

UNIVERSIDAD NACIONAL DE RÍO NEGRO – SEDE ALTO VALLE Y VALLE MEDIO

General Roca, 2022



Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

Trabajo final de Licenciatura en Paleontología

Autor: CAVASÍN, Sol Aldana

Director: CERDA, Ignacio Alejandro

Investigador adjunto del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) – Universidad Nacional de Río Negro -
Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (IIPG) - Museo Provincial “Carlos Ameghino” (Cipolletti, Río Negro).

Co-Director: APESTEGUÍA, Sebastián

Investigador independiente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) – Departamento de Ciencias
Naturales y Antropología y Área de Paleontología de la Fundación de Historia Natural “Félix de Azara” (CEBBAD) - Universidad
Maimónides.

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia):
implicancias paleobiológicas

Dedicada a mi familia,
mi pilar fuerte y constante en esta vida...
y para la estrellita en nuestro cielo,
Felicia.

Agradecimientos

Principalmente a mis papás, quienes me dieron su entusiasmo y apoyo incondicional durante todos estos años para que estudie y me forme como profesional en el ámbito que elegí. Este logro y la persona que soy al día de hoy se lo debo a ustedes.

A mis hermanas, Lore y Maipy, por todos los años de respaldo, risas y cariño que me brindaron. Las amo y no me imagino una vida sin ustedes.

A mi hermosa abuela Ana, por haber dedicado tantos años de su vida a darnos a mis hermanas y a mí ese amor puro que solo los abuelos saben ofrecer, y que me brindó un segundo hogar al que podía recurrir siempre que necesité un lugar tranquilo para estudiar, compartiendo tardes de mates y charlas que fueron una caricia al alma. Recordarte siempre es un lindo lugar.

A mis directores por brindarme sus conocimientos y asesoramiento. En especial a Ignacio Cerda, que depositó su confianza en mí y me instruyó en esta rama de la paleontología, brindándome su indispensable apoyo en todo momento.

Un cariñoso agradecimiento a los amigos que formé en este ámbito. Gracias por hacer de todos estos años de mates, risas, almuerzos, viajes y salidas de campo experiencias totalmente hermosas que llevo conmigo siempre. En especial a Gigi, en quien hallé una compañera incondicional que me regaló las risas más lindas y fue mi complemento ideal para llegar juntas hasta este punto y así emprender una nueva etapa. Me das el impulso que muchas veces me falta para vivir nuevas y lindas experiencias, y estoy feliz de poder compartirlas todas con vos.

Al Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología de la ciudad de Gral. Roca, por haberme brindado las instalaciones e instrumentos necesarios para la realización de este trabajo.

Y, por último, a la universidad pública de Río Negro y a todos los docentes que fueron participe de este proceso con su gran aporte a lo largo de estos años, que al día de hoy se ve reflejado en la culminación de mi paso por la universidad y en la de muchos estudiantes todos los años.

Índice de contenido

| | |
|--|----------------|
| RESUMEN..... | pág. 4 |
| ABSTRACT..... | pág. 5 |
| 1. INTRODUCCIÓN | |
| 1.1. La paleohistología en el estudio de los rincocéfalos..... | pág. 6 |
| 1.2. Objetivos..... | pág. 7 |
| 1.3. Hipótesis..... | pág. 7 |
| 1.4. Rhynchocephalia..... | pág. 8 |
| 1.5. <i>Priosphenodon avelasi</i> | pág. 11 |
| 1.6. Marco geológico..... | pág. 12 |
| 1.7. Antecedentes histológicos en rincocéfalos..... | pág. 15 |
| 2. MATERIALES Y MÉTODOS | |
| 2.1. Elementos analizados y obtención de datos..... | pág. 16 |
| 2.2. Terminología y abreviaciones..... | pág. 17 |
| 3. RESULTADOS | |
| 3.1. Descripciones paleohistológicas..... | pág. 20 |
| 3.2. Índice de compactación..... | pág. 35 |
| 4. DISCUSIÓN | |
| 4.1. Variación interelemental..... | pág. 36 |
| 4.2. Estimaciones de edad y estadio ontogenético..... | pág. 37 |
| 4.3. Dinámica de crecimiento..... | pág. 39 |
| 5. CONCLUSIONES..... | pág. 41 |

| | | |
|----|----------------------------------|---------|
| 6. | ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS..... | pág. 43 |
| 7. | BIBLIOGRAFÍA..... | pág. 44 |

Resumen

Los rincocéfalos son uno de los grupos de vertebrados con representantes fósiles que muestran una gran diversidad taxonómica y distribución mundial para la era Mesozoica. Han sido objeto para estudios sobre su filogenia y morfología, pero aquellos enfocados en su paleobiología son muy escasos. En el presente trabajo de fin de grado, se estudió comparativamente la microestructura ósea de once elementos del esqueleto apendicular pertenecientes a un ejemplar de *Priosphenodon avelasi* (MPCA-Pv 308), un rincocéfalo del Cenomaniano-Turoniano de Río Negro (Argentina) que representa un caso de gigantismo en Rhynchocephalia. Se indagó sobre diversos aspectos de su paleobiología tales como la maduración sexual y somática, su tasa relativa de crecimiento y la edad mínima que alcanzó el individuo antes de morir. Para ello, se efectuaron secciones delgadas transversales a la altura de la diáfisis y se analizaron con microscopio óptico binocular y petrográfico de luz polarizada, comparándose los resultados con estudios realizados a otras formas fósiles, como *Gephyrosaurus* y *Palaeopleurosaurus*, así como a su pariente actual, *Sphenodon*. Las muestras analizadas mostraron una predominancia de hueso pseudolamelar en las cortezas, un rasgo conservativo entre los Rhynchocephalia e indicador de una tasa de crecimiento relativamente baja. No obstante, dicha tasa no es constante, alternándose entre periodos lentos y acelerados, lo cual se ve reflejado en la presencia de marcas de crecimiento fuertemente espaciadas entre sí y que podría estar vinculada al gigantismo presente en *Priosphenodon avelasi*. En este sentido, *P. avelasi* se asemeja más a las formas fósiles que a *Sphenodon*. Los elementos con una cavidad medular más reducida y un índice de compactación mayor fueron el húmero y el radio, los cuales preservaron un número mayor de marcas de crecimiento, evidenciando una edad mínima de diez años para el ejemplar MPCA-Pv 308 y probando ser buenos elementos óseos para estudios esqueletocronológicos. Asimismo, se pudo establecer que

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

el ejemplar MPCA-Pv 308 corresponde a un subadulto, el cual murió luego de alcanzar la maduración sexual, pero antes de alcanzar la maduración somática.

Abstract

The rhynchocephalians are one of the groups of vertebrates with fossil representatives which shows a vast taxonomic diversity and worldwide distribution for the Mesozoic era. They have been the subject of studies on their phylogeny and morphology, but those focused on their paleobiology are scarce. In this final degree project, the bone microstructure was studied for eleven elements of the appendicular skeleton belonging to a specimen of *Priosphenodon avelasi* (MPCA-Pv 308), a Cenomanian-Turonian rhynchocephalian from Río Negro (Argentina) that represents a case of gigantism among Rhynchocephalia. Several aspects of its paleobiology were inquired, such as the sexual and somatic maturation, its relative growth rate, and the minimum age that the individual reached before dying. For this, thin transverse sections were made at the diaphysis level and were analyzed under a binocular optical and petrographic polarized light microscope, comparing the results with studies on other fossil forms, such as *Gephyrosaurus* and *Palaeopleurosaurus*, as well as its current relative, *Sphenodon*. The analyzed samples showed a predominance of pseudolamellar bone in the cortices, a conservative trait among the Rhynchocephalia and an indicator of a relatively low growth rate. However, this rate is not constant, alternating between slow and fast periods, as evidenced by the presence of strongly spaced growth marks which could be linked to the gigantism exhibited in *Priosphenodon avelasi*. In this respect, *P. avelasi* resembles more fossil forms than *Sphenodon*. The elements with a smaller medullary cavity and a higher compaction index were the humerus and the radius, which preserved a higher number of growth marks, evidencing a minimum age of ten years for the specimen MPCA-Pv 308 and proving that they are good bone elements for skeletochronological studies. In the same sense, it was possible to establish that the

specimen MPCA-Pv 308 corresponds to a subadult individual, which died after reaching its sexual maturity, but before the attainment of somatic maturity.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. La paleohistología en el estudio de los rincocéfalos

En los restos fósiles de vertebrados suele quedar preservada la estructura microscópica de los huesos u otras partes duras del animal en forma intacta, lo cual significa que su estudio puede proporcionar una enorme cantidad de información sobre la biología de especies que se extinguieron hace millones de años (de Ricqlès et al., 1991; Chinsamy Turan, 2005; Cerda, 2018). La paleohistología describe e interpreta la estructura microscópica de los tejidos fosilizados, lo que la ha convertido en una herramienta fundamental a la hora efectuar inferencias paleobiológicas en vertebrados (Chinsamy Turan, 2005; Erickson, 2014). Esto ha sido posible por el hecho de que los tejidos y estructuras histológicas presentan un origen y significado biológico común a los vertebrados, lo cual permite inferir procesos y fenómenos biológicos en grupos desaparecidos (de Ricqlès *et al.*, 1991). Por ello, la paleohistología ha sido empleada para discernir numerosos y variados aspectos concernientes a la biología de grupos fósiles, incluyendo: velocidad y dinámica de crecimiento, talla corporal, reconstrucción de tejidos blandos, origen de estructuras óseas, dimorfismo sexual, estadios ontogenéticos, biomecánica y paleoecología, entre otros (Erickson, 2014). Por esta razón, los estudios paleohistológicos han experimentado un súbito incremento en los últimos años, reflejado por el notable aumento en el número de trabajos publicados, especialmente de saurópsidos fósiles, y fuertemente sesgados hacia el clado Archosauria, más específicamente al de dinosaurios no avianos (Chinsamy Turan, 2005).

Pese a la enorme diversidad taxonómica y morfológica de las formas fósiles de rincocéfalos, este es uno de los grupos menos estudiados a nivel paleohistológico,

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

existiendo muchos aspectos de su biología que han sido estudiados de forma muy exigua. El presente trabajo de finalización de grado se enfoca en un estudio paleohistológico multielemental efectuado en un ejemplar (MPCA-Pv 308) correspondiente a *Priosphenodon avelasi*, un rincocéfalo del Cretácico Superior de Patagonia. El objetivo general de la presente contribución es el de brindar información novedosa concerniente a la paleobiología de este grupo de reptiles. Cabe destacar que se trata del primer estudio multielemental llevado a cabo en un rincocéfalo extinto.

1.2. Objetivos

El presente trabajo de grado pretende abordar los siguientes objetivos particulares:

Objetivo 1: Caracterizar la microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* a partir de un estudio multielemental de un único ejemplar (MPCA-Pv 308).

Objetivo 2: Estimar el grado de variación histológica interelemental en *Priosphenodon avelasi* MPCA-Pv 308.

Objetivo 3: Determinar, en función del número de marcas de crecimiento, cuáles son los mejores elementos óseos para efectuar estimaciones de edad mínima y absoluta en *Priosphenodon avelasi*.

Objetivo 4: Establecer el estadio ontogenético del ejemplar MPCA-Pv 308 de *Priosphenodon avelasi*.

Objetivo 5: Inferir la secuencia temporal entre eventos tales como la maduración somática y la maduración sexual (inferidos a partir de la microestructura ósea) y cambios macroscópicos en el esqueleto (e.g. fusión de suturas neurocentrales).

Objetivo 6: Comparar la dinámica de crecimiento de *Priosphenodon avelasi* con la de otros rincocéfalos, ya sean formas actuales (i.e. *Sphenodon punctatum*) o extintas (i.e. *Gephyrosaurus* sp., *Patagosphenos watuku* y *Palaeopleurosaurus posidoniae*).

1.3. Hipótesis

En este contexto, se plantean las siguientes hipótesis de trabajo:

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

Hipótesis 1: Al igual que lo reportado en *Sphenodon punctatus*, la maduración sexual de los rincocéfalos, incluyendo a *Priosphenodon avelasi*, precede al desarrollo de caracteres morfológicos tales como la fusión completa de todas las suturas neurocentrales.

Hipótesis 2: La tasa relativa de crecimiento en rincocéfalos está directamente vinculada al tamaño de las especies, por lo cual *Priosphenodon avelasi* muestra una tasa de crecimiento superior a las formas de talla menor como *Sphenodon punctatus*.

Hipótesis 3: Existe variación en cuanto al grado de expansión de la cavidad medular ósea dentro de los distintos elementos del postcráneo de *Priosphenodon avelasi*. De esta forma, algunos elementos preservarán una mayor cantidad de marcas de crecimiento que otros, haciéndolos preferibles para estudios de esqueletocronología.

1.4. Rhynchocephalia

Los Rhynchocephalia (rincocéfalos) (Günther 1867 *sensu* Gauthier *et al.*, 1988) son un grupo de lepidosaurios que incluyen a *Gephyrosaurus bridensis* Evans, 1980, y a los Sphenodontia Williston, 1925 o Sphenodontida Estes, 1983 (Fig. 1). Este linaje constituye un grupo de reptiles de aspecto “primitivo” que, a pesar de haber sido abundantes en número y diversidad específica durante casi toda la era Mesozoica, está representado hoy por dos especies, *Sphenodon punctatus* y *Sphenodon guntheri*, endémicas del archipiélago de Nueva Zelanda (Whiteside, 1986; Apesteguía, 2007a, 2008).

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

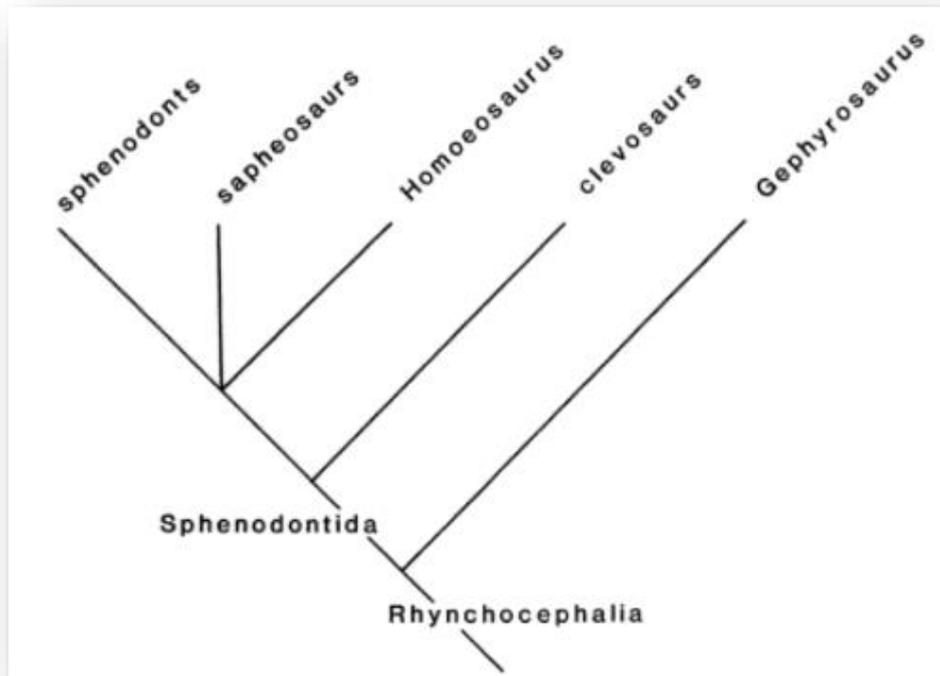


Figura 1: Cladograma mostrando las relaciones filogenéticas dentro de Rhynchocephalia (Tomado de Gauthier *et al.*, 1988).

El éxito evolutivo de los esfenodontes durante el mesozoico se vio expresado en su número de especies y la disparidad morfológica (Fig. 2), incluyendo formas de hábitos acuáticos, como los pleurosáuridos, paleopleurosáuridos y safeosaurios, y terrestres, como los clevosaurios, homeosaurios, esfenodontinos (carnívoros e insectívoros) y eilenodontinos (herbívoros). Su registro fósil refleja importantes especializaciones anatómicas y dietarias, en especial en las formas más avanzadas, que comparten una masticación propalinal, en la que la mandíbula se desliza hacia adelante y hacia atrás encarrillada entre los huesos maxilar y palatino (Apesteguía, 2007a, 2008).

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

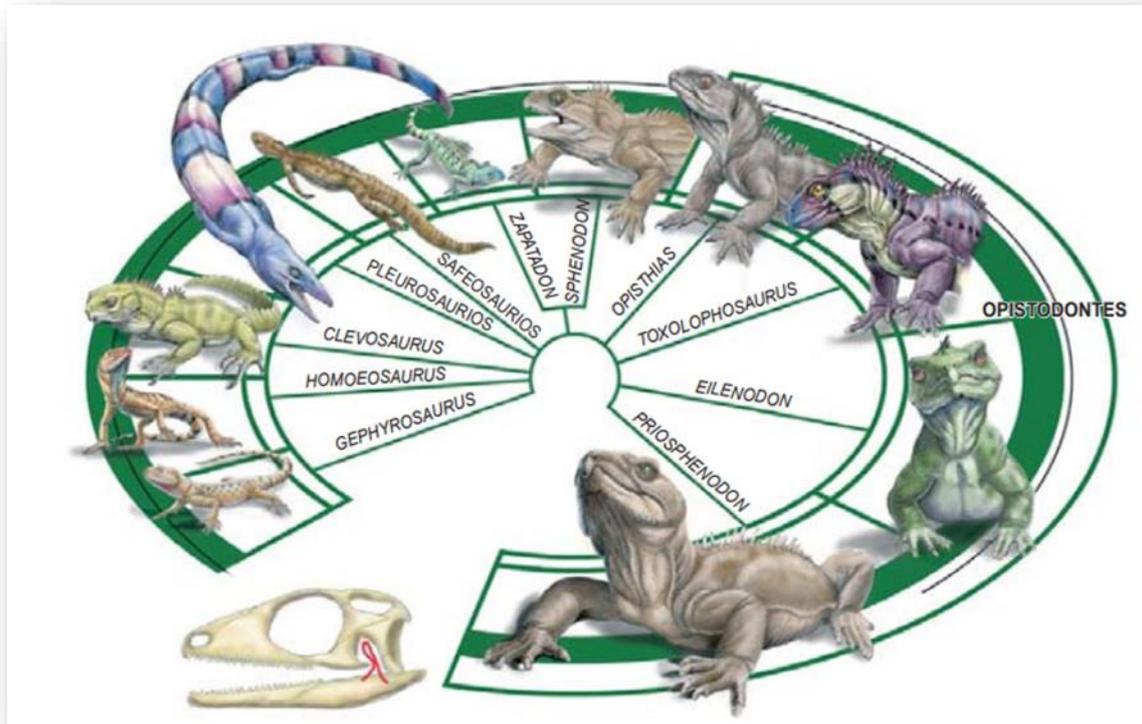


Figura 2: Cladograma donde se ilustra la diversidad de esfenodontes conocida (Tomado de Apesteguía, 2007a).

La historia evolutiva de los lepidosaurios durante el Mesozoico tardío es bien conocida en América del Norte y Asia, mientras que su registro en el hemisferio sur era muy limitado y los correspondientes a rincocéfalos eran sumamente escasos. Sin embargo, en los últimos años, el registro fósil de rincocéfalos mesozoicos en Sudamérica se ha incrementado notablemente (Fig. 3), existiendo reportes para el Triásico tardío de Brasil y Argentina (Bonaparte y Sues, 2006; Martínez *et al.*, 2013; Hsiou *et al.*, 2015), Jurásico medio de Argentina (Apesteguía *et al.*, 2012), inclusive para el Cretácico tardío de Argentina (Apesteguía y Novas, 2003; Simón y Kellner, 2003; Martinelli y Forasiepi, 2004; Apesteguía, 2005; Apesteguía y Rougier, 2007; Apesteguía y Jones, 2012; Gentil *et al.*, 2019; Apesteguía *et al.*, 2021).

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

| Período | Edad | Esfenodontes | Formación | Referencias |
|--------------------|--|--|--|--|
| Cretácico Superior | Maastrichtiano | | | |
| | Campaniano | <i>Lamarquesaurus cabazai</i> | Formación Allen (Río Negro, Argentina) | Apesteeguía y Rougier, 2007 |
| | | <i>Kawasphenodon expectatus</i> | Formación Los Alamitos (Río Negro, Argentina) | Apesteeguía, 2005 |
| | Santoniano | | | |
| | Coniaciano | | | |
| | Turoniano | <i>Patagosphenos watuku</i> | Formación Huincul (Río Negro, Argentina) | Gentil <i>et al.</i> , 2019 |
| Cenomaniano | <i>Kaikaiiflusaurus calvoi</i> <i>Priosphenodon avelasi</i> <i>Tika giacchinoi</i> | Formación Candeleros (Río Negro, Argentina) | Simón y Kellner, 2003 Apesteeguía y Novas, 2003 Apesteeguía <i>et al.</i> , 2021 | |
| | <i>Priosphenodon minimus</i> | Fm. Cerro Barcino (Chubut, Argentina) | Apesteeguía y Carballido, 2014 | |
| | | | | |
| Jurásico Inferior | Toarciano | <i>Sphenocondor gracilis</i> | Formación Cañadon Asfalto (Chubut, Argentina) | Apesteeguía <i>et al.</i> , 2012 |
| | Pliensbachiano | | | |
| | Sinemuriano | | | |
| | Hetangiano | | | |
| Triásico Superior | Raetiano | | | |
| | Noriano | <i>Sphenotitan leyesi</i> | Formación Quebrada del Barro (San Juan, Argentina) | Martínez <i>et al.</i> , 2013 |
| | Carniano | <i>Clevosaurus brasiliensis</i> <i>Clevosaurus hudsoni</i> | Formación Caturrita (Brasil) | Bonaparte y Sues, 2006 Hsiou <i>et al.</i> , 2015 |
| | Ladiniano | | | |

Figura 3: Registro fósil de rinocéfalos mesozoicos en Sudamérica.

1.5. *Priosphenodon avelasi*

La Buitrera es un yacimiento fosilífero al norte de la provincia de Río Negro en donde se hallaron abundantes materiales de esfenodontes bien preservados y en diversos estadios ontogenéticos. Los mismos fueron reconocidos como eilenodontinos (Apesteeguía, 2002) y se describieron en mayor detalle por Apesteeguía y Novas (2003), quienes nominaron una nueva especie, *Priosphenodon avelasi* (Fig. 4). Los especímenes adultos llegaron a alcanzar hasta un metro de longitud, más grandes que cualquier otro

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

esfenodonte conocido anteriormente, y poseían cráneos triangulares y compactos de hasta 15 centímetros, con un agudo pico frontal y dientes pequeños y triangulares dispuestos apretadamente. Se cubría así una brecha en el registro fósil, de aproximadamente 120 millones de años, que separaba a los esfenodontes del Cretácico Inferior de sus parientes actuales (i.e., *Sphenodon*), y de esta manera se demostró que los esfenodontes eilenodontinos estuvieron bien representados en los ecosistemas terrestres de Sudamérica. A partir de este hallazgo, se impulsaron nuevas campañas para la búsqueda de más esfenodontes en los afloramientos del Cretácico Superior en la Patagonia, los cuales se dieron a conocer pocos años después por Apesteguía (2005) y Apesteguía y Rougier (2007), y el más reciente por Gentil *et al.* (2019) y Apesteguía *et al.*, (2021), comprobándose la supervivencia de este grupo hasta el final del periodo Cretácico en Sudamérica e incluso hasta el Terciario inferior (Apesteguía *et al.*, 2014).

Simón y Kellner (2003) llamaron *Kaikaiifilusaurus calvoi* a una nueva especie de esfenodonte con base en dos hemimandíbulas fragmentarias provenientes de la misma unidad, pero de la provincia de Neuquén. Según Martinelli y Forasiepi (2004), todos sus caracteres diagnósticos se encuentran en *Priosphenodon avelasi*, y Albino (2007) dio por válida la sinonimia entre ambas especies, siendo *Priosphenodon* sinónimo junior de *Kaikaiifilusaurus* (e.g. Apesteguía 2008). Sin embargo, unos años después Apesteguía y Carballido (2014) reconocieron que las características diagnósticas del holotipo de *Kaikaiifilusaurus calvoi* eran insuficientes para diferenciarlo de otros eilenodontinos del grupo, por lo que ese género pasó a ser *nomen dubium* y el género *Priosphenodon* volvió a cobrar validez con las especies *P. avelasi* y *P. minimus*, en ambos casos representados por material craneano y postcraneano.

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

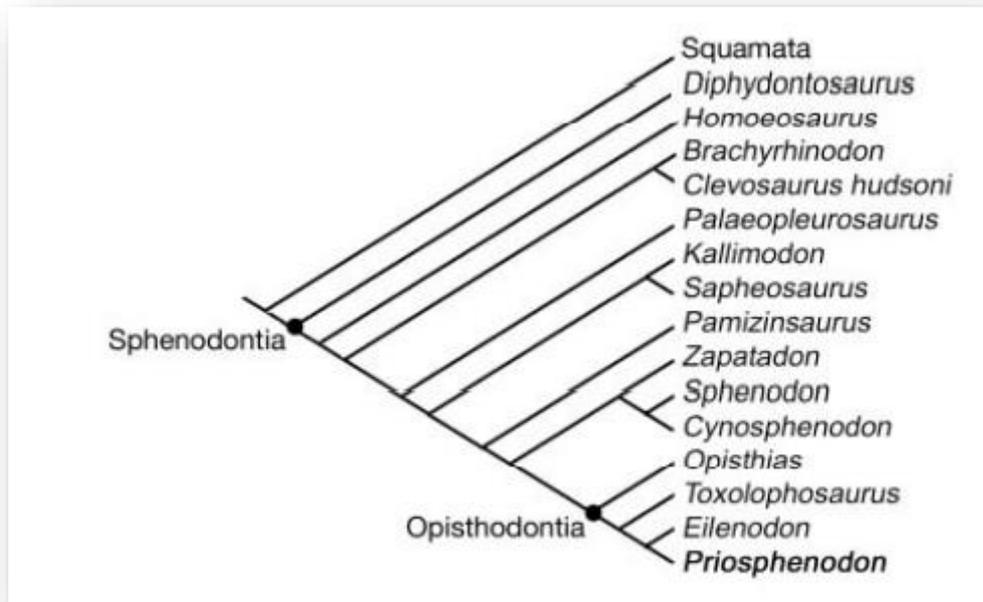


Figura 4: Cladograma que muestra la posición filogenética de *Priosphenodon avelasi* dentro de Sphenodontia (Tomado de Apesteguía y Novas, 2003).

1.6. Marco geológico

El descubrimiento en 1999 de esqueletos completos y en buen estado de esfenodontes en el yacimiento fosilífero de La Buitrera, al noroeste de la Patagonia (Fig. 5), corresponderían a los primeros registros mundiales de este grupo para el Cretácico Superior (Novas et al., 1999). Las sedimentitas del afloramiento corresponden a areniscas éolicas del techo de la Formación Candeleros (de edad Cenomaniana a Turoniana), del Grupo Neuquén, reconocida por Keidel (en Wichmann, 1927) bajo la denominación de “Grupo del Candelero”, siendo posteriormente jerarquizada bajo la categoría de formación por Di Paola (1973).

La localidad tipo de esta unidad se ubica en el sector Los Candeleros (S 39° 11’ 38’’ – O 69° 34’ 58’’), en el Departamento de Zapala, provincia de Neuquén. Los componentes litológicos dominantes de dicha formación, están conformados por areniscas cuarzolíticas, finas a gruesas, que cuentan con una abundante matriz fangosa, la cual es responsable de la típica coloración morada a rojiza que caracteriza a estos

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

depósitos y los hace fácilmente distinguibles del resto de las unidades del Grupo Neuquén (Garrido, 2010).



Figura 5: Ubicación del yacimiento fosilífero La Buitrera en la provincia de Río Negro (Tomado de Apesteguía, 2007a).

Los niveles típicos de la Formación Candeleros han aportado una de las faunas de reptiles fósiles más importantes descritas para el Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina, entre los que se encuentran una gran variedad de dinosaurios saurópodos como *Andesaurus delgadoi* Calvo y Bonaparte, 1990, *Limaysaurus tessonei* Calvo y Salgado, 1995, *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte, 1996 y *Nopcsaspondylus alarconensis* Apesteguía, 2007b. Entre los dinosaurios terópodos se encuentran el *Giganotosaurus carolinii* Coria y Salgado, 1995 (Calvo y Coria, 1998) y el abelisaurio *Ekrixinatosaurus novasi* Calvo et al., 2004a.

Otros grupos de vertebrados fósiles de menor tamaño bien representados en esta formación son cocodrilos terrestres como *Araripesuchus patagonicus* Ortega et al., 2000, anuros pipoideos como *Avitabatrachus uliana* Báez et al., 2000 y dos hemimandíbulas

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

fragmentarias de esfenodontes considerados como “*Kaikaifilusaurus calvoi*” Simón y Kellner, 2003.

Sin embargo, las rocas representadas en Río Negro difieren en su formación, coloración y condiciones de preservación. Los últimos 50 metros de la Formación Candeleros están representados de lado rionegrino en los restos de un antiguo desierto, cuyas areniscas eólicas preservan en inmejorables condiciones los esqueletos de vertebrados pequeños a medianos, hasta los dos metros de longitud aproximadamente, pero en malas condiciones aquellos vertebrados mayores. Los principales afloramientos conforman el Área Paleontológica de la Buitrera (APLB), ubicada en la región norte de la provincia de Río Negro y al noroeste del pueblo de Cerro Policía, y se dan en las localidades de La Buitrera, Cerro Policía, Lejor, El Pueblito y La Escondida, cada una con un puñado de sitios fosilíferos de gran relevancia como el Cañadón de las Tortugas, dentro de la localidad de La Buitrera (Pérez Mayoral *et al.*, 2021).

Algunos de los mejores hallazgos de vertebrados pequeños a medianos incluyen al deinoncosaurio *Buitreraptor gonzalezorum* Makovicky *et al.*, 2005, el más completo de los dinosaurios carnívoros pequeños hallados en América del Sur, *Alnashetri cerropoliciensis* Makovicky *et al.*, 2012, el más antiguo de los alvarezsáuridos hallados en Sudamérica, cocodrilos uruguayosúquidos terrestres como *Araripesuchus buitreaensis* Pol y Apesteguía, 2005 (Fernández Dumont *et al.*, 2020), *Priosphenodon avelasi* Apesteguía y Novas, 2003, el esfenodonte eilenodontino de mayor tamaño a nivel mundial, con dientes amplios, chatos y de esmalte complejo (LeBlanc *et al.*, 2020), el esfenodontino *Tika giacchinoi* Apesteguía *et al.*, 2021, la serpiente *Najash rionegrina* Apesteguía y Zaher, 2006, con restos de miembros posteriores bien preservados, que permitió comprender que para inicios del Cretácico Superior las serpientes se hallaban bien adaptadas a tierra firme (e.g., Garberoglio *et al.*, 2019), la tortuga pleurodira *Prochelandella buitreaensis* Maniel *et al.*, 2020 y peces dipnoos como *Ceratodus argentinus* Apesteguía *et al.*, 2007. Del APLB proceden no solo huellas de dinosaurios (Candia Halupczok *et al.*, 2018) sino también trazas de alimentación en huesos (de Valais *et al.*, 2012).

1.7. Antecedentes histológicos en rincocéfalos

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

Existen muy pocas contribuciones sobre la microestructura ósea en rincocéfalos. En este sentido, una de las pocas contribuciones efectuadas hasta el momento incluye un estudio efectuado en dientes y tejidos de inserción dental de *Priosphenodon avelasi* (ver LeBlanc *et al.*, 2020) donde informan la presencia de esmalte prismático en los dientes de este esfenodonte en relación a su dieta herbívora y una pérdida ancestral de reemplazo de dientes. De esta manera, concluyen que estas características están asociadas con la evolución de dientes resistentes al desgaste y que la misma es una estrategia convergente con la de algunos mamíferos. También se encuentran varios trabajos donde se describe e interpreta la microestructura ósea de huesos postcraneales correspondientes a distintos taxones, incluyendo: *Gephyrosaurus* sp. del Jurásico temprano de Inglaterra (Chinsamy y Hurum, 2006), donde se compara la microestructura ósea del mismo con la de los primeros mamíferos, concluyendo que ambos clados experimentaron diferentes trayectorias de crecimiento; *Palaeopleurosaurus posidoniae* del Jurásico temprano de Alemania (Klein y Scheyer, 2017), el cual muestra signos de osteoesclerosis (i.e. engrosamiento anormal pero no patológico del tejido cortical) en sus gastralias y costillas pero no en el fémur, lo que respalda la teoría de una especialización acuática; y *Patagosphenos watuku* del Turoniano de Argentina (Gentil *et al.*, 2019), el cual revela una estructura ósea similar a *Sphenodon*, permitiendo a los autores inferir que las adaptaciones fisiológicas para sobrevivir en ambientes fríos pueden constituir la preadaptación clave que llevó al linaje actual de rincocéfalos a sobrevivir a la extinción a fines del Cretácico, un concepto abordado previamente por Apesteguía y Jones (2012) en relación al gran tamaño de estas especies.

Debido a las escasas contribuciones, existe un importante hiato en el conocimiento sobre la paleobiología del grupo de los rincocéfalos, en especial sobre los aspectos que podemos deducir a través del estudio de su microestructura ósea.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Elementos analizados y obtención de datos

Se analizaron un total de once secciones delgadas provenientes de diferentes elementos óseos del esqueleto postcraneal (Fig. 6) de un único ejemplar de *Priosphenodon avelasi* (MPCA-Pv 308), entre los que se incluyen húmero izquierdo y derecho, radio, ulna, fémur izquierdo y derecho, tibia, fíbula, dos falanges, y la mitad de un arco y centro neural de una de las vértebras presacras. Las mismas fueron procesadas en el Laboratorio de Paleohistología del Museo Provincial Carlos Ameghino, ubicado en la localidad de Cipolletti y se prepararon siguiendo la metodología propuesta por Cerda *et al.* (2020). En el caso de los elementos apendiculares, todas las secciones fueron efectuadas a nivel medio de la diáfisis.

El análisis de los cortes incluyó el cálculo del índice de compactación (expresado como el porcentaje ocupado por tejido óseo en un área determinada) el cual se obtuvo con imágenes procesadas mediante el programa ImageJ. Asimismo, se efectuó una detallada descripción de los tejidos, basada en: la presencia y distribución de tejidos primarios y secundarios, grado de ordenamiento de las fibras de colágeno (tipo de matriz), tipo de canales vasculares (primarios o secundarios), grado de vascularización, presencia y distribución de fibras extrínsecas (i.e. fibras de Sharpey) y número y distribución de marcas de crecimiento, a partir de las cuales se puede inferir la maduración sexual del ejemplar así como también la maduración somática.

Para las descripciones histológicas se trabajó con un microscopio óptico binocular y petrográfico de luz polarizada Nikon Eclipse E200-LED con oculares 10x, objetivos 5x y 10x. de las instalaciones del Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (IIPG). Para la obtención de las fotografías con los detalles histológicos se utilizó una cámara fotográfica de celular Motorola G8 Power de 16 megapíxeles y las mismas fueron procesadas y editadas mediante el programa Adobe Photoshop CS6.

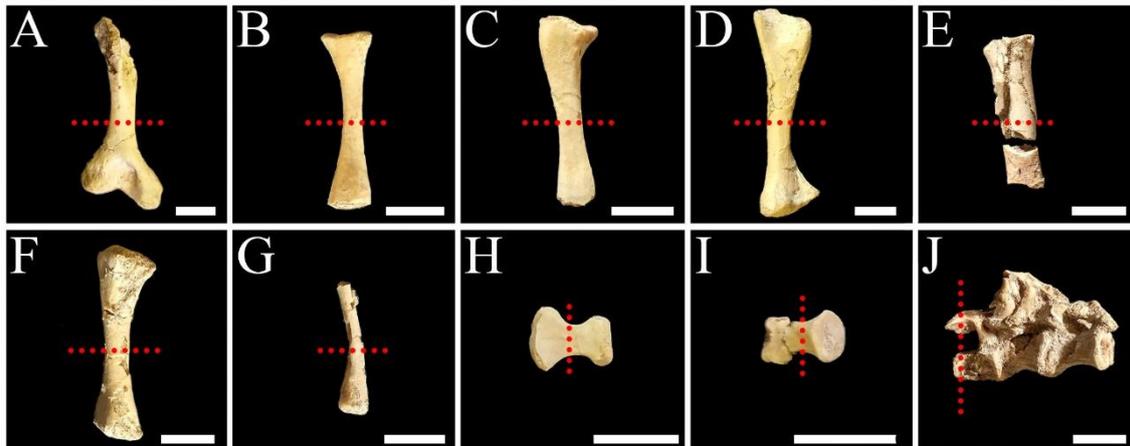


Figura 6: *Priosphenodon avelasi* (MPCA-Pv 308). **A:** húmero derecho en vista anterior (no se procesó una imagen del húmero izquierdo debido a su estado fragmentario). **B:** radio izquierdo en vista anterior. **C:** ulna izquierda en vista anterior. **D:** fémur izquierdo en vista lateral. **E:** fémur derecho fragmentado. **F:** tibia en vista anterior. **G:** fragmento de fíbula en vista anterior. **H** y **I:** falanges en vista dorsal. **J:** vértebras presacras articuladas en vista lateral derecha. Escala = 10mm.

2.2. Terminología y abreviaciones

A continuación, se definen los principales términos osteohistológicos mencionados y discutidos en este trabajo. Las definiciones de los términos corresponden a Francillon Vieillot *et al.* (1990), Geneser *et al.* (2015) y Padian y Lamm (2013).

Canalículo (CN): Conductos que atraviesan la matriz ósea inorgánica y por las cuales se intercomunican y nutren los osteocitos.

Capa circunferencial interna (CCI): Capa de tejido lamelar de origen secundario que reviste la cavidad medular.

Cavidad de reabsorción (CR): Espacios de diferentes tamaños en el tejido óseo como consecuencia de la degradación de hueso producida por los osteoclastos.

Espacios intertrabeculares (EI): Espacios o celdillas delimitadas por septos óseos (i.e. trabéculas) los cuales, en conjunto, conforman al tejido esponjoso o trabecular.

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

Fibras de Sharpey (FS): Fibras extrínsecas de inserción de tejidos blandos (i.e. músculos, tendones, ligamentos, dermis), las cuales se asocian de manera perpendicular u oblicua, a las fibras de la matriz.

Hueso esponjoso: Región del hueso en el que el volumen ocupado por los poros es mayor que el volumen ocupado por tejido óseo.

Hueso primario: Tejido óseo formado por primera vez en cualquier superficie.

Hueso secundario: Tejido óseo formado tras la resorción de otro preexistente.

Lagunas de osteocitos (LO): Espacios que alojan a los osteocitos.

Línea de crecimiento detenido (LCD): Se presentan solas o agrupadas y corresponden a una cesación temporaria pero completa del crecimiento óseo por aposición. Son cíclicas y se depositan de forma anual, durante las épocas desfavorables del año.

Matriz pseudolamelar (PL): Tipo de organización fibrilar de la matriz ósea en la que las fibras de colágeno se encuentran asociadas y orientadas en una misma dirección.

Modelación ósea: Proceso biológico que se efectúa desde el comienzo de la ontogenia hasta la maduración somática del individuo, el cual produce la resorción del tejido óseo preexistente generando nuevo (el cual siempre predomina), y provocando cambios locales en las tasas de depositación ósea. Durante la modelación tiene lugar el desplazamiento de las distintas partes del hueso (“drift” o deriva), lo cual permite mantener la forma del mismo durante el crecimiento.

Osteoblastos: Células generadoras de hueso, las cuales mayormente quedan encerradas dentro de la misma matriz que producen y pasan a convertirse en osteocitos funcionales (i.e. células ocupadas en el mantenimiento del tejido óseo).

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

Osteoclastos: Células multinucleadas que degradan el tejido óseo.

Remodelación ósea: Proceso biológico por el cual se reemplaza tejido óseo existente por uno nuevo, siendo la cantidad de hueso siempre igual. Este proceso se lleva a cabo durante toda la ontogenia del animal y el tejido óseo es reabsorbido por osteoclastos y depositado por osteoblastos.

Tejido lamelar (TL): Tipo de organización fibrilar de la matriz ósea en la que las fibras de colágeno están organizadas en lamelas sucesivas. En cada lamela, las fibras se encuentran asociadas y orientadas de forma paralela.

3. RESULTADOS

En términos generales, los cortes histológicos descriptos presentaban una corteza de tejido primario con matriz de carácter pseudolamelar (PL), conformada por lagunas de osteocitos de aspecto mayormente fusiforme y ordenadas espacialmente. El grado de vascularización suele variar entre los diferentes cortes, pero en general no presentaban una densidad importante de canales primarios. Se pudieron distinguir líneas de crecimiento detenido (LCD) en todos los cortes provenientes del esqueleto apendicular.

3.1. Descripciones paleohistológicas

Húmeros

Se analizó un corte transversal para cada húmero, los cuales presentan una corteza relativamente gruesa y compacta, con cavidades de reabsorción que se desarrollan con mayor densidad a medida que se profundiza en el tejido cortical y hacia la región medular del elemento (Fig. 7. A y B). La cavidad medular es, en términos relativos, muy reducida (casi indistinguible en una de las muestras). La matriz del tejido cortical presenta cierta birrefringencia y abundantes lagunas de osteocitos de aspecto fusiforme que tienden a presentar una organización espacial generalmente ordenada. Puede ser interpretada como una matriz de carácter pseudolamelar (Fig. 7.C), con una vascularización moderada, ya que se pudieron distinguir algunos canales radiales (Fig. 7.D). También se observó en una de las muestras la invaginación de la corteza en una región determinada, la cual es atribuida a la presencia de un canal nutricio (Fig. 7.E).

Se pudieron distinguir LCD bien definidas en ambos cortes, observándose hasta nueve en uno de ellos. Con respecto a la distribución de las LCD, tres se observan en la región subperiosteal de la corteza, tres más en la región media y las otras tres más cercanas a la región medular (Fig. 7.F).

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

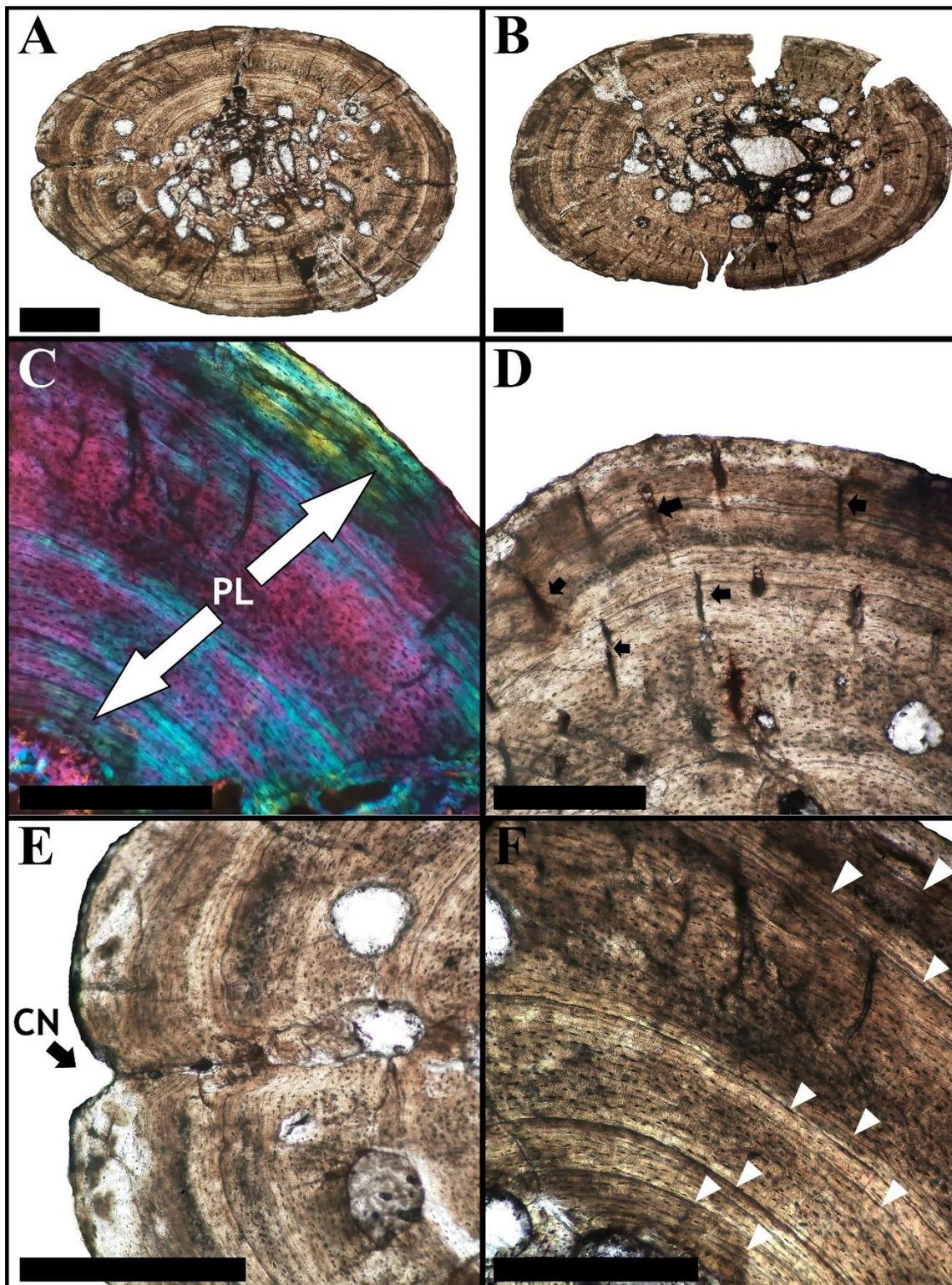


Figura 7: Histología ósea de los húmeros de *P. avelasi* MPCA-Pv 308. **A y B:** vista general de las secciones delgadas. **C:** matriz pseudolamelar (PL). **D:** canales radiales (flechas negras). **E:** canal nutricional (CN) señalado con flecha. **F:** líneas de crecimiento detenido (puntas de flecha blancas). Escalas: A y B = 1mm; C, D, E y F = 500 μ m.

Radio

Esta sección delgada está conformada por una corteza prácticamente avascular (Fig. 8.A) y una cavidad medular libre (i.e., sin tejido esponjoso). La matriz es de tipo pseudolamelar (Fig. 8.B), contiene abundantes lagunas de osteocitos de aspecto generalmente fusiformes ordenados de forma concéntrica. Los canalículos se encuentran muy bien preservados en algunos casos, particularmente en regiones que ostentan una tonalidad más oscura en el tejido cortical (Fig. 8.B). La región perimedular está revestida por tejido lamelar secundario que se conserva solo localmente en una región, posiblemente como consecuencia de la expansión de la cavidad medular.

Se pudieron observar alrededor de diez LCD bien definidas (Fig. 8.C), de las cuales cinco se encuentran en la corteza externa y se pueden seguir en toda la sección transversal. La distancia entre éstas es relativamente uniforme. Hacia la región media del tejido cortical, se pueden divisar de manera clara hasta tres LCD con una distancia entre ellas más bien homogénea, pero, en este caso, no se pueden seguir a lo largo de toda la sección ya que se encuentran interrumpidas como consecuencia de la reabsorción de la cavidad medular. Lo mismo sucede con las dos LCD que se encuentran más cercanas a la región medular.

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

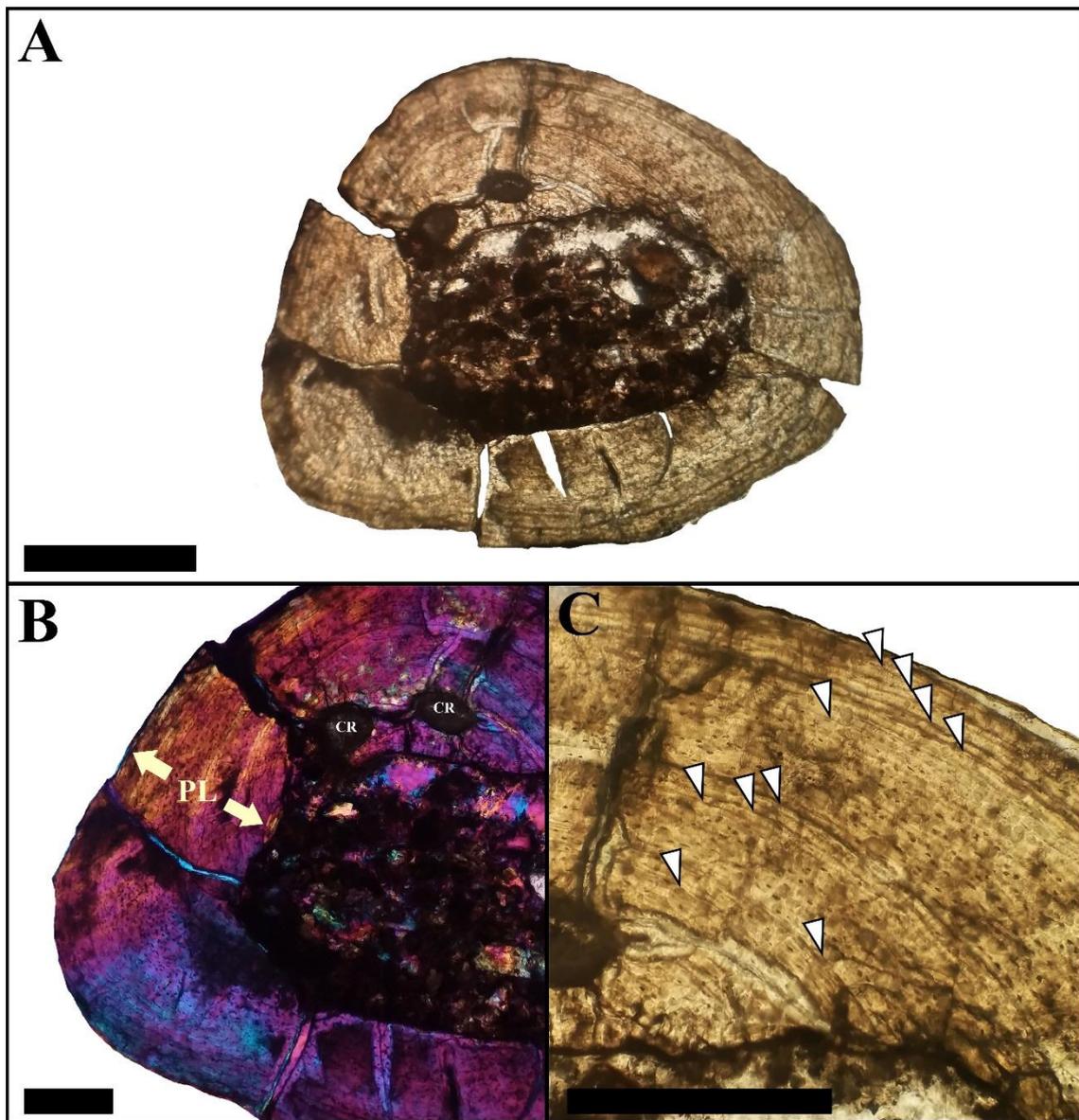


Figura 8: Histología ósea del radio de *P. avelasi* MPCA-Pv 308. **A:** vista general de la sección delgada. **B:** matriz pseudolamelar (PL) y cavidades de reabsorción (CR). **C:** líneas de crecimiento detenido (puntas de flecha blancas). Escalas: A = 1mm; B y C = 500 μ m.

Ulna

Esta sección incluye una corteza gruesa y una cavidad medular bien desarrollada y sin tejido esponjoso (Fig. 9.A). El hueso cortical se encuentra constituido por tejido compacto y está muy pobremente vascularizado. Se aprecian dos canales radiales simples (Fig. 9.B) en la matriz, la cual es mayormente monorrefringente, aunque presenta cierta birrefringencia en algunos sectores (Fig. 9.C). Se observan abundantes lagunas de osteocitos, generalmente de aspecto fusiforme, y de una organización espacial ordenada, lo que permite inferir que se trata de una matriz de tipo pseudolamelar. También se pudieron observar ciertas regiones de la corteza donde las lagunas de osteocitos presentan un aspecto más globoso y desordenado, lo que coincide con la presencia de posibles fibras de Sharpey que atraviesan la superficie del hueso de manera oblicua (Fig. 9.D).

Se observan cuatro LCD bien definidas, dos de las cuales se encuentran cercanas a la región subperiosteal de la corteza (Fig. 9.E). En la región media del tejido cortical se puede observar una tercer LCD y la cuarta, más cercana a la región medular, se ve interrumpida por las cavidades de reabsorción. Estas cavidades exhiben tamaños variables y están internamente revestidas de tejido lamelar secundario.

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

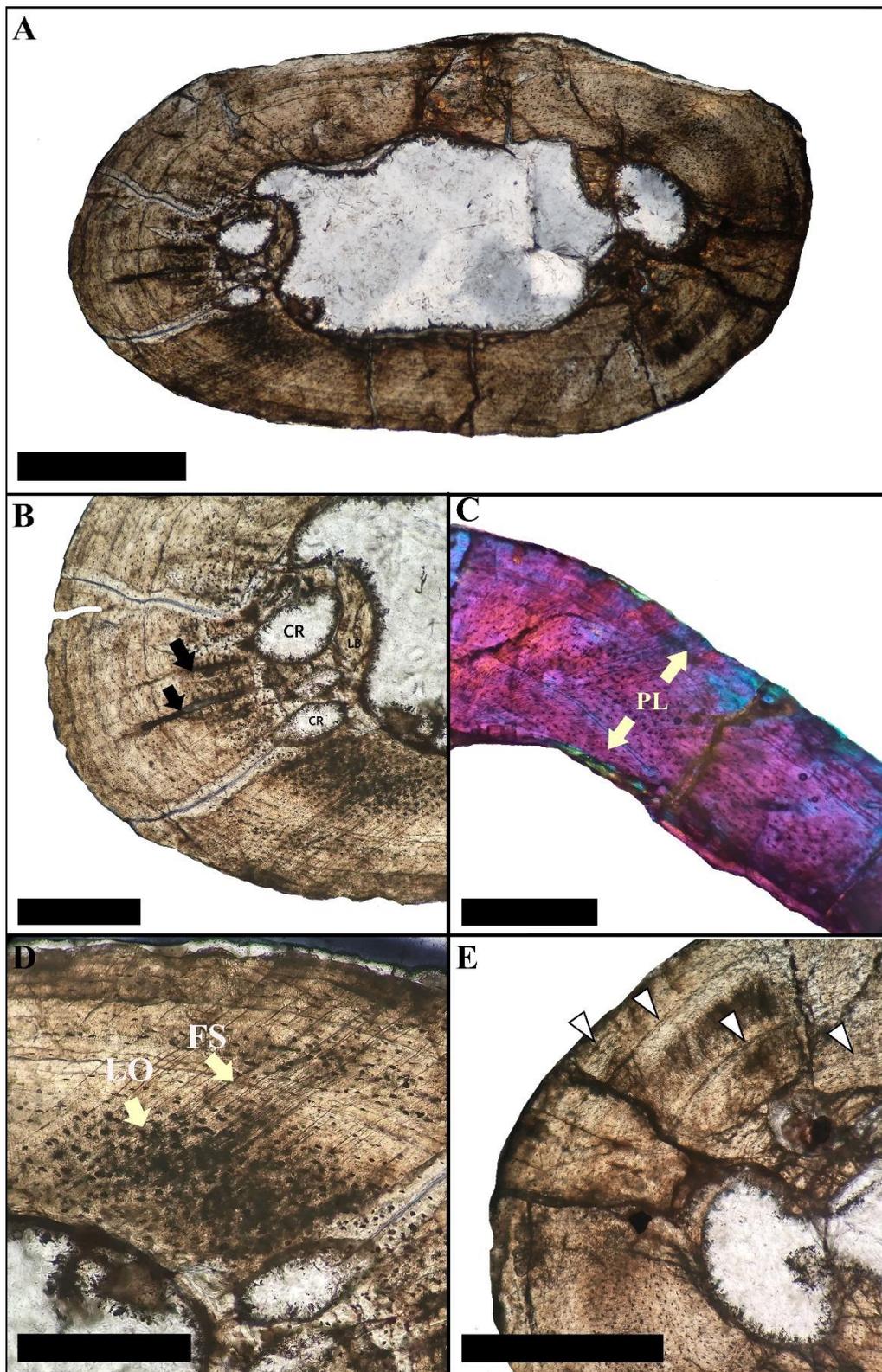


Figura 9: Histología ósea de la ulna de *P. avelasi* MPCA-Pv 308. **A:** vista general de la sección delgada. **B:** canales radiales (flechas negras) y cavidades de reabsorción (CR). **C:** matriz pseudolamelar (PL). **D:** fibras de Sharpey (FS) y lagunas de osteocitos desordenadas (LO). **E:** líneas de crecimiento detenido (puntas de flecha blancas). Escalas: A = 1mm; B, C, D y E = 500 μ m.

Fémures

Se analizaron cortes transversales de ambos fémures, los cuales exhiben una corteza compacta circundando una amplia cavidad medular (Fig. 10.A y B). La matriz del tejido cortical presenta birrefringencia y abundantes lagunas de osteocitos, de aspecto mayormente fusiforme y con una organización espacial ordenada, por lo que se la puede interpretar como una matriz de carácter pseudolamelar (Fig. 10.C). El grado de vascularización es relativamente bajo, con un predominio de canales longitudinales sectorizados (Fig. 10.D). Se distinguen grandes cavidades de reabsorción en la región perimedular de una de las muestras. Las cavidades más internas se conectan con grandes espacios intertrabeculares revestidos de tejido lamelar secundario en la región medular (Fig. 10.E).

Se distinguieron LCD bien definidas en ambos cortes, pudiéndose contar hasta cuatro de ellas en uno de los cortes. Estas líneas no se encuentran interrumpidas por espacios de reabsorción. La distancia relativa entre ellas va disminuyendo hacia la región subperiosteal (Fig. 10.F).

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

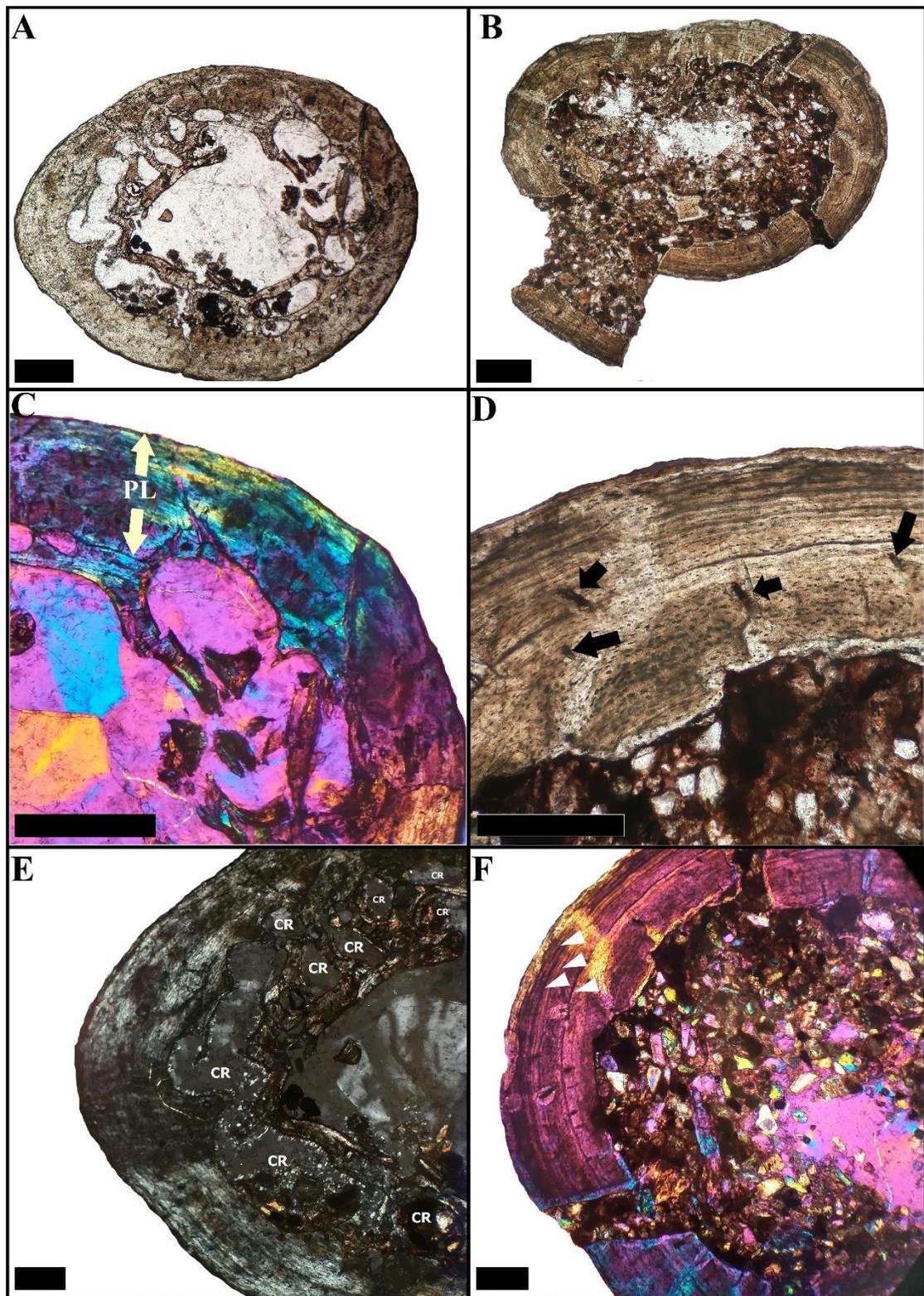


Figura 10: Histología ósea de los fémures de *P. avelasi* MPCA-Pv 308. **A y B:** vista general de las secciones delgadas. **C:** matriz pseudolamelar (PL). **D:** canales longitudinales (flechas negras). **E:** cavidades de reabsorción (CR). **F:** líneas de crecimiento detenido (puntas de flecha blancas). Escalas: A, B y C = 1mm; D, E y F = 500 μ m.

Tibia

Esta sección delgada está conformada por una corteza compacta con un grado de vascularización muy elevado (Fig. 11.A). Los canales vasculares son simples, no tienen una distribución homogénea en la corteza y se orientan tanto de forma radial (Fig. 11.B) como longitudinal (Fig. 11.C). La matriz es pseudolamelar (Fig. 11.D) con abundantes lagunas de osteocitos de aspecto generalmente fusiforme y con una buena organización espacial. En las regiones más vascularizadas, sin embargo, estas lagunas suelen presentarse más desordenadas y su forma se vuelve más irregular o globosa. Hacia la región perimedular se observan numerosas cavidades de reabsorción de tamaños y formas variables, y revestidas por tejido lamelar (Fig. 11.D). A mayor aumento se puede observar que la cavidad medular también está revestida por tejido lamelar en algunos sectores.

Las LCD se distinguen mejor en la región de la corteza con una menor densidad de canales primarios y espacios de reabsorción, pudiéndose observar hasta seis de estas marcas (Fig. 11.E). Tres LCD se encuentran en la corteza externa, ubicándose a una distancia relativamente cercana las unas de las otras. De las otras tres, una se observa en la región media de la corteza y dos más cercanas a la región perimedular.

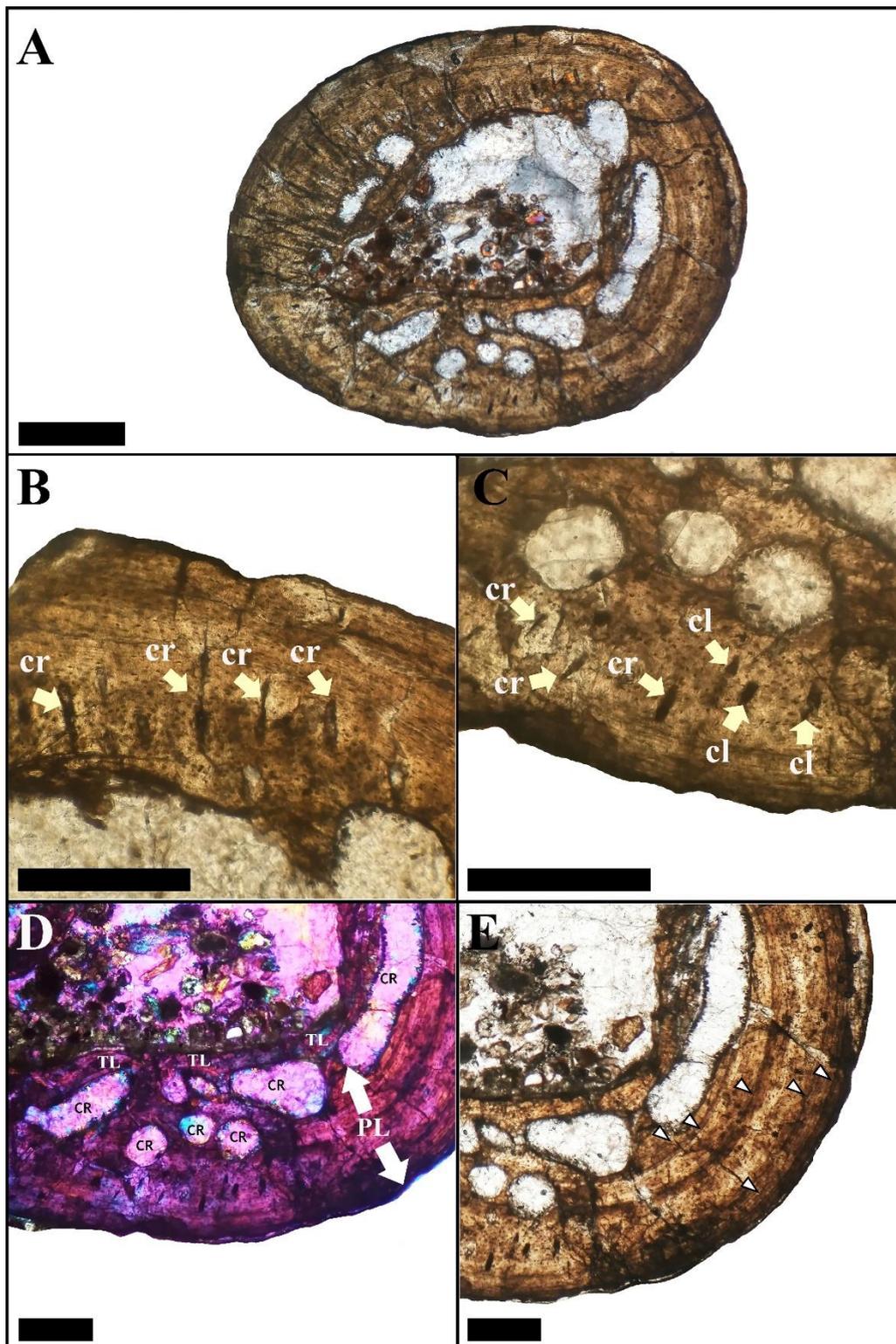


Figura 11: Histología ósea de la tibia de *P. avelasi* MPCA-Pv 308. **A:** vista general de la sección delgada. **B y C:** detalle del tejido cortical mostrando canales vasculares de orientación tanto radial (cr) como longitudinal (cl). **D:** matriz pseudolamelar (PL), cavidades de reabsorción (CR) revestidas por tejido lamelar (TL). **E:** líneas de crecimiento detenido (puntas de flecha blancas). Escalas: A = 1mm; B, C, D y E = 500µm.

Fíbula

Esta sección posee una corteza relativamente gruesa y avascular (Fig. 12.A) y una cavidad medular libre. El margen perimedular preserva restos de una capa circunferencial interna (CCI) compuesta por tejido lamelar secundario. La CCI no se encuentra totalmente preservada debido al desplazamiento asimétrico de la cavidad medular como consecuencia de la modelación ósea. La matriz del tejido cortical es de tipo pseudolamelar (Fig. 12.B), la cual se ve mayormente monorrefringente con lagunas de osteocitos de aspecto fusiforme, orientadas de forma concéntrica y con los canalículos bien preservados en varios sectores (Fig. 12.C).

Se distinguen aproximadamente siete LCD (Fig. 12.C) que se ubican desde la región más periférica de la corteza hacia casi todo el ancho de la misma. La distancia entre LCD sucesivas es relativamente homogénea en toda la corteza. En todos los casos, las marcas no se pueden seguir a lo largo de toda la sección porque se encuentran interrumpidas, ya sea por la reabsorción de la cavidad medular o como consecuencia de la modelación ósea.

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

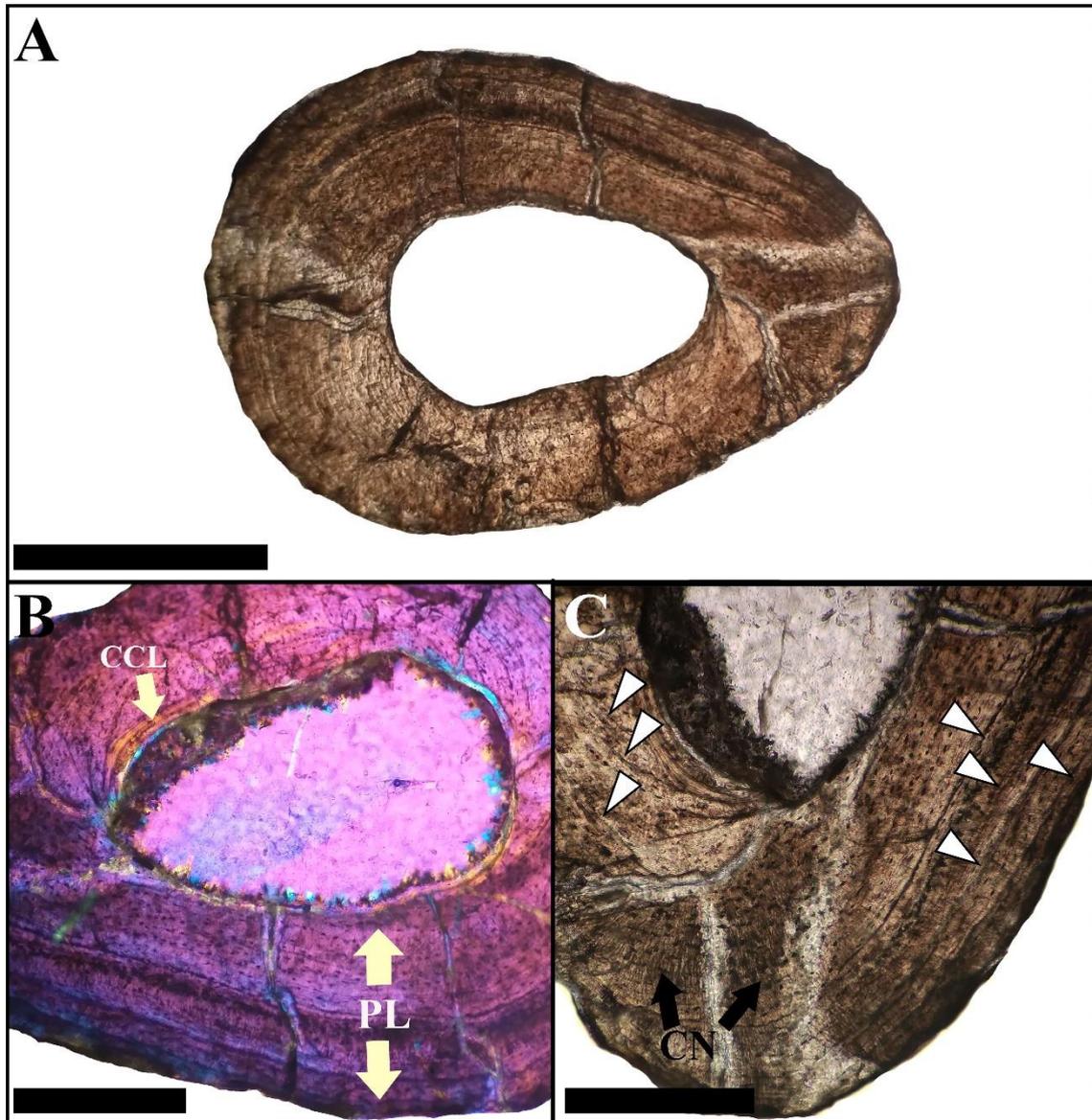


Figura 12: Histología ósea de la fíbula de *P. avelasi* MPCA-Pv 308. **A:** vista general de la sección delgada. **B:** matriz pseudolamelar (PL) y capa circunferencial interna (CCI). **C:** canaliculos (CN) y LCD (puntas de flecha blancas). Escalas: A = 1mm; B y C = 500 μ m.

Falanges

Se observaron cortes procedentes de dos falanges, los cuales, dada su similitud, se describen juntas a continuación y se distinguirán como I y II. Ambas muestras poseen un tejido cortical primario avascular y con matriz pseudolamelar, donde las lagunas de osteocitos presentan un aspecto generalmente fusiforme y orientadas de forma concéntrica. En la muestra I, la corteza es relativamente gruesa y hacia la cavidad medular se pueden distinguir algunas cavidades de reabsorción revestidas por tejido lamelar secundario junto con restos de hueso. (Fig. 13.A). La muestra II se caracteriza, a diferencia de la primera, por poseer una corteza más bien delgada con una cavidad medular muy desarrollada (Fig. 13.B), la cual se compone de tejido esponjoso secundario con grandes espacios intertrabeculares recubiertos por tejido lamelar secundario (Fig. 13.C).

En una de las regiones de la corteza de la muestra I, la orientación concéntrica que caracteriza a las lagunas de osteocitos se ve interrumpida por la presencia de fibras de Sharpey (Fig. 13.D) orientadas de manera más bien oblicua sobre la superficie del tejido óseo. También se pudieron distinguir LCD en ambos cortes, con la diferencia de que en la muestra I se pudo observar solamente una posible LCD no muy bien definida y que se ve interrumpida en buena parte de la corteza (Fig. 13.E), mientras que en la muestra II se pudo distinguir un mínimo de tres LCD bien definidas (Fig. 13.F), las cuales se pueden seguir a lo largo de casi la mitad de la corteza.

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

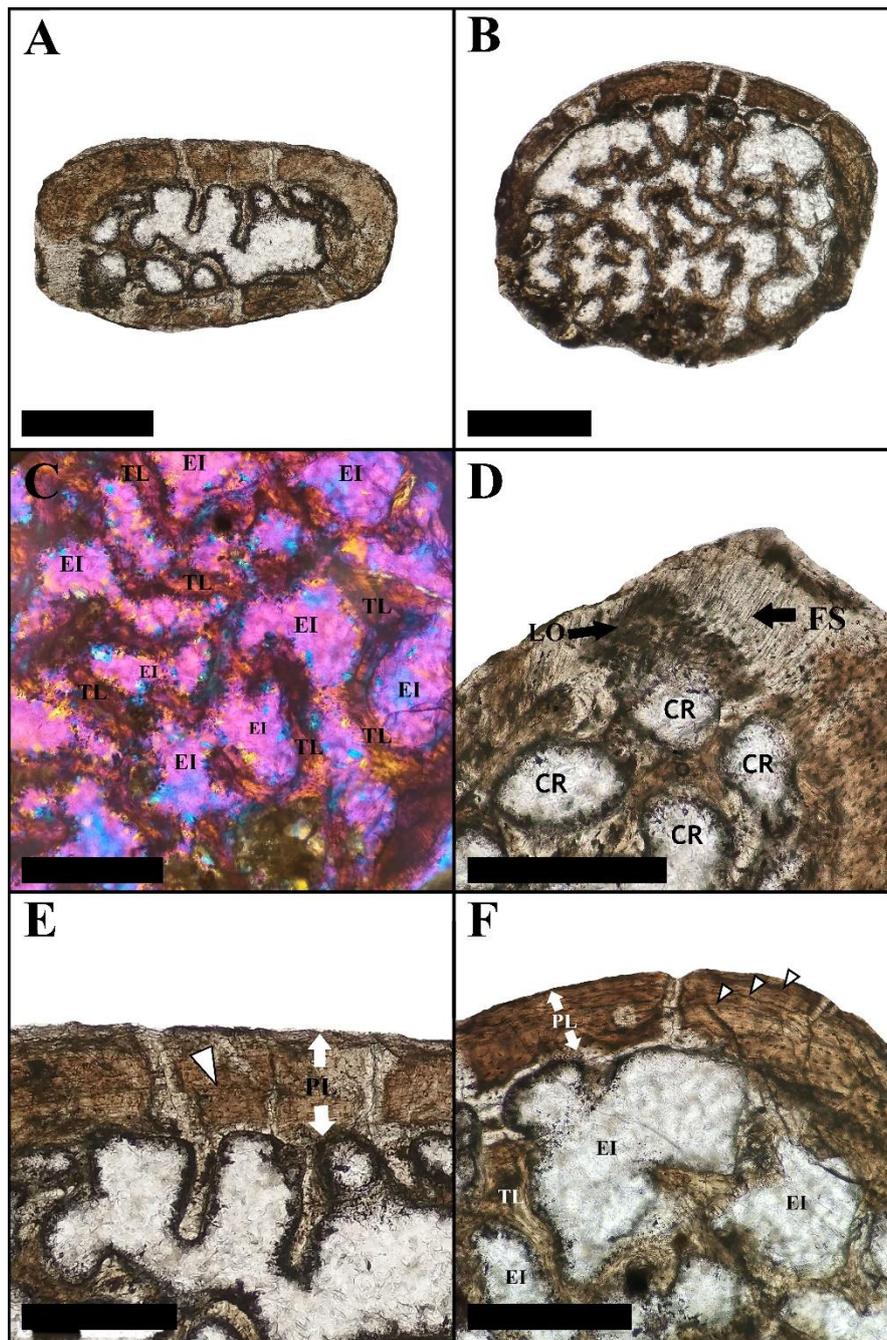


Figura 13: Histología ósea de las falanges de *P. avelasi* MPCA-Pv 308. **A:** vista general de la muestra I. **B:** vista general de la muestra II. **C:** cavidad medular en detalle de la muestra II en donde se señalan las regiones que mejor preservaron el tejido lamelar secundario (TL) y los espacios intertrabeculares (EI) **D:** región cortical de la muestra I con fibras de Sharpey (FS), lagunas de osteocitos desordenadas (LO) y se muestran en detalle las cavidades de reabsorción (CR). **E:** región cortical de la muestra I mostrando más en detalle su matriz pseudolamelar (PL) y una LCD (punta de flecha blanca). **F:** región cortical de la muestra II señalando su matriz de carácter pseudolamelar (PL) y las LCD (puntas de flecha blancas). Escalas: A y B = 1mm; C, D, E y F = 500 μ m.

Vértebra presacra

Esta muestra, correspondiente a la mitad de un centro y arco neural (Fig. 14.A), está mayormente compuesta por tejido esponjoso. El tejido cortical primario sólo se ha conservado en algunas regiones muy reducidas (Fig. 14.B y C), las cuales parecen presentar una matriz de tipo pseudolamelar. Debido a la mala conservación del material, no es posible caracterizar aspectos microestructurales, tales como la forma y distribución de las lagunas de osteocitos, presencia de marcas de crecimiento o fibras de Sharpey.

Con respecto al tejido esponjoso se caracteriza por la presencia de numerosos espacios intertrabeculares recubiertos por matriz lamelar de origen secundario (Fig. 14.D).

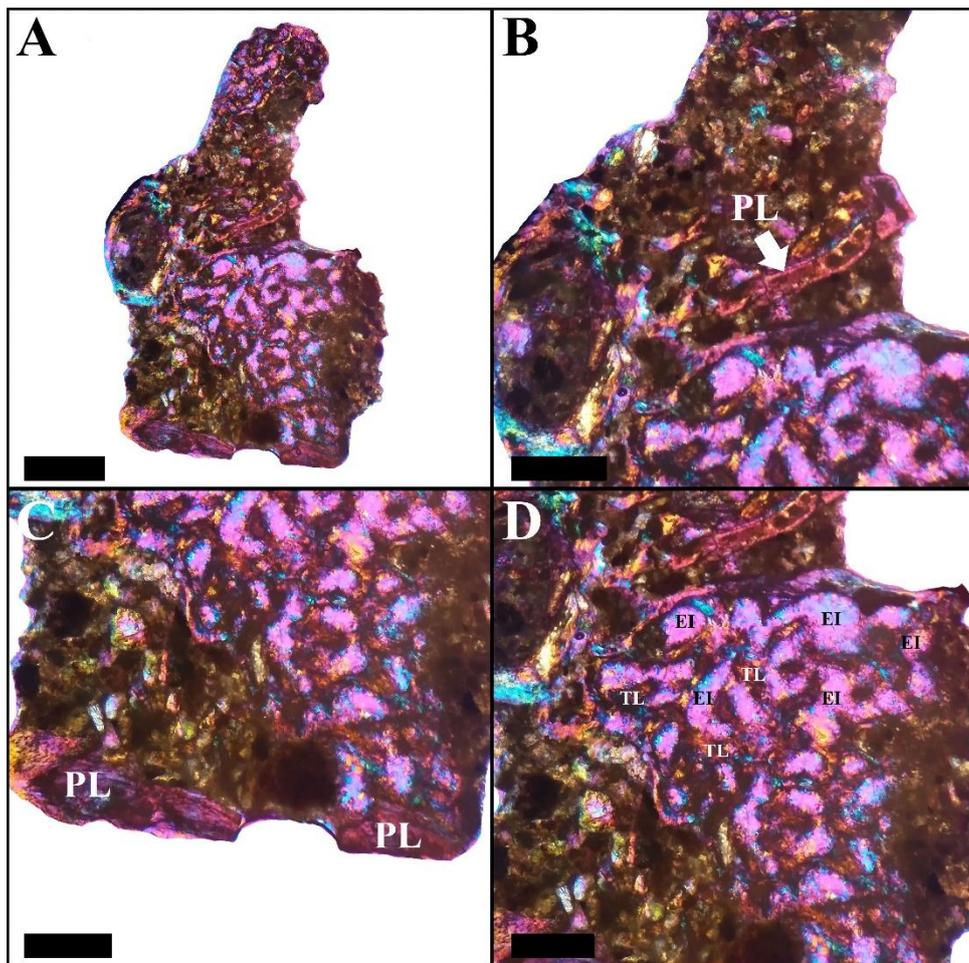


Figura 14: Histología ósea de una de las vértebras de *P. avelasi* MPCA-Pv 308. **A:** vista general de la sección histológica. **B y C:** vista en detalle de las regiones en donde se preservó tejido primario con matriz pseudolamelar (PL). **D:** vista en detalle del tejido esponjoso indicando algunos espacios entertrabeculares (EI) revestidos por tejido lamelar secundario (TL). Escalas: A = 1mm; B, C y D = 500 μ m.

3.2. Índice de compactación (IC)

En general, a nivel macroscópico las muestras provenientes de elementos óseos del esqueleto apendicular, poseían una corteza bien desarrollada y poco vascularizada, y todos los elementos descritos presentan un índice de compactación mayor al 50%. Tanto las imágenes procesadas para el cálculo del índice de compactación como los valores obtenidos para cada elemento, se resumen en la figura 15.

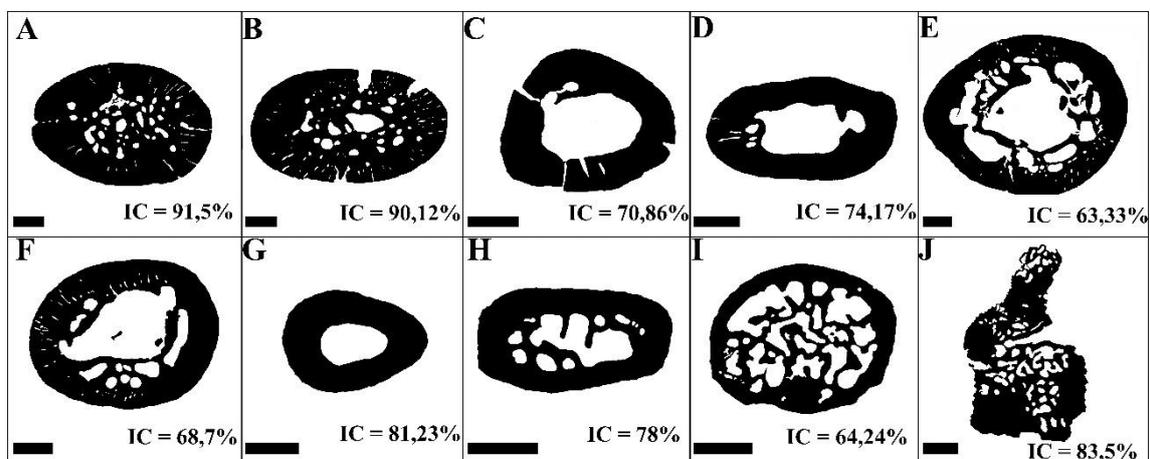


Figura 15: Índice de compactación (IC) de los diferentes cortes histológicos descritos de *P. avelasi* MPCA-Pv 308. **A:** IC del húmero derecho. **B:** IC del húmero izquierdo. **C:** IC del radio. **D:** IC de la ulna. **E:** IC del fémur derecho (debido al estado fragmentario del fémur izquierdo, no se procesó su imagen correspondiente). **F:** IC de la tibia. **G:** IC de la fíbula. **H:** IC de la falange I. **I:** IC de la falange II. **J:** IC del arco y centro neural de la vértebra. Escalas = 1mm.

4. DISCUSIÓN

4.1. Variación interelemental

Los elementos muestreados del ejemplar MPCA-Pv 308 presentan variaciones con respecto a sus características histológicas observadas, a excepción del tipo de matriz de la corteza, la cual en todas las muestras histológicas se caracterizó como pseudolamelar. Con respecto al grado de vascularización, la misma fue baja en la mayoría de los elementos (e.g. ulna y radio), siendo nula en algunas muestras (e.g. fíbula y falanges). Cabe destacar que aquellos elementos que exhibieron cortezas avasculares se caracterizan en general por poseer un diámetro muy reducido de sus diáfisis en sección transversal. Por el contrario, aquellas muestras que presentan un grado de vascularización más elevado, se corresponden con los elementos óseos que presentan las diáfisis de mayor diámetro (e.g. húmeros y fémures).

Las fibras de Sharpey se observaron solamente en sectores reducidos de la corteza más externa pertenecientes a dos de los elementos muestreados, que corresponden a la ulna y a una de las falanges (aquella que presentaba una corteza más gruesa). La presencia de estas fibras en este tipo de elementos óseos es común debido a que están asociadas a regiones de inserción de tejidos blandos como músculos, tendones y ligamentos (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). El mapeo de estas fibras en distintas partes de los elementos podría ayudar a identificar los sitios de inserción muscular en futuros estudios paleobiológicos de *Priosphenodon* y otros esfenodontes.

En las secciones histológicas analizadas, se muestra que todas presentan un índice de compactación mayor al 60% (Fig. 17). Se observó que las muestras provenientes de ciertos elementos más pequeños (e.g. fíbula y falange I) presentan una compactación mayor que otras provenientes de elementos óseos más grandes (e.g. radio, tibia, fémur y ulna), pero no se pudo establecer un patrón que relacione una mayor o menor compactación entre elementos más grandes o más pequeños. Las muestras histológicas que poseen el mayor porcentaje de compactación (más del 90% en ambos) son las provenientes de los húmeros. Una explicación de esta notable compactación del húmero podría estar en parte relacionada con la denominada “Ley de Wolff”, que postula que el hueso aumenta en densidad y grosor cortical en respuesta a las cargas a las que se somete

un individuo a lo largo de su vida (Meier *et al.*, 2013). Una mayor carga biomecánica en el húmero podría darse, por ejemplo, por una elevada actividad excavadora en el individuo. No obstante, la ausencia de otras características típicamente vinculadas a hábitos excavadores (e.g. gran desarrollo del olecranon) hacen menos plausible una relación directa entre la compactación y un posible hábito excavador en este taxón. Si bien existen muchos trabajos que han explorado la variación en cuanto al grado de compactación de los elementos óseos, (e.g. Houssaye *et al.*, 2015), dichas contribuciones se han enfocado en las diferencias entre animales de hábitos acuáticos y terrestres, indagando muy poco acerca de la variación intraesquelética en formas terrestres.

Se distinguieron líneas de crecimiento detenido en todas las muestras excepto en la proveniente del arco y centro neural de la vértebra, ya que el hueso primario conservado se encuentra muy reducido. El número observado de estas marcas de crecimiento varía notablemente en cada muestra, observándose una mayor cantidad en aquellas que presentaban un menor grado de vascularización y remodelación secundaria del tejido cortical y, principalmente, una cavidad medular menos desarrollada como consecuencia de la modelación ósea. Esto significa que aquellos elementos con una corteza de mayor grosor y compactación, preservaron un mayor número de líneas de crecimiento, como es el caso de los huesos apendiculares correspondientes a los humeros y el radio de *Priosphenodon*, por lo que debería considerárselos como elementos con un buen potencial para futuros estudios esquelocronológicos en rincocéfalos (ver siguiente sección).

4.2. Estimaciones de edad y estadio ontogenético

La esquelocronología es el término utilizado en histología para referir al cálculo de la edad de un individuo sobre la base del estudio de marcas de crecimiento encontradas en el hueso cortical. Por lo tanto, el análisis de las mismas, es una alternativa viable para obtener tasas de crecimiento y estimar las edades mínimas y, en algunos casos, absoluta de los tetrápodos (Snover *et al.*, 2007).

Teniendo en cuenta lo mencionado anteriormente, se observó un mayor número de líneas de crecimiento detenido en los huesos largos para el ejemplar aquí estudiado, especialmente en los humeros y el radio, por lo que se puede estimar una edad mínima

para el individuo MPCA-Pv 308 de diez años. Dada la destrucción de las líneas de crecimiento detenido durante la expansión de la cavidad medular, no es posible estimar la edad máxima que alcanzó el individuo. Con respecto a la distribución de las mismas a lo largo de la corteza, en general se encuentran agrupadas entre la región media y perimedular, y la región más externa de la corteza, en donde la disminución de la distancia entre ellas es más notoria (Fig. 10.C). Una disminución drástica en la distancia relativa de las marcas de crecimiento de huesos apendiculares, es un indicio de que el individuo alcanzó la madurez sexual (Khonsue *et al.*, 2010), por lo que se podría considerar que el individuo MPCA-Pv 308 alcanzó o estuvo cerca de alcanzar la madurez sexual antes de morir.

Con respecto a la maduración somática, se ha establecido que en tetrápodos la misma se manifiesta en los tejidos óseos a través de la formación de una capa de tejido avascular de tipo lamelar en la región más periférica de la corteza y que puede presentar líneas de crecimiento detenido fuertemente agrupadas (Horner *et al.*, 1999; Chinsamy Turan, 2005), es decir, una capa circunferencial externa. La misma no se presenta en ninguno de los cortes histológicos analizados, por lo que se deduce que el individuo MPCA-Pv 308 no alcanzó la maduración somática antes de morir. Esto es congruente con el hecho que de las vértebras presacras preservadas para el ejemplar, no presentan una fusión completa de los arcos neurales a los centros vertebrales, dejando suturas bien marcadas. Asimismo, esto coincide con el hecho de que el individuo estudiado, según el tamaño de su dentario (~60 mm), representa un estadio ontogenético β , correspondiente a un joven subadulto según lo propuesto por Apesteguía (2008), que divide los estadios ontogenéticos según el tamaño del dentario en:

- Estadio α (20-50 mm) **juveniles**
- Estadio β (50-100 mm) **jóvenes**
- Estadio γ (100-150 mm) **adultos**

En síntesis, los datos histológicos recaudados indican que *Priosphenodon avelasi* MPCA-Pv 308 murió luego de alcanzar la maduración sexual pero no así la somática. Asimismo, los datos morfológicos estarían indicando que la maduración sexual de este taxón ocurriría previamente a la completa fusión de las suturas neurocentrales.

4.3. Dinámica de crecimiento

Son varias las características del tejido óseo primario las que nos permiten inferir una velocidad relativa de crecimiento en los tetrápodos. Entre ellas se encuentran la organización de las fibras colágenas de la matriz y la vascularización. Por ejemplo, una matriz con un empaquetamiento de fibras colágenas desorganizadas y con un alto grado de vascularización (e.g. matriz entretejida) está directamente vinculada a crecimientos relativamente rápidos (5-50 $\mu\text{m}/\text{día}$), mientras que aquellas que presentan un nivel alto de organización de las fibras y una vascularización relativamente pobre, como es el caso de la matriz lamelar, están vinculadas a crecimientos lentos del tejido óseo. La matriz de tipo pseudolamelar es considerada como un intermedio entre las mencionadas anteriormente, debido a que posee una gran cantidad de fibras colágenas asociadas y orientadas en una misma dirección y su tasa de mineralización suele ser inferior a la del hueso entretejido (0,1 y 0,5 $\mu\text{m}/\text{día}$) (Chinsamy Turan, 2005). Todos los cortes analizados presentan una matriz de tipo pseudolamelar y, en este sentido, *P. avelasi* no difiere notablemente de otros esfenodontes, ya sea de formas actuales *Sphenodon punctatus* (Castanet *et al.*, 1988) o fósiles, como es el caso de *Palaeopleurosaurus posidoniae* (Klein y Scheyer, 2017), *Gephyrosaurus* sp. (Chinsamy y Hurum, 2006) y *Patagosphenos watuku* (Gentil *et al.*, 2019).

La distancia relativa entre marcas de crecimiento también es un factor a tener en cuenta cuando queremos inferir velocidades relativas de crecimiento (Chinsamy Turan, 2005). Un espaciado regular entre líneas de crecimiento detenido en el tejido cortical se asocia a tasas de crecimiento poco variables, como es el caso del actual *Sphenodon punctatus* (Castanet *et al.*, 1988). Lo contrario sucede para las formas fósiles como *Gephyrosaurus* sp. y *Palaeopleurosaurus posidoniae*, donde el espaciado entre marcas de crecimiento detenido es irregular y fue interpretado como un indicador de que la tasa de crecimiento sufría importantes variaciones a lo largo de la ontogenia del animal (Klein y Scheyer, 2017). En este sentido, *P. avelasi* se asemeja más a las formas fósiles que a *Sphenodon*, dado que, en todas las muestras histológicas, las marcas de crecimiento se encuentran espaciadas irregularmente. Si se considera las marcas de crecimiento conservadas en uno de los húmeros (Fig. 9.F), se puede observar que las primeras tres se encuentran relativamente cercanas unas de otras y con una distancia entre ellas que no parece variar mucho, por lo que se infiere que la tasa de crecimiento del individuo fue

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

relativamente baja y constante durante ese período registrado. Luego de la tercera marca de crecimiento se observa un mayor distanciamiento entre esta y las siguientes tres, que se encuentran relativamente juntas en la región media de la corteza, lo que sugiere que la tasa de crecimiento aumentó para luego disminuir y mantenerse constante en los siguientes tres años. Luego del sexto año registrado, el ejemplar de *Priosphenodon* volvió a experimentar un aumento en la tasa de crecimiento, en este caso más considerable, ganando más de la mitad de su tamaño corporal, para luego volver a cesar y mantenerse relativamente constante en los siguientes años. Estas variaciones en el patrón de espaciado de las marcas de crecimiento, se ha explicado en algunos casos como consecuencia de las diferencias estacionales (de Buffrénil y Castanet, 2000).

Priosphenodon avelasi representa un caso de gigantismo dentro de Rhynchocephalia el cual podría estar ligado a su particular dinámica de crecimiento. En este sentido, a diferencia de *Sphenodon*, *Priosphenodon* exhibe evidencias de una tasa de crecimiento que varía regularmente durante la ontogenia, pero que en determinados momentos es claramente superior a la inferida para *Sphenodon* (i.e., presencia de marcas de crecimiento fuertemente espaciadas entre sí). De esta forma, la dinámica de crecimiento de *Priosphenodon*, caracterizada por períodos de crecimiento lento alternados con otros de crecimiento acelerado, pudo haber permitido alcanzar el gigantismo en este taxón.

5. CONCLUSIONES

Se presenta el primer estudio histológico interelemental para la especie de rincocéfalo fósil *Priosphenodon avelasi*, abordando diferentes temas relacionados a su paleobiología. Teniendo en cuenta lo desarrollado a lo largo del presente trabajo de finalización de grado, se pudo concluir lo siguiente:

- I) Se observó que el grado de expansión de la cavidad medular varía en todos los elementos poscraneales. Aquellos con una cavidad medular más desarrollada, como en el caso de los fémures, la tibia y la fíbula, presentaban un número más reducido de marcas de crecimiento y las mismas se encontraban, en la mayoría de los casos, interrumpidas. El húmero presenta una cavidad medular muy reducida, resultando en un elevado grado de compactación del mismo. Los datos recabados no permiten establecer los factores involucrados en la notable compactación del húmero de *Priosphenodon avelasi*.
- II) El húmero y radio preservan el mejor registro de marcas de crecimiento en *Priosphenodon avelasi*, lo que vuelve a estos elementos como buenos indicadores de edad mínima para el taxón.
- III) Se estima una edad mínima de 10 años para *Priosphenodon avelasi* MPCA-Pv 308.
- IV) *Priosphenodon avelasi* MPCA-Pv 308 corresponde a un ejemplar subadulto, el cual había alcanzado posiblemente la maduración sexual pero no así la somática.
- V) La maduración sexual en *P. avelasi* precede a la completa fusión de suturas neurocentrales en este taxón.

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

- VI)** Si bien *P. avelasi* exhibe una tasa de crecimiento relativamente baja (i.e. predominancia de hueso pseudolamelar en las cortezas), lo cual es un rasgo conservativo dentro de Rhynchocephalia, dicha tasa no es constante. El crecimiento de *P. avelasi* alterna entre períodos lentos y acelerados.

- VII)** El gigantismo de *P. avelasi* podría estar vinculado a la dinámica de crecimiento de este taxón, el cual alterna entre períodos de crecimiento lento y acelerado. Estos últimos períodos le habrían permitido alcanzar tallas superiores a las de otras formas emparentadas.

6. Índice de cuadros y figuras

| | |
|---|---------|
| Figura 1: Cladograma mostrando las relaciones filogenéticas dentro de Rhynchocephalia (Tomado de Gauthier <i>et al.</i> , 1988)..... | pág. 9 |
| Figura 2: Cladograma en donde se ilustra la diversidad de esfenodontes conocida (Tomado de Apesteguía, 2007a)..... | pág. 10 |
| Figura 3: Registro fósil de rincocéfalos mesozoicos en Sudamérica..... | pág. 11 |
| Figura 4: Cladograma que muestra la posición filogenética de <i>Priosphenodon avelasi</i> dentro de Sphenodontia (Tomado de Apesteguía y Novas, 2003)..... | pág. 13 |
| Figura 5: Ubicación del yacimiento fosilífero La Buitrera en la provincia de Río Negro (Tomado de Apesteguía, 2007a)..... | pág. 14 |
| Figura 6: <i>Priosphenodon avelasi</i> (MPCA-Pv 308). Elementos óseos que se usaron para realizar las secciones delgadas estudiadas..... | pág. 17 |
| Figura 7: Histología ósea de los húmeros de <i>P. avelasi</i> MPCA-Pv 308..... | pág. 21 |
| Figura 8: Histología ósea del radio de <i>P. avelasi</i> MPCA-Pv 308..... | pág. 23 |
| Figura 9: Histología ósea de la ulna de <i>P. avelasi</i> MPCA-Pv 308..... | pág. 25 |
| Figura 10: Histología ósea de los fémures de <i>P. avelasi</i> MPCA-Pv 308..... | pág. 27 |
| Figura 11: Histología ósea de la tibia de <i>P. avelasi</i> MPCA-Pv 308..... | pág. 29 |
| Figura 12: Histología ósea de la fíbula de <i>P. avelasi</i> MPCA-Pv 308..... | pág. 31 |
| Figura 13: Histología ósea de las falanges de <i>P. avelasi</i> MPCA-Pv 308..... | pág. 33 |
| Figura 14: Histología ósea de la vértebra presacra de <i>P. avelasi</i> MPCA-Pv 308.... | pág. 34 |
| Figura 15: Índice de compactación de los diferentes cortes analizados..... | pág. 35 |

Bibliografía

- Albino, A. M. 2007. Lepidosauromorpha. En: Z. Gasparini, L. Salgado. y R. A. Coria (Eds.), Patagonian Mesozoic Reptiles, Indiana University Press, Bloomington, pp. 87-115.
- Apesteguía, S. 2002. Eilenodontines Disponible en Polyglot Paleontologist, http://ravenel.si.edu/paleo/paleoglot/files/Apest_02a.pdf
- Apesteguía, S. 2005. A late Campanian sphenodontid (Reptilia, Diapsida) from northern Patagonia. *Comptes Rendus Palevol*, 4(8), 663-669.
- Apesteguía, S. 2007a. La evolución de los lepidosaurios. *Investigación y ciencia*, (367), 54-63.
- Apesteguía, S. 2007b. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). *Cretaceous Research* 12: 533-546.
- Apesteguía, S. 2008. Esfenodontes (Reptilia: lepidosauria) del Cretácico Superior de Patagonia (Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata).
- Apesteguía, S., Agnolín, F. L. y Claeson, K. 2007. Review of Cretaceous dipnoans from Argentina (Sarcopterygii, Dipnoi) with description of new species. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie* 9(1): 27-40. Buenos Aires.
- Apesteguía, S., Garberoglio, F. y Gómez, R.O. 2021. Earliest tuatara relative (Lepidosauria: Sphenodontinae) from southern continents. *Ameghiniana* 58(5): 416-441. <https://doi.org/10.5710/AMGH.13.07.2021.3442>
- Apesteguía, S. y Carballido, J. L. 2014. A new eilenodontine (Lepidosauria, Sphenodontidae) from the Lower Cretaceous of central Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(2), 303-317.
- Apesteguía, S., Gómez, R. O. y Rougier, G. W. 2012. A basal sphenodontian (Lepidosauria) from the Jurassic of Patagonia: new insights on the phylogeny and biogeography of Gondwanan rhynchocephalians. *Zoological journal of the Linnean Society*, 166(2), 342-360.
- Apesteguía, S., Gómez, R. O. y Rougier, G. W. 2014. The youngest South American rhynchocephalian, a survivor of the K/Pg extinction. *Proc. R. Soc. B* 2014 vol. 281, N° 1792, 20140811. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.0811>
- Apesteguía, S. y Novas, F. E. 2003. Large Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. *Nature*, 425(6958), 609-612.

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

- Apesteuguía S., y Rougier, G.W. 2007. A late Campanian sphenodontid maxilla from northern Patagonia. *American Museum Novitates* 3581, 1-11.
- Apesteuguía, S., Veiga, G.D., Sánchez, M.L., Argüello-Scotti, A. y Candia-Halupczok, D.J. 2016. Kokorkom, el desierto de los huesos: Grandes dunas eólicas en la Formación Candeleros (Cretácico Superior), Patagonia Argentina. XI Congreso de la Asociación Paleontológica Argentina. General Roca. Actas: 7.
- Apesteuguía, S. y Zaher, H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature* 440: 1037-1040.
- Báez, A. M., Trueb, L. y Calvo, J. O. 2000. The earliest known pipoid frog from South America: a new genus from the Middle Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(3): 490-500.
- Bonaparte, J. F. 1996. Cretaceous Tetrapods of Argentina. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)* 30: 73-130.
- Bonaparte, J. F. y Sues, H. D. 2006. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Brazil. *Palaeontology* 49, 917-923.
- Calvo, J. O. y Bonaparte, J. F. 1990. *Andesaurus delgadoi* gen et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28(3-4): 303-310.
- Calvo, J. O. y Coria, R. A. 1998. New specimen of *Giganotosaurus carolinii* (Coria y Salgado, 1995), supports it as the largest theropod ever found. *Gaia* 15: 117-122.
- Calvo, J. O., Rubilar-Rogers, D. y Moreno, K. 2004a. A new Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from northwest Patagonia. *Ameghiniana* 41(4): 555-563.
- Calvo, J. O. y Salgado, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei*, sp. nov. A new sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia* 11: 13-33.
- Candia Halupczok, D. J., Sánchez, M. L., Veiga, G. y Apesteuguía, S. 2018. Dinosaur tracks in the Kokorkom desert, Candeleros Formation (Cenomanian, Upper Cretaceous), Patagonia Argentina: Implications for deformation structures in dune fields. *Cretaceous Research*, 83, 194-206.
- Castanet, J., Newman, D. G. y Girons, H. S. 1988. Skeletochronological data on the growth, age, and population structure of the tuatara, *Sphenodon punctatus*, on Stephens and Lady Alice Islands, New Zealand. *Herpetologica*, 25-37.

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

- Cerda, I. A., Pereyra, M. E., Garrone, M., Ponce, D., Navarro, T. G., González, R., Militello, M., Luna, C. A. y Jannello, J. M. 2020. A basic guide for sampling and preparation of extant and fossil bones for histological studies. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 20: 15-28.
- Chinsamy, A. y Hurum, J. H. 2006. Bone microstructure and growth patterns of early mammals. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51(2).
- Chinsamy Turan, A. 2005. The Microstructure of Dinosaur Bone: Deciphering Biology with Fine Scale Techniques. *Johns Hopkins University Press*, Baltimore, 224 pp.
- Coria, R. A. y Salgado, L. 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature* 377: 224-226.
- de Buffrénil, V. y Castanet, J. 2000. Age estimation by skeletochronology in the Nile monitor (*Varanus niloticus*), a highly exploited species. *Journal of Herpetology*, 414-424.
- de la Fuente, M. S. 2007. Testudines. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R. A. Coria (Eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press, Bloomington, 50-86.
- de Ricqlès, A., Meunier, F. J., Castanet, J., Francillon-Vieillot, H., y Hall, B. K. 1991. Bone 3, bone matrix and bone specific products. In *Comparative microstructure of bone 3*, 1-78. Boston: CRC Press.
- de Valais, S., Apesteguía, S. y Garrido, A. C. 2012. Cretaceous small scavengers: feeding traces in tetrapod bones from Patagonia, Argentina. *PLoS One*, 7(1), e29841.
- di Paola, E. C. 1973. Caracterización litoestratigráfica de la Formación Neuquén. V° Congreso Geológico Argentino. Acta 3: 197-206.
- Erickson, G. M. 2014. On dinosaur growth. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 42, 675-697.
- Estes, R. 1983. The Fossil Record and Early Distribution of Lizards. *En Studies in Herpetology and Evolutionary Biology*. Essays in honor of Ernest Edward Williams. Rhodin, A. y Miyata, K. (Eds.) Pp. 365-398. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- Evans, S. E. 1980. The skull of a new eosuchian reptile from the Lower Jurassic of South Wales. *Zoological Journal of the Linnean Society* 70: 203-264.
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F.J., Sire, J. Y., Zylberberg, L. y de Ricqlés, A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

skeletal tissues. En: J. G. Carter (Ed.) *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*, Vol. 1. Van Nostrand Reinhold, Nueva York, 471–530.

- Garberoglio, F. F., Gómez, R. O., Apesteguía, S., Caldwell, M. W., Sánchez, M. L. y Veiga, G. 2019. A new specimen with skull and vertebrae of *Najash rionegrina* (Lepidosauria: Ophidia) from the early Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Systematic Palaeontology*, 17(18), 1533-1550.
- Garrido, A. C. 2010. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 12(2): 121-177.
- Gauthier, J. A., Estes, R. y De Queiroz, K. 1988. A phylogenetic analysis of the Lepidosauromorpha En: R. Estes y G. Pregill (Eds), *Phylogenetic Relationships of the Lizard families: Essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford University Press, 15-98.
- Geneser, F. 2015. Tejido esquelético. En: A. Brüel, E. I. Christensen, J. Tranum-Jensen, K. Ovortrup y F. Geneser (Eds), *Histología 4ta ed.*, Panamericana, p. 263-297, México.
- Gentil, A. R., Agnolin, F. L., García Marsà, J. A., Motta, M. J. y Novas, F. E. 2019. Bridging the gap: Sphenodont remains from the Turonian (Upper Cretaceous) of Patagonia. Palaeobiological inferences. *Cretaceous Research* 98: 72-83.
- Günther, A. 1867. Contribution to the anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus, Owen). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 157: 595–629.
- Horner, J. R., de Ricqlès, A. y Padian, K. 1999. Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology. *Paleobiology*, 25(3), 295-304.
- Houssaye, A., Waskow, K., Hayashi, S., Cornette, R., Lee, A. H. y Hutchinson, J. R. 2015. Biomechanical evolution of solid bones in large animals: a microanatomical investigation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 117(2), 350-371.
- Hsiou, A. S., De França, M. A. G. y Ferigolo, J. 2015. New data on the *Clevosaurus* (Sphenodontia: Clevosauridae) from the Upper Triassic of southern Brazil. *PLoS One*, 10(9), e0137523.
- Khonsue, W., Chaiananporn, T. y Pomchote, P. 2010. Skeletochronological assessment of age in the Himalayan crocodile newt, *Tylototriton verrucosus* (Anderson, 1871) from Thailand. *Tropical Natural History*, 10(2), 181-188.

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

- Klein, N. y Scheyer, T. M. 2017. Microanatomy and life history in *Palaeopleurosaurus* (Rhynchocephalia: Pleurosauridae) from the Early Jurassic of Germany. *The Science of Nature*, 104(1): 1-8.
- LeBlanc, A. R., Apesteguía, S., Larsson, H. C. y Caldwell, M. W. 2020. Unique tooth morphology and prismatic enamel in Late Cretaceous sphenodontians from Argentina. *Current Biology*, 30(9): 1755-1761.
- Makovicky, P. J., Apesteguía, S. y Agnolín, F. L. 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* 437: 1007-1011.
- Makovicky, P. J., Apesteguía, S. y Gianechini, F. A. 2012. A new coelurosaurian theropod from the La Buitrera fossil locality of Río Negro, Argentina. *Fieldiana Life and Earth Sciences*, 2012(5), 90-98.
- Maniel, I. J., de la Fuente, M. S., Apesteguía, S., Mayoral, J. P., Sanchez, M. L., Veiga, G. D. y Smales, I. 2020. Cranial and postcranial remains of a new species of *Prochelidella* (Testudines: Pleurodira: Chelidae) from 'La Buitrera' (Cenomanian of Patagonia, Argentina), with comments on the monophyly of this extinct chelid genus from southern Gondwana. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(12), 1033-1055.
- Martinelli, A. G. y Forasiepi, A. M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro Province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 6:257-305.
- Martínez, R. N., Apaldetti, C., Colombi, C. E., Praderio, A., Fernández, E., Malnis, P. S., Correa, G. A., Albelin, D. y Alcober, O. 2013. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Late Triassic of Argentina and the early origin of the herbivore opisthodontians. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1772), 20132057.
- Meier, P. S., Bickelmann, C., Scheyer, T. M., Koyabu, D. y Sánchez-Villagra, M. R. 2013. Evolution of bone compactness in extant and extinct moles (Talpidae): exploring humeral microstructure in small fossorial mammals. *BMC evolutionary biology*, 13(1), 1-10.
- Novas, F. E., Apesteguía, S., Pol, D., De Valais, S., Forasiepi, A., Lanza, H., González, J. A. y Haro, A. 1999. Primer registro de Lepidosaurios Esfenodontes para el Cretácico Superior. *Ameghiniana* 36: 16-17.

Microestructura ósea de *Priosphenodon avelasi* (Rhynchocephalia: Sphenodontia): implicancias paleobiológicas

- Ortega, F., Gasparini, Z., Buscaloni, A. D. y Calvo, J. O. 2000. A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(1): 57-76.
- Padian, K. y Lamm, E. T. 2013. *Bone histology of fossil tetrapods*. University of California Press, Los Angeles, 285pp.
- Pérez Mayoral, J., Argüello Scotti, A., Apesteguía, S. y Veiga, G.D. 2021. High-resolution analysis of an erg-margin system from the Cretaceous Candeleros Formation (La Buitrera Paleontological Area, Río Negro Province, Argentina): An approach to different scales fluvial-aeolian interactions. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 28(1): 37-59.
- Pol, D. y Apesteguía, S. 2005. New *Araripesuchus* remains from the Early Late Cretaceous (Cenomanian–Turonian) of Patagonia. *American Museum Novitates* 3490: 38 pp. New York.
- Simón, M. E. y Kellner, A. W.A. 2003. New sphenodontid (Lepidosauria, Rhynchocephalia, Eilenodontinae) from the Candeleros Formation, Cenomanian of Patagonia, Argentina, vol. 68. *Boletim Museu Nacional, Nova Serie, Geologia, Rio de Janeiro*.
- 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.
- Whiteside, D. I. 1986. The head skeleton of the Rhaetian sphenodontid *Diphydontosaurus avonis* gen. et sp. nov. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 312: 379-430.
- Wichmann, R. 1927. Sobre las facies lacustres Senoniana de los estratos con dinosaurios y su fauna. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 30(1-4): 383-406.
- Williston, S. W. 1925. *The Osteology of the Reptiles*. Harvard University Press, Cambridge, 300 pp.