramen dorsal (Fig. 2). Además, desde el centro de osificación emergen seis subcanales, donde dos pares se orientan hacia los procesos transversos y un par se orienta hacia el arco neural.

Los canales y subcanales se encuentran revestidos de tejido lamelar e incluso en la vértebra pectoral, se observan algunas fibras de Sharpey tapizando dichos espacios.

Como en el caso de la vértebra cervical quizás en toda la columna estos forámenes y canales podrían ser interpretados de acuerdo a lo propuesto por Wintrich *et al.* (2017). Futuros estudios con nuevos ejemplares ayudarán a comprender mejor el sistema vascular vertebral de plesiosaurios.

4.4. Índice de compactación

Como se ha mencionado anteriormente, se ha propuesto que el grado de compactación puede resultar un buen proxy del estadio ontogenético en los plesiosaurios (Wiffen *et al.*, 1995; Fostowicz-Frelik y Gaździcki, 2001). No obstante, Street y O'Keefe (2010) encuentran un incremento en el tamaño de las gastralias y una distribución particular del tejido compacto (paquiostosis) en un ejemplar adulto de un plesiosaurio criptoclídido, *Tatenectes laramiensis*. Estos autores concluyen que en este caso la estructura ósea es un indicativo del ambiente más que el estadio ontogenético. En el mismo sentido que Street y O'Keefe (2010), Liebe y Hurum (2012) analizaron la estructura interna de huesos del miembro de cuatro plesiosaurios jurásicos y observaron que no todos siguen la trayectoria ontogenética planteada, por lo que no logran encontrar una correlación directa entre el estadio ontogenético y el grado de compactación.

Talevi y Fernández (2015) analizaron el grado de compactación entre distintos elementos de un mismo esqueleto de un plesiosaurio elasmosáurido. Sus resultados demostraron que el índice de compactación varía notoriamente de acuerdo con el hueso analizado, y aun dentro de un mismo elemento. Por otro lado, Talevi (2015) analizó un vertebra caudal de plesiosaurio en diferentes secciones demostrando que el grado de compactación no variaba significativamente a lo largo del centro vertebral, al menos en las vértebras caudales. Tanto la región anterior, media y posterior del centro presentan una compactación similar que varía entre el 78 y 83% evidenciando, en conjunto, un elemento compacto. Si bien en ese trabajo se analizó un solo elemento, los

resultados obtenidos indican que, contrariamente a lo propuesto tradicionalmente, el elemento muestra un alto índice de compactación, pero con características histológicas (alto grado de remodelación) y anatómicas (fusión del arco neural al cuerpo vertebral) adultas.

En las muestras analizadas en este trabajo (Fig. 8 y 9), se observa que el IC no varía significativamente a lo largo de un mismo elemento, en coincidencia con lo analizado por Talevi (2015). No obstante, sí es posible observar diferencias significativas en el IC a lo largo de la columna vertebral. Estas diferencias son fácilmente observables en las secciones medias de las vértebras. Así, la sección media de la vértebra cervical tiene un IC de 46.51% y la sección media de la vértebra caudal un IC de 78%. Considerando las secciones medias de las vértebras, se aprecia un incremento en el IC desde la región cervical hacia la región caudal (46,51% - 53,08% - 58,78% - 78,00%).

4.5. Conclusiones

En virtud de lo mencionado, se puede concluir que:

- (1) Todas las vértebras presentan un alto grado de remodelación y un sistema fundamental externo que indica que el individuo alcanzó la madurez esquelética.
- (2) La vértebra caudal presenta, dentro de todas las muestras analizadas, el menor grado de remodelación y conserva la mayor cantidad de líneas de crecimiento detenido. Este elemento refleja con mayor aproximación la edad mínima del individuo.

(3) La vertebra pectoral presenta mayor número de canales y subcanales pertenecientes al sistema vascular.

(4) Considerando las secciones medias de los elementos vertebrales, se observa un aumento del IC desde la región cervical hacia la región caudal.

Estas diferencias en la microestructura ósea son claramente identificables y brindan un criterio a la hora de determinar qué elemento de la columna y en qué porción del mismo realizar las secciones delgadas. Esto proporcionará una mayor información a nivel paleohistológico que permitirá realizar inferencias de índole paleobiológicas tales como estadio ontogenético, crecimiento diferencial de diferentes partes del esqueleto, suministro sanguíneo, entre otras.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ameghino, F. 1893. Sobre la presencia de vertebrados de aspecto Mesozoico en la Formación Santacruceña de Patagonia austral. Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires 1: 75-84.

Andrews, C.W. 1911. Description of a new plesiosaur (*Plesiosaurus capensis*, sp. nov.) from the Uitenhage Beds of Cape Colony. Annals of the South African Museum 1: 309-322.

Araújo, R., Polcyn, M. J., Lindgren, J., Jacobs, L. L., Schulp, A. S., Mateus, O. y Morais, M. L. 2015. New aristonectine elasmosaurid plesiosaur specimens from the Early Maastrichtian of Angola and comments on pedomorphism in plesiosaurs. Netherlands Journal of Geosciences 94(1): 93-108.

Bardet, N., Godefroit, P. y Sciau, J. 1999. A new elasmosaurid plesiosaur from the Lower Jurassic of southern France. Palaeontology 42: 927-952.

Benson, R. B. J. y Druckenmiller, P. S. 2014. Faunal turnover of marine tetrapods during the Jurassic–Cretaceous transition. Biological Reviews 89:1-23.

Bernard, A., Lécuyer, C., Vincent, P., Amiot, R., Bardet, N., Buffetaut, E., Cuny, G., Fourel, F., Martineau, F., Mazin, J. M. y Prieur, A. 2010. Regulation of Body Temperature by Some Mesozoic Marine Reptiles. Science 328: 1379-1382.

Brown, D. S. 1981. The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia) and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauroidea. Bulletin of British Museum of Natural History, Geology 35: 253-347.

Cabrera, A. 1941. Un plesiosaurio nuevo del Cretaceo del Chubut. Revista del Museo de La Plata 2: 113-130.

Castanet, J. y Smirina, E. 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Biologie Animale*, 13th Série, 11: 191-196.

Castanet, J., Francillon-Vieillot, H., Meunier, F.J. and Ricqlès, A. de. 1993. Bone and individual aging. Pages 245-283 in *Bone7: Bone Growth*. Hall, B. B. K. CRC Press. Boca Raton, Florida, 245-283.

Castanet, J., Grandin, A., Abourachid, A. y de Ricqlès, A., 1996. Expression de la dynamique de croissance dans la structure de l'os périostique chez *Anas platyrhynchos*. *Comptes rendus de l'Académie de Sciences Paris. Sciences de la vie* 319: 301-308.

Carignano, A. P. y Varela, J. A. 2010. Ostrácodos (crustacea) de la Formación Allen (Cretácico Tardío), cuenca neuquina, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 14: 169-178.

Carpenter, K. 1996. A review of short-necked plesiosaurs from the Cretaceous of the Western Interior, North America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 201: 259-287.

Carpenter, K. 1999. Revision of North American elasmosaurids from the Cretaceous of the Western Interior. *Paludicola* 2: 148-173.

Carroll, R. L. 1997. Chapter 17 – Mesozoic marine reptiles as models of long-term, large-scale evolutionary phenomena, 467-489.

Cerda, I. A. y Salgado, L. 2008. Gastrolitos en un plesiosaurio (Sauropterygia) de la Formación Allen (Campaniano–Maastrichtiano), provincia de Río Negro, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 45: 529–536.

Chatterjee, S. y Small, B. J. 1989. New plesiosaur from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Special Publications of the Geological Society* 47: 197–215.

- Chinsamy, A. 2005. The microstructure of dinosaur bone. Deciphering Biology with fine-scale techniques. Johns Hopkins University Press. Baltimore.
- Chinsamy, A. y Raath, M. A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontographia Africana* 29: 39-44.
- Cicimurri, D. J. y Everhart, M. J. 2001. An elasmosaur with stomach contents and gastroliths from the Pierre Shale (Late Cretaceous) of Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 104: 129-143.
- Concheyro, A., Caramés, A., Amenabar, C. R. y Lescano, M. 2014. Nannofossils, foraminifera and microforaminiferal linings in the Cenozoic diamictites of Cape Lamb, Vega Island, Antarctica. *Polar Polish Research* 35(1): 1-26.
- Cruickshank, A. R. I., Martill, D. M. y Noé, L. F. 1996. A pliosaur (Reptilia, Sauropterygia) exhibiting pachyostosis from the Middle Jurassic of England. *Journal of the Geological Society* 153: 873-879.
- D'Angelo, J.S., Novas, F.E., Lirio, J.M y Isasi, M.P. 2008. Primer registro de Polycotylidae (Sauropterygia, Plesiosauroidea) del Cretácico Superior de Antártida. 3º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados 72.
- del Valle, R. A., Medina, F. y Gasparini, Z. 1977. Nota preliminar sobre el hallazgo de reptiles fósiles marinos del suborden Plesiosauria en las islas James Ross y Vega, Antártida. *Contribución del Instituto Antártico Argentino* 212: 1-13.
- de Ricqlès, A. y de Buffrénil, V. 2001. Bone Histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: where are we? En: Mazin, J. M. y de Buffrénil, V. *Secondary Adaptation of tetrapods to life in water*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, ünchen, Germany, 289-310.

de Ricqlès, A., Meunier, F. J., Castanet, J. y Francillon-Viellet, H. 1991. Comparative microstructure of bone. En Hall B. B. K.. Bone, Volume 3: Bone matrix and bone specific products. CRC Press. Boca Raton. Florida.

Erickson, 2005 Erickson GM. 2005. Assessing dinosaur growth patterns: a microscopic revolution. Trends in Ecology & Evolution 20: 678-684.

Everhart, M. J., 2005. Elasmosaurid remain from the Pierre Shale (Upper Cretaceous) of western Kansas. Possible missing elements of the type of *Elasmosaurus platyurus* Cope 1868?.

<http://www.Palarch.nl/Paleontology/paleontology> (acceso 21/09/12).

Farke, A. A. 2007. Reexamination of paleopathology in Plesiosaurs and implications for behavioral interpretations. Journal of Vertebrate Paleontology 27: 724-726.

Farlow, J. O., Dodson, P. y Chinsamy, A. 1995. Dinosaur Biology. Annual Review of Ecology and Systematics 26: 445-71.

Fleischle, C. V., Wintrich, T. y Sander P. M. 2018. Quantitative histological models suggest endothermy in plesiosaurs. PeerJ 6: e4955.

Fostowicz-Frelik, L. y Gaździcki, A. 2001. Anatomy and Histology of plesiosaur bones from the Late Cretaceous of Seymour Island, Antarctic Peninsula. Palaeontologia Polonica 60: 7-32.

Francillon-Vieillot, H., Buffrénil, V. de, Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F.J., Sire, J.Y., Zylberberg, L. y de Ricqlès, A. de. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En Carter, J. G. Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. Van Nostrand Reinhold. New York, 471-530.

Gasparini, Z. y Goñi, R. 1985. Los plesiosaurios el Cretácico de America del Sur y del continente antártico. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos* 27: 55-63.

Gasparini, Z. y De la Fuente, M. 2000. Tortugas y plesiosaurios de la Formación La Colonia (Cretácico Superior) de Patagonia, Argentina. *Revista Española de Paleontología* 15: 23-35.

Gasparini, Z. y Salgado, L. 2000. Elamosáuridos (Plesiosauria) del Cretácico Tardío del norte de Patagonia. *Revista Española de Paleontología* 15: 13-21.

Gasparini, Z. y Spalletti, L. A. 1990. Un nuevo cocodrilo en los depósitos mareales maastrichtianos de la Patagonia noroccidental. *Ameghiniana* 27: 141-150.

Gasparini, Z., del Valle, R. y Goñi, R. 1984. Un elamosaurido (Reptilia, Plesiosauria) del Cretácico Superior de la Antártida. *Contribuciones del Instituto Antártico Argentino* 305: 1-24.

Gasparini, Z., Salgado, L. y Casadío, S. 2003. Maastrichtian plesiosaur from northern Patagonia. *Cretaceous Research* 24: 157-170.

González Riga, B. J. 1999. Hallazgos de vertebrados fósiles de la Formación Loncoche, Cretácico Superior de la Provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 36: 401-410.

Houssaye, A. 2009. "Pachyostosis" in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology* 4: 325-340.

Houssaye, A. 2013. Palaeoecological and morphofuntional interpretation of bone mass increase: an example in Late Cretaceous shallow marine squamates. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 88: 117–139.

Kear, B. P. 2003. Cretaceous marine reptiles of Australia: a review of taxonomy and distribution. *Cretaceous Research* 24: 277-303.

Kear, B. P. 2006. Marine reptils from the Lower Cretaceous of south Australia: Elements of a high-latitude cold wáter assemblage. *Palaeontology* 49: 837-856.

Kellner, A., Simões, T., Riff, D., Grillo, O., Romano, P., Paula, H., Ramos, R., Carvalho, M., Sayão, J. y Oliveira, G., Rodriguez, T. 2011. The oldest plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia) from Antarctica. *Polar Research* 30: 1-6.

Ketchum, H. F. y Benson, R. B. J. 2010. Global interrelationships of Plesiosauria (Reptilia, Sauropterygia) and the pivotal role of taxon sampling in determining the outcome of phylogenetic analyses. *Biological Reviews* 85: 361-392.

Ketchum, H. F. y Benson, R. B. J. 2011. A new pliosaurid (Sauropterygia, Plesiosauria) from the Oxford Clay Formation (Middle Jurassic, Callovian) of England: evidence for a gracile, longirostrine grade of Early-Middle Jurassic pliosaurids. *Special Papers in Palaeontology* 86: 109-129.

Klein, N. 2010: Long bone histology of Sauropterygia from the Lower Muschelkalk of the Germanic Basin provides unexpected implications for phylogeny. *Plos One* 5: 1-25.

Klein, N. 2012. Postcranial morphology and growth of the pachypleurosaur *Anarosaurus heterodontus* (Sauropterygia) from the Lower Muschelkalk of Winterswijk, The Netherlands. *Paläontologische Zeitschrift* 86(4).

Klein, N. Neenan, J. M., Scheyer, T. M. y Griebeler, E. M. 2015. Growth patterns and life-history strategies in Placodontia (Diapsida: Sauropterygia). *Royal Society Open Science* 2: 140440.

Kubo, T., Mitchell, M. T. y Henderson, D. M. 2012. *Albertonectes vanderveldei*, a new elasmosaur (Reptilia, Sauropterygia) from the Upper Cretaceous of Alberta. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 557-572.

Liebe, L. y Hurum, J. H. 2012. Gross internal structure and microstructure of plesiosaur limb bones from the Late Jurassic, central Spitsbergen. *Norwegian Journal of Geology* 92: 285-309.

Marensi, S. A., Salani, F. M. y Santillana S. N. 2001. Geología del Cabo Lamb, Isla Vega, Península Antártica. Instituto Antártico Argentino Contribución 530: 1-43.

Martin, J. E., Sawyer, J. F., Reguero, M. y Case J. A. 2007. Occurrence of a young elasmosaurid plesiosaur skeleton from the Late Cretaceous (Maastrichtian) of Antarctica. Online Proceedings of the 10th International Symposium on Antarctic Earth Sciences. Open Report 2007-104, Short Research Paper 066: 4.

Mitchell, J. y 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: 765-781.

Mc Henry, C. R., Cook, A. G., y Wroe, S. 2005. Bottom-feeding plesiosaurs. *Science* 310: 75.

Motani, R. 1999. Phylogeny of the Ichthyopterygia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 472-95.

Noe, L. F., Taylor, M. A., y Gómez-Pérez, M. 2017. An integrated approach to understanding the role of the long neck in plesiosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 62, 137-162.

Novas, F. E., D'Angelo, J. S., O'Gorman, J. P., Agnolin, F. L., Lirio, J. M. y Isasi, M. P. 2015. First record of Polycotylidae (Sauropterygia, plesiosauria) from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Cretaceous Research* 56: 563-568.

O'Gorman, J. P. 2012. The oldest elasmosaurs (Sauropterygia, Plesiosauria) from Antarctica, Santa Marta Formation (Upper Coniacian-Santonian - Upper Campanian) and Snow Hill Island Formation (Upper Campanian - Lower Maastrichtian), James Ross Island. *Polar Research* 31(1): 1-10.

O'Gorman, J. P. 2013. Plesiosaurios del Cretácico Superior de Patagonia y la Península Antártica (Tesis doctoral). Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

O'Gorman, J. P. 2015. Plesiosaurs (Diapsida, Sauropterygia) from late Cretaceous (late Campanian - early Maastrichtian) marginal marine environments from north Patagonia. *Asociación Paleontológica Argentina* 1: 187-195.

O'Gorman, J. P. 2016a. A small body sized non-aristonectine elasmosaurid (Sauropterygia, Plesiosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia with comments on the relationships of the patagonian and antarctic elasmosaurids. *Ameghiniana* 53: 245-268.

O'Gorman, J. P. 2016b. Argentinean plesiosaurs: a commented account of main records, systematic and biogeographical patterns and comments on future perspectives. *Contribuciones del MACN* 6: 37-47.

O'Gorman, J. P. 2016c. Reappraisal of *Fresnosaurus drescheri* (Plesiosauria; Elasmosauridae) from the Maastrichtian Moreno Formation, California, USA. *Cretaceous Research* 68: 9-20.

O'Gorman, J. P. y Varela, A. N. 2010. The oldest lower Upper Cretaceous plesiosaurs (Reptilia, Sauropterygia) from southern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 47: 447-459.

O'Gorman, J. P. y Gasparini, Z. 2012. Revision of *Sulcusuchus erraini* (Sauropterygia, Polycotylidae) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 37(2): 163-176.

O'Gorman, J. P. y Coria, R. A. 2017. A new elasmosaurid specimen from the Upper Maastrichtian of Antarctica: new evidence of a monophyletic group of Weddellian elasmosaurids. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 41(2): 1-10.

O'Gorman, J. P., Gasparini, Z. y Reguero, M. 2010. *Aristonectes parvidens* Cabrera (Sauropterygia, Plesiosauria) from Cape Lamb, Vega Island (Upper Cretaceous), Antártica. 31° Scientific committee on Antarctic Research R557.

O'Gorman, J. P., Salgado, L. y Gasparini, Z. 2011. Plesiosaurios de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) en el área del Salitral de Santa Rosa (Provincia de Río Negro, Argentina). *Ameghiniana* 48: 129-135.

O'Gorman, J. P., Olivero, E. B. y Cabrera, D. 2012a. Gastroliths associated with a juvenile elasmosaur (Plesiosauria, Elasmosauridae) from Snow Hill Island Formation (Upper Campanian - Lower Maastrichtian), Vega Island, Antarctica. *Alcheringa An Australasian Journal of Palaeontology* 36: 531-541.

O'Gorman, J. P., Salgado, L., Varela, J. y Parras, A. 2012b. Elasmosaurs (Sauropterygia, Plesiosauria) from La Colonia Formation (Campanian - Maastrichtian), Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 37(2): 259-267.

O'Gorman, J. P., Salgado, L., Cerda, I. A., Gasparini, Z. 2013a. First record of gastroliths associated with elasmosaur remains from La Colonia Formation (Campanian - Maastrichtian), Chubut, Patagonia Argentina, with comments on the probable depositional palaeoenvironment of the source of the gastroliths. *Cretaceous Research* 40: 212-217.

O'Gorman, J. P., Gasparini, Z. y Salgado, L. 2013b. Postcranial morphology of *Aristonectes* Cabrera, 1941 (Plesiosauria, Elasmosauridae) from the Upper Cretaceous of Patagonia and Antarctica. *Antarctic Science* 25: 71-82.

O'Gorman, J. P., Olivero, E. B., Santillana, S. y Reguero, M. 2014a. Gastroliths associated with an *Aristonectes* specimen (Plesiosauria, Elasmosauridae), López de Bertodano Formation (Upper Maastrichtian) Seymour Island (Is. Marambio), Antarctic Peninsula. *Cretaceous Research* 50: 228-237.

O'Gorman, J. P., Otero, R. A. y Hiller, N. 2014b. A new record of an aristonectine elasmosaurid (Sauropterygia, Plesiosauria) from the Upper Cretaceous of New Zealand, and the implications for the *Mauisaurus haasti* Hector, 1874 hypodigm. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 38:1-8.

O'Gorman, J. P., Lazo, D. G., Luci, L., Cataldo, C. S., Schwarz, E., Lescano, M. y Aguirre-Urreta, M. B. 2015a. New plesiosaur records from the Lower Cretaceous of the Neuquén Basin, west-central Argentina, an updated picture of occurrences and facies relationships. *Cretaceous Research* 56: 372-387.

O'Gorman, J. P., Salgado, L., Olivero, E. B. y Marensi, S. 2015b. *Vegasaurus molyi*, gen. et sp. nov. (Plesiosauria, Elasmosauridae), from the Cape Lamb Member (Lower Maastrichtian) of the Snow Hill Island Formation, Vega Island,

Antarctica, and remarks on Wedellian Elasmosauridae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35(3): e931285.

O'Gorman, J. P., Talevi, M. y Fernandez, M. 2016. Osteology of a perinatal aristonectine (Plesiosauria; Elasmosauridae). *Antarctic Science* 29: 61-72.

O'Gorman, J. P., Talevi, M. y Fernandez, M. 2017a. Osteology of a perinatal aristonectine (Plesiosauria; Elasmosauridae). *Antarctic Science* 29: 61-72.

O'Gorman, J. P., Otero, R. A., Hiller, N., Simes, J. y Terezow, M. 2017b. Redescription of *Tuarangisaurus keyesi* (Sauropterygia; Elasmosauridae), a key species from the uppermost Cretaceous of the Weddellian Province: internal skull anatomy and phylogenetic position. *Cretaceous Research* 71: 118-138.

O'Keefe, F. R. 2001. A cladistic analysis and taxonomic revision of the Plesiosauria (Reptilia, Sauropterygia). *Acta Zoologica Fennica* 213: 1-63.

O'Keefe, F. R. 2002. The evolution of plesiosaur and pliosaur morphotypes in the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia). *Paleobiology* 28(1), 101-112.

O'Keefe, F. R. 2004. Preliminary description and phylogenetic position of a new plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Toarcian of Holzmaden, Germany. *Journal of Paleontology* 78: 973-988.

O'Keefe, F. R. 2006. Neoteny and the plesiomorphic condition of the plesiosaur basicranium. En *Amniote Paleobiology* Carrano, M.T, Gaudin, T.J, Blob, R.W, Wible, J.R. University of Chicago Press, Chicago, 391-409.

O'Keefe, F. R. y Chiappe, L. M. 2011. Viviparity and K-selected life history in a Mesozoic marine plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia). *Science* 333(6044): 870-873.

O'Keefe, F. R., y Hiller, N. 2006. Morphologic and ontogenetic patterns in elasmosaur neck length, with comments on the taxonomic utility of neck length variables. *Paludicola* 5: 206–229.

O'Keefe, F. R., Sander, P. M., Wintrich, T. y Werning, S. 2019. Ontogeny of polycotyloid long bone microanatomy and histology. *Integrative Organismal Biology* 1: 1-26.

Olivero, E. B. 2012. Sedimentary cycles, ammonite diversity and palaeoenvironmental changes in the Upper Cretaceous Marambio Group, Antarctica. *Cretaceous Research* 34: 348-366.

Olivero, E.B. y Medina, F. A. 2000. Patterns of Late Cretaceous ammonite biogeography in southern high latitudes: the family Kossmaticeratidae in Antarctica. *Cretaceous Research* 21: 269-279.

Olivero, E. B., Martinioni, D. R. y Mussel, F. J. 1992. Sedimentología y bioestratigrafía del Cretácico Superior de Cabo Lamb (Isla Vega, Antártida). Implicancias sobre ciclos sedimentarios y evolución de la cuenca. En C. A. Rinaldi. *Geología de la Isla James Ross*. Instituto Antártico Argentino, Buenos Aires, 125-145.

Olivero, E. B., Ponce, J. J. y Martinioni, D. R. 2008. Sedimentology and architecture of sharp-based tidal sandstones in the upper Marambio Group, Maastrichtian of Antarctica. *Sedimentary Geology* 210: 11-26.

Organ, C., Janes, D., Meade, A. y Pagel, M. 2009. Genotypic sex determination enabled adaptive radiations of extinct marine reptiles. *Nature* 461: 389-392.

Ossa-Fuentes, L., Otero, R. A. y Rubilar-Rogers, D. 2017. Microanatomy and osteohistology of a Juvenile elasmosaurid plesiosaur from the Upper

Maastrichtian of Marambio (=Seymour) Island, Antarctica. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 66(2): 149-160.

Padian, K. 1997. Physiology. En: Curie, P. J. y Padian, K. *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego, 552-557.

Pellegrini, R. 2007. Skeletochronology of the limb elements of mosasaurs (Squamata; Mosasauridae). *Transactions of the Kansas Academy of Science* 110: 83-99.

Persson, P. O. 1963. A revision of the classification of the Plesiosauria with a synopsis of the stratigraphical and geological distribution of the group. *Lunds Universitets Arsskrift* 59: 1-57.

Pirrie, D., Crame, J. A. y Riding, J. B. 1991. Late Cretaceous stratigraphy and sedimentology of Cape Lamb, Vega Island, Antarctica. *Cretaceous Research* 12: 227-258.

Previtera, E. y Gonzalez Riga, B. J. 2008. Vertebrados cretácicos de la Formación Loncoche en Calmu Co, Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 45: 349–359.

Rasband, W. 2003. Image J. National Institutes of Health, Bethesda, MD (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>).

Reid, R. E. H. 1990. Zonal “growth rings” in dinosaurs. *Modern Geology* 15: 19-48.

Reid, R. E. H. 1996. Bone histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general, Part I: Introduction: Introduction to bone tissues. *Brigham Young University Geology Studies* 41: 25-72.

- Rieppel, O. 1989. A new Pachyplerosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 323, 1-73.
- Rieppel, O. 2000. Paraplocodus and the phylogeny of the Placodontia (Reptilia: Sauropterygia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 131: 635-659.
- Rinaldi, C. A. 1982. Upper Cretaceous in the James Ross Island Group. En: Craddock, C. Antarctic geosciences. University of Wisconsin Press. Madison. 281-286.
- Romer, A. S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 772.
- Rothschild, M. 2008. Vertebral pathology in mosasaurs. *Proceedings of the Second Mosasaur Meeting* 90-94.
- Rothschild, M. y Storrs, W. 2003. Decompression syndrome in plesiosaurs (Sauropterygia: Reptilia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 324-328.
- Rothschild, B. M., Clark, N. D. L. y Clark, C. M. 2018. Evidence for survival in a Middle Jurassic plesiosaur with a humeral pathology: What can we infer of plesiosaur behaviour? *Palaeontologia Electronica* 21.1.13A 1-11.
- Salgado, L., Parras, A. y Gasparini, Z. 2007. Un plesiosaurio de cuello corto (Plesiosauroidea, Polycotylidae) del Cretácico Superior del norte de Patagonia.
- Sander, M. 1990. Skeletochnology in the small Triassic reptile Neusticosaurus. *Annales des Sciences Naturelles Zoologie* 11: 213-217.
- Sato, T., Eberth, D. A., Nicholls, E. L. y Manabe, M. 2005. Plesiosaurian remains from non-marine to paralic sediments. En Currie, P. J. and Koppelhus, E. B. (eds). *Dinosaur provincial park*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana, 249-276.

Schmeisser, R. L. y Gillette, D. D. 2009. Unusual occurrence of gastroliths in a polycotyloid plesiosaur from the Upper Cretaceous Tropic Shale, southern Utah. *Palaios* 24: 453-459.

Snover, M. L. 2002. Growth and ontogeny of sea turtles using skeletochronology: methods, validation, and application to conservation. PhD dissertation, Duke University, Durham, NC.

Snover, M. L., Hohn, A. A., Crowder, L. B. y Heppell, S. S. 2007. Age and growth in Kemp's ridley sea turtles: evidence from mark recapture and skeletochronology. En: Plotkin, P. *Synopsis of the biology and conservation of the ridley sea turtle*. Smithsonian Inst Press, Washington, D.C., 89-105.

Storrs, G. W. 1991. Anatomy and relationships of *Corosaurus alcovensis* (Diapsida: Sauropterygia) and the Triassic Alcova Limestone of Wyoming. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 44: 1-151.

Starck, J. M. y Chinsamy, A. 2002. Bone microstructure and developmental plasticity in birds and other dinosaurs. *Journal of Morphology* 254: 232-246.

Street, H. P. y O'Keefe F. R. 2010. Evidence of pachyostosis in the cryptocleidoid plesiosaur *Tatenectes laramiensis* from the Sundance Formation of Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1279-1282.

Talevi, M., 2011 *Estudio Paleohistológico de reptiles marinos de Patagonia (Plesiosauria, Mosasauria, Ichthyosauria, Chelonia) aspectos fisiológicos y paleoecológicos implicados*. (Tesis doctoral). Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

Talevi, M. 2015. Microestructura ósea y suministro sanguíneo de una vértebra caudal de un elamosáurido (Plesiosauria, Elamosauridae) del Maastrichtiano

(Cretácico tardío) de la Antártida. *Asociación Paleontológica Argentina* 15: 196-203.

Talevi, M. y Fernández, M. 2011. Variaciones en el grado de remodelación ósea del postcráneo de un Elasmosaurido de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano, Cretácico Superior) de Río Negro, Argentina. Libro de resúmenes, abstract número 1. *Ameghiniana* 48 (4) Suplemento 2011–resúmenes R251

Talevi, M. y Fernandez, M. S. 2015. Remodelling of skeletal tissues bone and structural specializations in a elasmosaurid (Sauropterygia: Plesiosauroidea) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Historical Biology* 27: 60-67.

Taylor, M.P., Wedel, M. J. 2013. Why sauropods had long necks; and why giraffes have short necks. *PeerJ* 1: e36.

Vincent, P., Bardet, N., Pereda-Suberbiola, X., Bouya, B., Amaghazaz, M. y Meslouh, M. S. 2011. *Zarafasaura oceanis*, a new elasmosaurid (Reptilia: Sauropterygia) from the Maastrichtian phosphates of Morocco and the palaeobiogeography of latest Cretaceous plesiosaurs. *Gondwana Research* 19: 1062-1073.

Welles, S. P. 1943. Elasmosaurid plesiosaurs with description of new material from California and Colorado. *Memoirs of the University of California* 13: 125-254.

Welles, S. P. 1952. A review of the North American Cretaceous elasmosaurs. University of California. *Publications in Geological Sciences* 29: 47-144.

Welles, S. P. 1962. A New Species of Elasmosaur from the Aptian of Colombia and a review of the Cretaceous plesiosaurs. University of California. Publications in Geological Sciences 44: 1-96.

Wiffen, J., de Buffrénil, V., De Ricqlès, A. y Mazin, J. M. 1995. Ontogenetic evolution of bone structure in late Cretaceous plesiosauria from New Zealand. Geobios 28: 625-640.

Wings, O. 2007. A review of gastrolith function with implications for fossil vertebrates and a revised classification. Acta Palaeontologica Polonica 52: 1-16.

Wintrich, T., Scaal, M. y Sander, P. M. 2017. Foramina in plesiosaur cervical indicate a specialized vascular system. Fossil Record 20: 279-290.