



UNIVERSIDAD NACIONAL DE RÍO NEGRO

**LOS ALVAREZSAURIDAE (DINOSAURIA, THEROPODA, COELUROSAURIA)
DE AMÉRICA DEL SUR: ANATOMÍA Y RELACIONES FILOGENÉTICAS.**

(Trabajo de Tesis para optar al título de Doctor con Mención Ciencias de la Tierra)



Postulante: Lic. Jorge Gustavo Meso

Director: Dr. Leonardo Salgado

Co-director: Dr. Juan Ignacio Canale

2022

“La lógica te llevará del punto A al B, pero la imaginación te llevará a todas partes”

Albert Einstein



Dedicado a mis dos familias...

AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIAS

En primer lugar, deseo agradecer y al mismo tiempo dedicarles este trabajo de Tesis a mis padres, Jorge Ceferino Meso y Juana Isolde Esparza, quienes desde que tengo memoria me alentaron a estudiar lo que realmente me gusta y quienes me acompañaron durante todos estos años. Ellos lograron observar en mí una pasión tan poderosa que, en muchas ocasiones tuvieron que desafiar su estabilidad económica. A mis hermanos, Jorge Luis Meso y Jorge Antonio Meso, quienes me acompañaron junto a mis padres durante todo este proceso. También agradecer a mis cuñadas, Roció Velozo y Sara Mora, por sus consejos, comentarios, bromas y sinfines de charlas. Especialmente a mis sobrinos, Agustín Meso, Akane Meso y Romina Meso, quienes siempre lograron sacar una sonrisa en mí.

Por otra parte, deseo agradecer y dedicar este trabajo de Tesis a mi nueva familia, la que he formado en General Roca junto a Luciana Muci Ruiz y Jorge Gael Meso Álvarez, quienes me han acompañado y apoyado durante mi carrera de postgrado bancándome en todo momento, con la finalidad de que este trabajo llegara finalmente a su conclusión. Quienes amo y espero que sigamos transitando una vida juntos.

También deseo expresar mis agradecimientos a Silvina Evelyn Álvarez, madre de mi hermoso hijo Gael, y a Denis Ponce, excompañero de universidad y compañero de vida de Evelyn y Gael. A ellos también dedico este trabajo de Tesis porque, a pesar de todo, ellos fueron grandes pilares en mi vida universitaria, alentándome y brindándome valiosos consejos, enseñanzas y momentos muy gratos.

Al mismo tiempo, deseo dedicar este trabajo a mi abuela, Marta Zapata, y en especial a mi abuelo, Jorge Meso, y aunque ya no está, fue él uno de los que alentó mis sueños, y con quien compartí grandes historias, charlas enriquecedoras y consejos muy sabios. Por todo esto, muchas gracias abuelo, y sé que algún día Dios nos dará la oportunidad de volver a jugar otra partida de ajedrez en el cielo.

También deseo expresar mis agradecimientos a muchos otros familiares que me alentaron durante mi carrera de grado y postgrado, a través de bromas, comentarios, dudas, curiosidades e infinidad de charlas. Es por esto que agradezco a mis tíos/as, primos/as, y a muchas personas más que adopté como familia a lo largo de mi vida.

A mis suegros, la familia Muci Ruiz, quienes me adoptaron como un hijo, y en todo momento se preocupan por mí y Gael, a pesar de la distancia. A ellos también, deseo dedicarles este trabajo.

Asimismo, agradezco a muchos amigos que se han sumado a mi vida durante mi etapa de doctorado, y quienes nos llamamos mutuamente como “Fuckerman”, ellos son: Samuel Correa, Mattia Baiano, Guillermo Windholz, Rubén Juárez Valieri, Cristian Pereyra, Cristian Pardo y Adrián Troyelli, con quienes compartí campañas, viajes, congresos y momentos inolvidables. También agradecer a muchas personas que tuve el agrado de trabajar y compartir innumerables momentos, ellos son: Jonah Choiniere, Michael Pittman, Zichuan Qin, Steve Brusatte, Verónica Díez Díaz, Ignacio Canudo, Gabriel Casal, Agustín Martinelli, Juan Porfiri, Doménica Dos Santos, Flavio Bellardini, Alberto Garrido, Leonardo Filippi, Rodolfo Coria, Silvina de Valais, Ignacio Díaz Martínez, Paolo Citton, Silvio Casadío, Alberto Caselli, Jorge Calvo, Ignacio Cerda, José Luis Carballido, Sebastián Apesteguía, Christophe Hendrickx y Chinzorig Tsogtbaatar.

Agradecer a CONICET, a la Universidad Nacional de Río Negro y al Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, quienes permitieron desarrollar mi Tesis de Doctorado mediante sustento económico y un espacio físico para desenvolver dicho proyecto. También agradecer a los curadores y/o responsables de las colecciones visitadas.

Finalmente, pero no menos importante, agradecer a mi director y co-director, Leonardo Salgado y Juan Ignacio Canale. Ellos, sin conocerme, me aceptaron en 2015 para introducirme en el fascinante mundo de los dientes de terópodos, enseñándome y guiándome en todo momento. Hubo muchas ocasiones en las que no era claro con mis palabras o pensamientos, no obstante, ellos me enseñaron a superarme día tras día, sin atajos, solo con esfuerzo cotidiano. En 2017 emprendimos un nuevo camino, los Alvarezsauridae de América del Sur. Y sí, la vida me golpeo duro... Pero ahí estaban no solo mis seres queridos, también Leo y Juan, mis mentores. Por todo esto, muchas gracias Leo y Juan.

RESUMEN

En esta Tesis Doctoral se presenta una revisión exhaustiva de los alvarezsáuridos (Dinosauria, Theropoda) patagónicos. La misma incluye una descripción osteológica detallada de especímenes de *Patagonykus puertai* (Holotipo, MCF-PVPH-37), cf. *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-38), *Patagonykinae* indet. (MCF-PVPH-102), *Alvarezsaurus calvoi* (Holotipo, MUCPv-54), *Achillesaurus manazzonei* (Holotipo, MACN-PV-RN 1116), *Bonapartenykus ultimus* (Holotipo, MPCA 1290), y cf. *Bonapartenykus ultimus* (MPCN-PV 738). Se presenta un análisis filogenético que busca resolver las relaciones de parentesco del clado y una discusión acerca de la validez taxonómica de las especies reconocidas y la asignación taxonómica de los materiales MCF-PVPH-38, MCF-PVPH-102 y MPCN-PV 738. Además, se realizaron diferentes estudios evolutivos y paleobiológicos, realizados con el fin de dilucidar aspectos funcionales y comportamentales.

Alvarezsaurus calvoi (MUCPv-54), *Achillesaurus manazzonei* (MACN-PV-RN 1116), *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) y *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290) son especies válidas por la presencia de distintas autapomorfías. En este sentido, se rechaza la hipótesis planteada por P. Makovicky y colaboradores de que *Achillesaurus manazzonei* es un sinónimo junior de *Alvarezsaurus calvoi*. Asimismo, cierta evidencia morfológica permite hipotetizar que *Alvarezsaurus calvoi* representa una etapa de crecimiento más temprana a la madurez esquelética. El espécimen MCF-PVPH-38 es referible como cf. *Patagonykus puertai*, mientras que MCF-PVPH-102 es considerado como un *Patagonykinae* indeterminado. Respecto a MPCN-PV 738 es asignado como cf. *Bonapartenykus ultimus* en función del poco material solapable con el holotipo de *Bonapartenykus ultimus*.

Los resultados obtenidos a partir de la caracterización de la mineralogía de los especímenes MPCN-PV 738 y el holotipo de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA-PV 1290) a través del método de difracción de rayos X permiten sugerir que ambos especímenes provienen de la misma zona geográfica y del mismo nivel estratigráfico.

El análisis filogenético, que se basa en la matriz de Gianechini y colaboradores de 2018 con la inclusión de caracteres propios, y la base de datos de Xu y colaboradores de 2018, recuperó a los miembros sudamericanos de Alvarezsauria, tales como *Alnashetri cerropoliciensis* (Formación Candeleros; Cenomaniano), *Patagonykus puertai* (Formación Portezuelo, Turoniano-Coniaciano), *Alvarezsaurus calvoi* y *Achillesaurus manazzonei* (Formación Bajo de La Carpa, Coniaciano-Santoniano), y *Bonapartenykus ultimus* (Formación Allen, Campaniano-Maastrichtiano), anidando dentro de la familia Alvarezsauridae. En este sentido, las formas que provienen de la Formación Bajo de La Carpa (Coniaciano-Santoniano) se recuperan en la base del clado Alvarezsauridae, mientras que *Alnashetri cerropoliciensis* anida como un alvarezsáurido no Patagonykinae. Respecto a los especímenes tipo de *Patagonykus puertai* y *Bonapartenykus ultimus*, se recuperan como miembros del subclado Patagonykinae, grupo que se recupera como taxón hermano de Parvicursorinae, ambos anidados dentro de Alvarezsauridae. Además, la topología obtenida permite discernir sobre el patrón, ritmo y tiempo de evolución del esqueleto alvarezsauriano altamente extraño y derivado, concluyendo en una evolución gradual. Los soportes de Bremer y Bootstrap de los nodos (*Haplocheirus* + *Aorun*), [*Bannykus* + (*Tugulusaurus* + *Xiyunykus*)], y Patagonykinae, muestran índices que representan valores muy robustos para estos nodos. Asimismo, estos valores sugieren que en Asia se originaron tempranamente dos clados endémicos, mientras que en Patagonia se observa un clado endémico, *i.e.*, Patagonykinae.

El análisis de las tendencias direccionales del clado Alvarezsauria, testeadas mediante una base de datos propia sobre masas corporales a partir del método de Christiansen y Fariña, posteriormente calibradas con la filogenia del grupo a través del software R, muestra dos eventos independientes de miniaturización que ocurrieron dentro de Alvarezsauridae, a saber, el primero originado en la base de Alvarezsauridae (sostenido por *Alvarezsaurus*) y la segunda dentro de Parvicursorinae. El análisis de la dentición de Alvarezsauria, revela posibles sinapomorfías dentales para el clado Alvarezsauria que deberán ser testeadas en un análisis filogenético integrativo. La caracterización general del miembro anterior y una reconstrucción parcial de la miología de los alvarezsaurios demuestra configuraciones diferentes para Patagonykinae y Parvicursorinae. Los análisis multivariados realizados a partir de las bases de datos de Elissamburu y Vizcaíno, más la de

Cau y colaboradores, muestran que los Patagonykinae habrían tenido rangos de movimientos mayores a los observados para Parvicursorinae, aunque estos últimos habrían tenido mayor capacidad de llevar a cabo trabajos más extenuantes. El análisis morfométrico del miembro posterior y el empleo de las ecuaciones de Snively y colaboradores muestra que la configuración de este elemento en Alvarezsauria es indicativo de un estilo de vida altamente cursorial, así como posibles estrategias particulares para una locomoción más eficiente. La topología obtenida en el análisis filogenético que se llevó a cabo en esta Tesis Doctoral, permitió esclarecer sobre los cambios ontogenéticos que se observan en la serie ontogenética del elemento ungueal manual II-2 dentro del clado Alvarezsauridae. Además, el análisis multivariado realizado a partir de las falanges manuales II-2 permite inferir que los alvarezsaurios podrían haber realizado funciones tales como *hook-and-pull* y *piercing*, donde el brazo funcionaría como una sola unidad. La anatomía y miología de la cola alvarezsauriana muestran que las vértebras caudales de los alvarezsaurios presentan una combinación de características osteológicas derivadas que sugiere funciones únicas entre los terópodos, tales como movimientos dorsales y laterales considerables, así como capacidades excepcionales para soportar la carga distal de sus largas colas sin comprometer la estabilidad y/o movilidad.

ABSTRACT

This Doctoral Thesis presents an exhaustive review of the Patagonian alvarezsaurids (Dinosauria, Theropoda). It includes a detailed osteological description of specimens of *Patagonykus puertai* (Holotype, MCF-PVPH-37), cf. *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-38), Patagonykinae indet. (MCF-PVPH-102), *Alvarezsaurus calvoi* (Holotype, MUCPv-54), *Achillesaurus manazzonei* (Holotype, MACN-PV-RN 1116), *Bonapartenykus ultimus* (Holotype, MPCA 1290), and cf. *Bonapartenykus ultimus* (MPCN-PV 738). A phylogenetic analysis and a discussion about the taxonomic validity of the recognized species and the taxonomic assignment of the materials MCF-PVPH-38, MCF-PVPH-102 and MPCN-PV 738 are presented. Different evolutionary and paleobiological studies were carried out in order to elucidate functional and behavioral aspects.

Alvarezsaurus calvoi (MUCPv-54), *Achillesaurus manazzonei* (MACN-PV-RN 1116), *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) and *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290) are valid species due to the presence of many autapomorphies. In this sense, the hypothesis proposed by P. Makovicky and collaborators that *Achillesaurus manazzonei* is a junior synonym of *Alvarezsaurus calvoi* is rejected. Likewise, certain morphological evidence allows hypothesizing that *Alvarezsaurus calvoi* represents a growth stage earlier than skeletal maturity. Specimen MCF-PVPH-38 is referable as cf. *Patagonykus puertai*, while MCF-PVPH-102 is considered an indeterminate Patagonykinae. In turn, MPCN-PV 738 is assigned as cf. *Bonapartenykus ultimus* based on the little overlapping material with the *Bonapartenykus ultimus* holotype.

The results obtained from the mineralogical characterization through the X-ray diffraction method of specimens MPCN-PV 738 and the holotype of *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290), allow to suggest that both specimens come from the same geographical area and stratigraphic level.

The phylogenetic analysis, which is based upon the matrix of Gianechini and collaborators of 2018 with the inclusion of proper characters, and the database of Xu and collaborators of 2018, recovered the South American members of Alvarezsauria, such as *Alnashetri cerropoliciensis* (Candeleros Formation; Cenomanian), *Patagonykus puertai*

(Portezuelo Formation, Turonian-Coniacian), *Alvarezsaurus calvoi* and *Achillesaurus manazzoni* (Bajo de La Carpa Formation, Coniacian-Santonian), and *Bonapartenykus ultimus* (Allen Formation, Campanian-Maastrichtian), nesting within the family Alvarezsauridae. In this sense, the forms that come from the Bajo de La Carpa Formation (Coniacian-Santonian) are recovered at the base of the Alvarezsauridae clade, while *Alnashetri cerropoliciensis* nests as a non-Patagonykinae alvarezsaurid. Regarding the type specimens of *Patagonykus puertai* and *Bonapartenykus ultimus*, they are recovered as members of the Patagonykinae subclade, a group that is recovered as a sister taxon of Parvicursorinae, both nested within the Alvarezsauridae. In addition, the topology obtained allows discerning the pattern, rhythm and time of evolution of the highly strange and derived alvarezsaurian skeleton, concluding in a gradual evolution. The Bremer and Bootstrap supports of the nodes (*Haplocheirus* + *Aorun*), [*Bannykus* + (*Tugulusaurus* + *Xiyunykus*)], and Patagonykinae, show indices that represent very robust values for these nodes. Likewise, these values suggest that two endemic clades originated early in Asia, while one endemic clade is observed in Patagonia, *i.e.*, Patagonykinae.

The analysis of the directional trends of the Alvarezsauria clade, tested by means of a own database on body masses based on the Christiansen and Fariña method, subsequently calibrated with the group's phylogeny using the R software, shows two independent miniaturization events in the alvarezsaurid evolution, namely the former originating from the base of the Alvarezsauridae (sustained by *Alvarezsaurus*), and the latter within the Parvicursorinae. Analysis of the Alvarezsauria dentition reveals possible dental synapomorphies for the Alvarezsauria clade that should be tested in an integrative phylogenetic analysis. The general characterization of the forelimb and a partial reconstruction of the myology of alvarezsaurs demonstrate different configurations for Patagonykinae and Parvicursorinae. The multivariate analyzes carried out from the databases of Elissamburu and Vizcaíno, plus that of Cau and collaborators, show that the Patagonykinae would have had ranges of movements greater than those observed in Parvicursorinae, although the latter would have had a greater capacity to carry out more strenuous jobs. The morphometric analysis of the hindlimb and the use of the Snively and collaborators equations, show that the configuration of this element in Alvarezsauria is indicative of a highly cursorial lifestyle, as well as possible particular strategies for more

efficient locomotion. The topology obtained in the phylogenetic analysis that was carried out in this Doctoral Thesis, allowed clarifying the ontogenetic changes observed in the ontogenetic series of the manual ungual element II-2 within the clade Alvarezsauridae. In addition, the multivariate analysis carried out from the manual phalanx II-2 allows us to infer that alvarezsaurids could have performed functions such as *hook-and-pull* and *piercing*, where the arm would function as a single unit. The anatomy and myology of the alvarezsaurian tail show that the caudal vertebrae of alvarezsaurians exhibit a combination of derived osteological features that suggests functions unique among theropods, such as considerable dorsal and lateral movements, as well as exceptional abilities to support distal loading of their long tail without compromising stability and/or mobility.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIAS	3
RESUMEN	5
ABSTRACT	8
ÍNDICE	11
CAPÍTULO I	19
INTRODUCCIÓN	19
1.1. Antecedentes generales y caracterización de los alvarezsáuridos	19
1.2. Antecedentes de taxones de Alvarezsauria hallados en todo el mundo	26
1.3. Objetivos principales	38
1.4. Objetivos específicos	39
CAPÍTULO II	42
MARCO GEOLÓGICO	42
2.1 Procedencia geográfica de los alvarezsáuridos de América de Sur	42
2.2 Procedencia estratigráfica de los alvarezsáuridos de América del Sur	52
2.2.1 La Cuenca Neuquina: Breve reseña de su conformación	52
2.2.3 Tercera etapa de relleno de la Cuenca Neuquina: acumulaciones correspondientes al Grupo Neuquén.	53
2.2.4 Tercera etapa de relleno de la Cuenca Neuquina: acumulaciones correspondientes al Grupo Malargüe	59
CAPÍTULO III	63
MATERIALES Y MÉTODOS	63
3.1. Descripción anatómica	63
3.2. Imágenes	64
3.3. Materiales consultados y repositorios donde están alojados	64
3.3.1 Especímenes de alvarezsáuridos de Argentina examinados	64
3.3.2. Especímenes estudiados de primera mano para las comparaciones anatómicas	65
3.3.3. Especímenes examinados a partir de fotografías	66
3.3.4. Especímenes de alvarezsaurios examinados a partir de la bibliografía:	67
3.4. Metodología utilizada para las comparaciones entre los diferentes taxones	68
3.5. Medidas utilizadas	68
3.6. Láminas y fosas vertebrales estudiadas	69

3.7. Abreviaturas institucionales.....	69
CAPÍTULO IV	74
DESCRIPCIONES ANATÓMICAS	74
4.1. Osteología de <i>Patagonykus puertai</i>	74
4.1.1. Paleontología Sistemática	74
4.1.2. Material	74
4.1.3. Localidad y horizonte	75
4.1.4. Reseña histórica	75
4.1.5. Diagnósis original	75
4.1.6. Diagnósis revisada de <i>Patagonykus puertai</i>	75
4.1.7. Descripción de <i>Patagonykus puertai</i>	76
4.1.7.1. CRÁNEO	76
4.1.7.1.1. Postorbital y escamoso	76
4.1.7.1.2. Frontal, prefrontal y nasal	77
4.1.7.1.3. Angular	79
4.1.7.1.4. Dentario	80
4.1.7.2. ESQUELETO AXIAL	82
4.1.7.2.1. Vértebras dorsales	82
4.1.7.2.2. Vértebras sacras	87
4.1.7.2.3. Vértebras caudales	90
4.1.7.3. ESQUELETO APENDICULAR	95
4.1.7.3.1. CINTURA ESCAPULAR	95
4.1.7.3.1.1. Coracoides	95
4.1.7.3.2. MIEMBRO ANTERIOR	99
4.1.7.3.2.1. Húmero	99
4.1.7.3.2.2. Ulna	104
4.1.7.3.2.3. Radio	108
4.1.7.3.2.4. Carpometacarpo	111
4.1.7.3.2.5. Falanges manuales	114
4.1.7.3.3. CINTURA PÉLVICA	125
4.1.7.3.3.1. Ilión	125
4.1.7.3.3.2. Pubis	128
4.1.7.3.3.3. Isquion	130

4.1.7.3.4. MIEMBRO POSTERIOR.....	133
4.1.7.3.4.1. Fémur	133
4.1.7.3.4.2. Tibia.....	138
4.1.7.3.4.3. Ástragalo y calcáneo.....	142
4.1.7.3.4.3. Fíbula.....	144
4.1.7.3.4.4. Tarsales distales y metatarsales	146
4.1.7.3.4.5. Falanges pedales	150
4.2. Osteología de MCF-PVPH-102	161
4.2.1. Paleontología Sistemática	161
4.2.2. Material	162
4.2.3. Localidad y horizonte.....	162
4.2.4. Reseña histórica.....	162
4.2.7. Descripción de MCF-PVPH-102	162
4.2.7.1. ESQUELETO APENDICULAR.....	162
4.2.7.1.1. MIEMBRO ANTERIOR.....	162
4.2.7.1.1.1. Falanges manuales.....	162
4.3. Osteología de MCF-PVPH-38	174
4.3.1. Paleontología Sistemática	174
4.3.2. Material	174
4.3.3. Localidad y horizonte.....	174
4.3.4. Reseña histórica.....	174
4.3.7. Descripción de MCF-PVPH-38	175
4.3.7.1. ESQUELETO AXIAL	175
4.4. Osteología de <i>Alvarezsaurus calvoi</i>	180
4.4.1. Paleontología Sistemática	180
4.4.2. Material	180
4.4.3. Localidad y horizonte.....	181
4.4.4. Reseña histórica.....	181
4.4.5. Diagnósis original	182
4.4.6. Diagnósis revisada por Novas, 1996.....	182
4.4.7. Diagnósis revisada de <i>Alvarezsaurus calvoi</i>	182
4.4.8. Descripción de <i>Alvarezsaurus calvoi</i>	183
4.4.8.1. ESQUELETO AXIAL	183

4.4.8.1.1. Vértebras cervicales	183
4.4.8.1.2. Vértebras dorsales.....	186
4.4.8.1.3. Vértebras sacras	188
4.4.8.1.4. Vértebras caudales	191
4.4.8.2. ESQUELETO APENDICULAR.....	193
4.4.8.2.1. CINTURA ESCAPULAR.....	193
4.4.8.2.1.1. Escapulocoracoides	193
4.4.8.2.2. CINTURA PELVICA	196
4.4.8.2.2.1. Ilion.....	196
4.4.8.2.3. MIEMBRO POSTERIOR.....	199
4.4.8.2.3.1. Fémur	199
4.4.8.2.3.2. Tibia.....	202
4.4.8.2.3.3. Ástragalo y calcáneo.....	203
4.4.8.2.3.4. Metatarsales.....	205
4.4.8.2.3.5. Falanges pedales.....	209
4.5. Osteología de <i>Achillesaurus manazzonei</i>	212
4.5.1. Paleontología Sistemática	212
4.5.2. Material	213
4.5.3. Localidad y horizonte.....	213
4.5.4. Reseña histórica.....	213
4.5.5. Diagnósis original	213
4.5.6. Diagnósis revisada de <i>Achillesaurus manazzonei</i>	214
4.5.7. Descripción de <i>Achillesaurus manazzonei</i>	214
4.5.7.1. ESQUELETO AXIAL	214
4.5.7.1.1. Vertebras sacras	214
4.5.7.1.2. Vertebras caudales y arcos hemales (chevrones).....	217
4.5.7.2. ESQUELETO APENDICULAR.....	223
4.5.7.2. CINTURA PÉLVICA	223
4.5.7.2.1. Ilion.....	223
4.5.7.3. MIEMBRO POSTERIOR.....	226
4.5.7.3.1. Fémur	226
4.5.7.3.2. Tibia.....	228
4.5.7.3.3. Ástragalo y calcáneo.....	229

4.5.7.3.4. Metatarsales	231
4.6. Osteología de <i>Bonapartenykus ultimus</i>	234
4.6.1. Paleontología Sistemática	234
4.6.2. Material	234
4.6.3. Localidad y horizonte.....	234
4.6.4. Reseña histórica.....	234
4.6.5. Diagnósis original	236
4.6.6. Diagnósis revisada de <i>Bonapartenykus ultimus</i>	236
4.6.7. Descripción de <i>Bonapartenykus ultimus</i>	236
4.6.7.1. ESQUELETO AXIAL	236
4.6.7.1.1. Vértèbras dorsales.....	236
4.6.7.2. ESQUELETO APENDICULAR.....	241
4.6.7.2.1. CINTURA ESCAPULAR.....	241
4.6.7.2.1.1. Escapulocoracoides	241
4.6.7.2.2. CINTURA PELVICA	246
4.6.7.2.2.1. Ilion.....	246
4.6.7.2.2.2. Pubis	248
4.6.7.2.3. MIEMBRO POSTERIOR.....	250
4.6.7.2.3.1. Fémur	250
4.6.7.2.3.2. Tibia.....	253
4.7. Osteología de MPCN-PV 738	255
4.7.1. Paleontología Sistemática	255
4.7.2. Material	256
4.7.3. Localidad y horizonte.....	257
4.7.4. Reseña histórica.....	257
4.7.5. Asignación taxonómica de Salgado <i>et al.</i> (2009)	258
4.7.6. Asignación taxonómica revisada	259
4.7.7. Descripción del lote MPCN-PV 738.....	259
4.7.7.1. ESQUELETO AXIAL	259
4.7.7.1.1. Vértèbras cervicales	259
4.7.7.1.2. Vértèbras dorsales.....	272
4.7.7.1.3. Vértèbras sacras	275
4.7.7.1.4. Vértèbras caudales	278

4.7.7.1.5. Costillas dorsales	290
4.7.7.1.6. Arcos hemales (Chevrone)	291
4.7.7.2. ESQUELETO APENDICULAR.....	293
4.7.7.2.1. CINTURA ESCAPULAR.....	293
4.7.7.2.1.1. Escápula y coracoides	293
4.7.7.2.2. CINTURA PÉLVICA	296
4.7.7.2.2.1. Pubis	296
4.7.7.2.3. MIEMBRO POSTERIOR.....	298
4.7.7.2.3.1. Fémur	298
4.7.7.2.3.2. Tibia.....	302
4.7.7.2.3.3. Fíbula.....	304
4.7.7.2.3.4. Metatarsales.....	306
4.7.7.2.3.5. Falanges pedales	313
CAPÍTULO V.....	324
ANÁLISIS FILOGENÉTICOS	324
5.1. Comentarios sobre la taxonomía filogenética de Alvarezsauria	324
5.2. Selección del grupo externo y enraizamiento del árbol	325
5.3. Análisis de caracteres.....	326
5.4. Descripción de los resultados.....	345
CAPÍTULO VI	371
DIFRACCIÓN DE RAYOS X (DRX)	371
6.2. Metodología y preparación de las muestras para difracción de Rayos X.....	371
6.3. Resultados obtenidos.....	372
6.3.1. Muestra MPCN-PV 738.....	372
6.3.2. Muestra MPCA 1290	374
CAPITULO VII.....	376
ASPECTOS PALEOBIOGEOGRÁFICOS, EVOLUTIVOS Y PALEOBIOLÓGICOS.....	376
7.1. Paleobiogeografía y distribución temporal	376
7.1.1. Estudios biogeográficos sobre alvarezsáuridos a partir del registro fósil (estudios no cuantitativos)	378
7.1.2. Estudios biogeográficos filogenéticos cuantitativos.....	379
7.2. Tamaño corporal.....	386
7.2.1. Tendencia hacia la miniaturización en Alvarezsauria	386

7.2.2. Estimaciones sobre el crecimiento y la miniaturización en <i>Alvarezsauria</i>	394
7.2.3. Estimación de la masa corporal y evidencia sobre la evolución direccional en alvarezsaurios	394
7.3. Dientes	405
7.3.1. Dientes del premaxilar	406
7.3.2. Dientes del maxilar	409
7.3.3. Dientes del dentario	409
7.3.4. Tipo de dentición	410
7.3.5. Menciones previas sobre la dentición de los alvarezsaurios	411
7.3.6. Testeando posibles sinapomorfías en la dentición de <i>Alvarezsauria</i>	417
7.4. Miembros anteriores	419
7.4.1. Observaciones generales en el miembro anterior de <i>Alvarezsauria</i>	422
7.4.2. Inferencias sobre posibles hábitos de vida en <i>Alvarezsauria</i> a través de comparaciones con roedores caviomorfos	433
7.4.3. Análisis discriminante lineal (LDA)	436
7.4.4. Análisis de conglomerados	462
7.4.5. Cambios ontogenéticos y su significado funcional y ecológico de las falanges ungueales manuales	463
7.5. Miembros posteriores	470
7.5.1. Longitud de los elementos que componen el miembro posterior: descripción de los Análisis de Componentes Principales	474
7.5.2. Estimaciones de la cursorialidad: una aproximación hacia las habilidades locomotoras	483
7.5.3. Estimaciones de la agilidad: una aproximación al esfuerzo requerido para pivotar	491
7.6. Cola	496
7.6.1. Observaciones generales sobre la osteología caudal de <i>Alvarezsauria</i>	498
7.6.2. Reconstrucción muscular de la cola alvarezsauriana	505
7.6.3. Evolución de la cola alvarezsauriana	508
7.6.4. Interpretaciones funcionales	509
DISCUSIONES TAXONÓMICAS	515
Sobre la identidad taxonómica de MCF-PVPH-102	515
Sobre la identidad taxonómica de MCF-PVPH-38	517
Sobre la identidad taxonómica de <i>Bonapartenykus ultimus</i> y MPCN-PV 738	517
CONCLUSIONES	522

1. Aspectos osteológicos.....	522
2. Aspectos filogenéticos.....	523
3. Aspectos Paleobiológicos.....	524
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	528

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

1.1. Antecedentes generales y caracterización de los alvarezsáuridos

Alvarezsauria incluye formas de dinosaurios terópodos con un rango de variación en longitud relativamente amplio que va desde los 0,43 metros en *Parvicursor remotus* (Choiniere *et al.*, 2010; Pittman *et al.*, 2015) hasta los aproximadamente 2,5 metros de los Patagonykinae (*Patagonykus*, *Bonapartenykus*; Meso *et al.*, 2021a). Por su parte, los alvarezsáuridos exhiben un patrón esquelético único entre los terópodos, tal como un cráneo grácil, dientes pequeños con morfología típica de zifodonte o paquidonte que no habrían excedido 1 centímetro de largo, órbitas grandes y redondeadas, falta de contacto entre el postorbital y el yugal, extremidad anterior marcadamente más corta con un dedo II robusto, extremidad posterior alargada, colas híper-alargadas y con vértebras caudales procélicas, entre otras. Estas características son fuente de nuevas inferencias sobre los aspectos paleobiológicos de este grupo (Senter, 2005; Longrich y Currie, 2009; Choiniere *et al.*, 2014; Fowler *et al.*, 2020; Choiniere *et al.*, 2021; Meso *et al.*, 2021a).

Las extremidades anteriores cortas y robustas en conjunto con un cráneo grácil y dientes diminutos restringidos a la porción anterior del hocico, han sido interpretados como indicadores de una adaptación para excavar mediante arañazos, alimentándose de insectos o pequeños vertebrados (Senter, 2005; Longrich y Currie, 2009; Choiniere *et al.*, 2014; Fowler *et al.*, 2020; Freimuth y Wilson, 2021). No obstante, los intentos de explicar esta morfología peculiar se limitan a inferencias funcionales que se ha realizado a partir de simples análogos funcionales (Senter, 2005; Longrich y Currie, 2009; Fowler *et al.*, 2020) o en muchos casos inferencias especulativas (Perle *et al.*, 1993, 1994; Zhou, 1995; Chiappe *et al.*, 2002; Agnolin *et al.*, 2012; Lü *et al.*, 2018; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019). Aunque la mayoría de estas investigaciones previas sugieren que el uso principal de las extremidades anteriores era para alimentarse de termitas o vertebrados de pequeño tamaño (Perle *et al.*, 1993, 1994; Zhou, 1995; Chiappe *et al.*, 2002; Senter, 2005; Longrich y Currie, 2009) o de huevos (Lü *et al.*, 2018), otros estudios concluyen que la longitud reducida de las

extremidades anteriores de los alvarezsáuridos no habría sido lo suficientemente capaz en actividades fosoriales y que la evidencia en ese sentido es demasiado débil (Novas, 1996; Agnolin *et al.*, 2012).

Las extremidades posteriores de los alvarezsáuridos son delgadas y sus elementos distales son mucho más alargados que los proximales. Esta configuración de las extremidades posteriores y su condición sub- y arctometatarso son probablemente indicativas de un estilo de vida cursorial (Xu *et al.*, 2011, 2013; Averianov y Sues, 2017; Gianechini *et al.*, 2019; Qin *et al.*, 2019).

Por su parte, un aspecto del esqueleto altamente derivado de este grupo que ha recibido poca atención en la literatura paleontológica es la cola (Meso *et al.*, 2021a). Recientemente, Meso y colaboradores examinaron la anatomía y miología de la cola alvarezsauriana, y junto a un análisis cladístico en una matriz de datos basada en caracteres de este sector anatómico, proporcionaron un marco general para reconstruir la evolución de la cola de este grupo (Meso *et al.*, 2021a). Los datos obtenidos por estos autores, muestran que las vértebras caudales de los alvarezsaurios tienen una combinación de características osteológicas derivadas, morfología de la articulación intervertebral y musculatura inferida, que en conjunto sugieren que la cola posee una función única entre los terópodos (ver Meso *et al.*, 2021a). La morfología y geometría de sus vértebras caudales, así como de las articulaciones intervertebrales y morfología de la musculatura permiten inferir no solo movimientos dorsales y laterales considerables, sino que también capacidad para soportar la carga distal de sus largas colas sin comprometer la estabilidad y/o movilidad. Esta configuración, podría estar relacionada con diversos comportamientos en sus hábitos paleoecológicos, por ejemplo, la interacción predador/presa (Meso *et al.*, 2021a).

Otra adaptación que permite una estrategia de alimentación distintiva aprovechando un nicho ecológico particular, es el uso de una localización precisa del sonido y una visión escotópica (visión con niveles de luz muy bajos) tal como ocurre en la lechuza *Tyto alba* (Martin, 2012). Estas fascinantes adaptaciones sensoriales dejan claras evidencias en el esqueleto, por consiguiente, permiten ser reconstruidas en los fósiles, aunque la evolución sensorial en dinosaurios terópodos es poco conocida (Choiniere *et al.*, 2021). Recientemente, Choiniere y colaboradores reconstruyeron el anillo esclerótico del ojo, y el

conducto coclear endóseo del oído para evaluar la evolución de la visión y audición en terópodos extintos, haciendo hincapié en los alvarezsaurios (Choiniere *et al.*, 2021). Las reconstrucciones digitales del anillo esclerótico en los alvarezsaurios *Haplocheirus sollers* y *Shuvuuia deserti*, muestran un ojo proporcionalmente grande con una apertura extremadamente amplia que se correlaciona con una visión nocturna. La microtomografía computarizada revela una especialización anatómica atípica del conducto coclear endóseo en *Shuvuuia*, similar al de la lechuza *Tyto alba*. El alargamiento del conducto coclear endóseo también ocurre en los alvarezsaurios de ramificación temprana (e.g., *Haplocheirus* y *Xiyunykus*), así como en otros grupos de terópodos depredadores (e.g., Tyrannosauridae, Troodontidae, Dromaeosauridae). Por lo tanto, el aumento de la capacidad escotópica y auditiva en Alvarezsauria es una adaptación que mejora las posibilidades de localizar y atacar con éxito a sus presas en condiciones de poca luz (ver Choiniere *et al.*, 2021).

La existencia de Alvarezsauria fue planteada por el paleontólogo José F. Bonaparte en la década de 1990. Esta propuesta surgió junto con la descripción original de *Alvarezsaurus calvoi*, realizada a partir de un esqueleto parcialmente completo proveniente del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén (Bonaparte, 1991). Originalmente, Bonaparte consideró que, si bien estos materiales exhibían características comparables a los ornitómimidos de Laurasia, los mismos evidenciaban marcadas diferencias en las vértebras caudales y en la extremidad posterior, una reducción extrema de la cintura pectoral y del miembro anterior. Por esta razón, este autor concluyó que *Alvarezsaurus calvoi* correspondía, no solo a un infraorden distinto de Ornithomimosauria, sino al primer registro de una familia endémica no registrada hasta ese momento: Alvarezsauridae (Bonaparte, 1991). Poco tiempo después, Perle y colaboradores dieron a conocer un dinosaurio terópodo aviano proveniente de niveles correspondientes al Cretácico Tardío de Mongolia, *Mononykus olecranus* (originalmente nombrado como *Mononychus olecranus*, ver Perle *et al.*, 1993). Estos autores consideraron a este pequeño taxón como un ave basal en función de múltiples caracteres que indicaban claramente su pertenencia al clado Metornithes (dentro del subclado Ornithothoraces). De hecho, *Mononykus* documentaba por primera vez una combinación de caracteres únicos, tales como un miembro anterior marcadamente corto con un dígito II robusto que culmina en una falange ungueal también robusta. Años más tarde, Novas (1996) reportó el hallazgo de un nuevo espécimen de

alvarezsáurido de mayor tamaño, *Patagonykus puertai*, proveniente también de Patagonia, pero de niveles más antiguos, más precisamente de la Formación Portezuelo (Turoniano), a unos 22 kilómetros oeste de la ciudad de Plaza Huinul. En esa publicación, Novas notó por primera vez que estos tres taxones mostraban características morfológicas en común; más aún, este autor observó que algunas de las características originalmente reconocidas como únicas (autapomorfías) en *Mononykus olecranus*, estaban también presentes en *Alvarezsaurus calvoi* y *Patagonykus puertai*. A esas características las consideró como sinapomórficas para Alvarezsauridae, luego de un análisis filogenético de ocho taxones (a saber, Ornithomimidae, Tyrannosauridae, *Deinonychus*, *Achaeopteryx*, Ornithothoraces, *Mononykus*, *Patagonykus*, *Alvarezsaurus*) y 74 caracteres binarios ordenados. Este autor recuperó al clado Alvarezsauridae como un miembro basal y extraño de aves no voladoras. Al año siguiente, Novas (1997), tras un análisis filogenético un poco más exhaustivo (8 taxones terminales y 75 caracteres), obtuvo como resultado una hipótesis alternativa donde Alvarezsauridae se recuperaba fuera de Avialae pero en la base de Maniraptora (siendo el grupo hermano de *Deinonychus* + Avialae). Este autor observó que, tanto *Patagonykus* como *Alvarezsaurus*, parecían ser miembros más basales que *Mononykus*, ya que cinco de las diez características originales que unían a *Mononykus* con Ornithothoraces estaban ausentes en las formas patagónicas, lo que indicaba que estas supuestas sinapomorfías de Metormithes fueron adquiridas de manera independiente en Ornithothoraces y *Mononykus*. Sin embargo, este autor descartó esta hipótesis argumentando que las pruebas eran insuficientes, y que Alvarezsauridae debía ser considerado como un miembro de Avialae pero más derivado que *Archaeopteryx lithographica* (Novas, 1997).

De manera casi simultánea, Karhu y Rautian (1996) dieron a conocer un pequeño terópodo parcialmente completo proveniente de la Formación Barun Goyot (Campaniano medio a superior) de Mongolia: *Parvicursor remotus*. Estos autores reconocieron una nueva familia de maniraptores (Parvicursoridae), a la cual pertenecía también *Mononykus*. Dentro de esta familia, *Parvicursor* se diferenciaba de *Mononykus* en la morfología de ciertas estructuras que apoyaban fuertemente una diferencia a nivel de género. Si bien estos autores no realizaron un análisis filogenético, sostuvieron fuertemente la pertenencia de estos taxones a Maniraptora y no a Avialae en función de la estructura observable de los tarsometatarsos en maniraptores y en aves.

En 1998, Chiappe y colaboradores dieron a conocer a *Shuvuuia deserti*, un nuevo taxón estrechamente relacionado con *Mononykus olecranus*, cuyos materiales se encontraban en un grado de preservación excepcional. La configuración de características únicas observables en el cráneo de *Shuvuuia deserti*, junto con un análisis filogenético de 90 caracteres (6 de ellos de tipo multiestado) permitieron a estos autores reforzar la teoría de que los alvarezsáuridos eran más derivados que los ornitomímidos o los terópodos no maniraptoriformes, reafirmando de manera más robusta que los alvarezsáuridos estaban estrechamente relacionados con las aves. De hecho, estos autores recuperaron un subclado derivado al que denominaron Mononykinae (que incluía a *Mononykus*, *Shuvuuia*, y *Parvicursor*) dentro del clado Alvarezsauridae, cuyas formas patagónicas se recuperaban en la base de dicho clado.

Inicialmente, los alvarezsáuridos generaron una gran interrogante, no sólo por sus relaciones filogenéticas, sino también por su distribución geográfica, que hasta ese momento se limitaba a Mongolia y Patagonia. Décadas posteriores, y con el descubrimiento de nuevos especímenes provenientes de América del Norte, Europa, Asia y América del Sur (Figura I.1), se pudo trazar un panorama más general sobre la distribución del grupo, cuyos representantes hasta ese momento eran conocidos solo para el Cretácico Superior. Esta brecha cronológica y morfológica comenzó a cerrarse con el descubrimiento de *Haplocheirus sollers* (Choiniere *et al.*, 2010) y la recuperación del clado Alvarezsauroidea (*sensu* Choiniere *et al.*, 2010) cerca de la base de Maniraptora. El esqueleto casi completo de *Haplocheirus*, perteneciente a un individuo de más de 2 metros de longitud, fue descubierto en niveles pertenecientes al Jurásico Superior de China (Choiniere *et al.*, 2010). Una pequeña cantidad de rasgos anatómicos, entre ellos, la morfología del dígito manual II, y ciertas características observables en el cráneo, húmero y fémur, respaldaron a este taxón como una forma de ramificación temprana de este grupo. Sin embargo, dada la existencia de una brecha cronológica de más de 70 millones de años entre *Haplocheirus* y los Alvarezsauridae altamente especializados, era razonable esperar que estudios filogenéticos posteriores no recuperaran una relación entre *Haplocheirus* y Alvarezsauridae, y que los alvarezsáuridos se ubicaran en una posición ambigua (*e.g.*, Lee y Worthy, 2012).

No obstante, no fue hasta el 2018 que estas brechas comenzaron a cerrarse cuando Xu y colaboradores dieron a conocer dos nuevas especies de alvarezsaurios, *Xiyunykus pengi* y *Bannykus wulatensis*, ambos provenientes del Cretácico Inferior de China (Xu *et al.*, 2018). Si bien ninguna de estas formas se encuentra completa, ambos especímenes muestran varios rasgos anatómicos que documentan dos etapas intermedias y diferentes entre la morfología ancestral y la altamente especializada de Alvarezsauridae. El análisis filogenético de estos autores no solo confirmó que *Haplocheirus* era un miembro basal de Alvarezsauria, sino que también recuperó como miembros basales de este grupo a *Aorun* y *Tugulusaurus*, previamente descritos como coelurosaurios basales (Rauhut y Xu, 2005; Choiniere *et al.*, 2013). Al mismo tiempo, estos autores recuperaron al clado Alvarezsauria como una ramificación temprana de Maniraptora.

En 2018 se dio a conocer a un pequeño terópodo parcialmente completo proveniente de la provincia de Henan, China (*Qiupanykus zhangi*, Lü *et al.*, 2018). El análisis filogenético realizado por Lü *et al.* (2018) no solo ubicó a este pequeño taxón como un alvarezsáurido derivado, sino que además Alvarezsauria se recuperó como grupo hermano de Dromaeosauridae, nuevamente dejando a los alvarezsáuridos en una posición ambigua. De cualquier forma, análisis exhaustivos posteriores volvieron a recuperar a Alvarezsauria como una ramificación temprana de Maniraptora (Hartman *et al.*, 2019; Qin *et al.*, 2019; Fowler *et al.*, 2020).

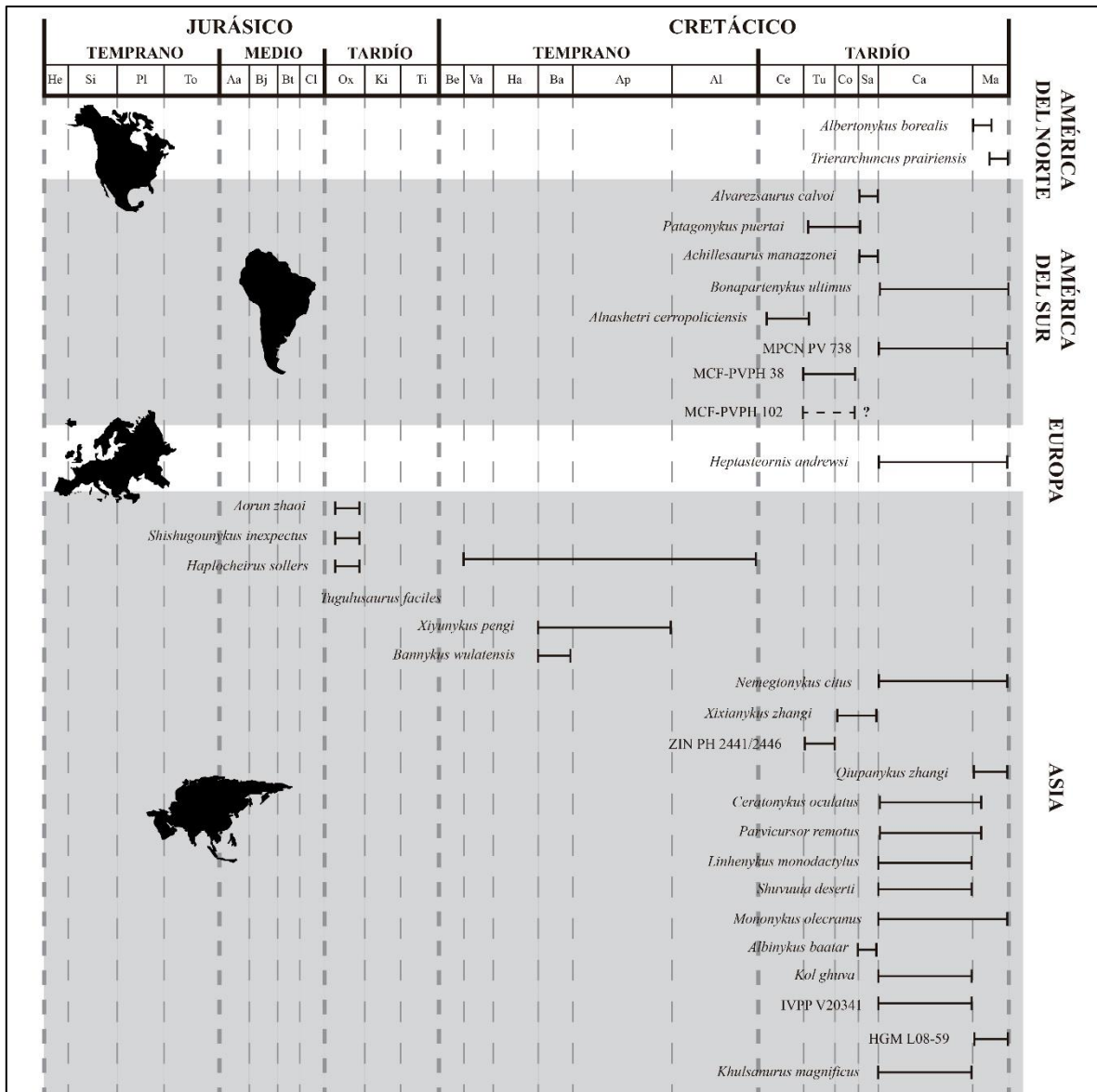


Figura I.1. Rango estratigráfico de todos los especímenes conocidos de Alvarezsauria. Abreviaturas: He, Hettangiano; Si, Sinemuriano; Pl, Pliensbachiano; To, Toarciano; Aa, Aaleniano; Bj, Bajociano; Bt, Bathoniano; Cl, Calloviano; Ox, Oxfordiano; Ki, Kimmeridgiano; Ti, Titoniano; Be, Berriasiano; Va, Valanginiano; Ha, Hauteriviano; Ba, Barremiano; Ap, Aptiano; Al, Albiano; Ce, Cenomaniano; Tu, Turoniano; Co, Coniaciano; Sa, Santoniano; Ca, Campaniano; Ma, Maastrichtiano.

1.2. Antecedentes de taxones de Alvarezsauria hallados en todo el mundo

Hasta el presente, la mayoría de las especies de alvarezsaurios han sido erigidas a partir de restos fragmentarios y/o aislados, incluso a menudo con múltiples especies provenientes de la misma formación (ver tablas I.1 y I.2). En este sentido, los miembros más antiguos y basales de este clado son *Shishugouonykus inexpectus* de la Formación Shishugou del Jurásico Superior de China (oxfordiano; Qin *et al.*, 2019), seguido de *Aorun zhaoui* (Choiniere *et al.*, 2013) y *Haplocheirus sollers* (Choiniere *et al.*, 2010), todos provenientes de la misma formación. Asimismo, las formas intermedias conocidas recientemente para este clado son registradas a partir del Cretácico Inferior de China, incluyendo a *Xiyunykus pengi* proveniente del Grupo Tugulu (Barremiano-Aptiano; Xu *et al.*, 2018), *Bannykus wulatensis* de la Formación Bayingobi (Aptiano; Xu *et al.*, 2018), y *Tugulusaurus faciles* de la Formación Lianmugin (Barremiano-Aptiano; Dong, 1973; Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2018). En cuanto a las formas patagónicas, estas se conocen a partir del Cretácico Superior, y sus holotipos constan de elementos fragmentarios a parcialmente completos tales como *Alnashetri cerropoliciensis* de la Formación Candeleros (Cenomaniano; Makovicky *et al.*, 2012, 2016); *Patagonykus puertai* de la Formación Portezuelo (Turoniano-Coniaciano; Novas, 1996, 1997; Chiappe y Coria, 2003), *Alvarezsaurus calvoi* y *Achillesaurus manazzonei* provenientes de la Formación Bajo de la Carpa (Santoniano; Bonaparte, 1991; Martinelli y Vera, 2007), y *Bonapartenykus ultimus* de la Formación Allen (Campaniano medio-Maastrichtiano bajo; Agnolin *et al.*, 2012). No obstante, los dos taxones provenientes de la Formación Bajo de la Carpa han sido propuestos como sinónimos (Makovicky *et al.*, 2012).

Con respecto a los Parvicursorinae, subclado de alvarezsáuridos derivados, también se conocen a partir niveles del Cretácico Superior, aunque se limitan a América del Norte, Europa y Asia. Los materiales de América del Norte son escasos, fragmentarios, y sólo se conocen desde niveles pertenecientes al Maastrichtiano, como es el caso de *Albertonykus borealis* de la Formación Horseshoe Canyon (Maastrichtiano bajo; Longrich y Currie, 2009) y el recientemente descrito *Trierarchuncus prairiensis* de la Formación Hell Creek (Maastrichtiano alto; Hutchinson y Chiappe, 1998; Anduza *et al.*, 2013; Fowler *et al.*, 2020; Freimuth y Wilson, 2021). Asimismo, los materiales que conforman el holotipo de

Heptasteornis andrewsi de la Formación Sanpetru (Maastrichtiano superior; Naish y Dyke, 2004), también son fragmentarios. Recientemente, Averianov y Sues (2017) describieron restos parciales de alvarezsáuridos provenientes de la Formación Bissekty (Turoniano) de Uzbekistan, Rusia. En cuanto a los esqueletos parciales de China se conocen *Xixiankyus zhangii* (Formación Majicun, Coniaciano-Santoniano; Xu *et al.*, 2010), *Linhenkyus monodactylus* (Formación Wulansuhai, Campaniano; Xu *et al.*, 2011, 2013; Hone *et al.*, 2013), y *Qiupanykus zhangii* (Formación Qiupa, Maastrichtiano superior; Lü *et al.*, 2018), mientras que de Mongolia se conocen los esqueletos parciales *Shuvuuia deserti* y *Kolghuva* de Formación Djadokhta (Campaniano superior; Chiappe *et al.*, 1998; Turner *et al.*, 2009), *Mononykus olecranus* y *Nemegtonykus citus* de la Formación Nemegt (Campaniano superior-Maastrichtiano inferior; Perle *et al.*, 1993, 1994; Lee *et al.*, 2019), *Parvicursor remotus*, *Ceratonykus oculatus* y *Khulsanurus magnificus* de la Formación Barun Goyot (Maastrichtiano inferior; Karhu y Rautian, 1996; Alifanov y Barsbold, 2009; Averianov y Sues, 2021, 2022), y *Albinykus baatar* de la Formación Javkhlant (Campaniano-Maastrichtiano; Nesbitt *et al.*, 2011).

En la Cuenca Neuquina se han encontrado alvarezsáuridos tanto en depósitos fluviales como eólicos (Bonaparte, 1991; Novas, 1996, 1997; Chiappe y Coria, 2003; Salgado *et al.*, 2009; Agnolin *et al.*, 2012; Makovicky *et al.*, 2012, 2016). Se ha observado una tendencia similar en Parvicursorinae, cuyos restos se han encontrado en depósitos pertenecientes a canales fluviales entrelazados (Naish y Dyke, 2004; Averianov y Sues, 2017), fluviales serpenteantes (Xu *et al.*, 2010; Nesbitt *et al.*, 2011), deltaico fluvial (Hutchinson y Chiappe, 1998), llanuras de inundación fluviales con canales de estuarios y pantanos (Longrich y Currie, 2009), aluviales (Xu *et al.*, 2011) y eólicos (Perle *et al.*, 1993; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 1998; Suzuki *et al.*, 2002; Alifanov y Barsbold, 2009; Turner *et al.*, 2009; Lee, 2018). Sin embargo, las formas basales de China están restringidas a depósitos aluviales, fluviales y lacustres (Rauhut y Xu, 2005; Choiniere *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019), por lo que podría ser un sesgo de conservación/muestreo, o simplemente que estas formas basales hayan habitado sólo en ambientes húmedos.

Taxones	Espécimen	Nº de colección	Autor/es	Formación	Intervalo de Tiempo	MA	País o estado	Localidad
---------	-----------	-----------------	----------	-----------	---------------------	----	---------------	-----------

tipo								
<i>Tugulusaurus faciles</i>	Holotipo	IVPP V4025	Dong, 1973; Rauhut y Xu, 2005	Lianmu gin	Barremiano-Aptiano	122.46 - 100.5	Xinjiang (China)	Wuerho
<i>Heptasteornis andrewsi</i>	Holotipo	BMNH A4359	Harrison y Walker, 1975; Naish y Dyke, 2004	Sânpetru	Maastrichtiano sup.	70.6 - 66.0	Romania	Hateg, Transylvania
<i>Alvarezsaurus calvoi</i>	Holotipo	MUCPv-54	Bonaparte, 1991	Bajo de la Carpa	Santoniano	86.3 - 83.6	Neuquén (Argentina)	Boca del Sapo, U.N.Co
<i>Mononykus olecranus</i>	Holotipo	Actualmente como MPC 107/6 (originalmente como MGI 107/6)	Perle <i>et al.</i> , 1993	Nemegt	Maastrichtiano	70.6 - 66.0	Omnogov (Mongolia)	Bugin Tsav (SMPE)
<i>Alvarezsauridae indet.</i>	Especimen referido	YPM 1049	Holtz, 1994	Lance Formation	Maastrichtiano sup.	70.6 - 66.0	Wyoming	?
<i>Patagonykus puertai</i>	Holotipo	MCF-PVPH-37	Novas, 1996, 1997	Portezuelo	Turoniano-Coniaciano	93.5 - 85.8	Neuquén (Argentina)	Sierra Portezuelo
<i>Patagonykus puertai</i>	Especimen referido	MCF-PVPH-38	Novas, 1996, 1997	Portezuelo	Turoniano-Coniaciano	93.5 - 85.9	Neuquén (Argentina)	Sierra Portezuelo
<i>Parvicursor remotus</i>	Holotipo	PIN 4487/25	Karhu y Rautian, 1996	Barun Goyot	Campaniano medio-Campaniano sup.	83.5 - 70.6	Omnogov (Mongolia)	Khulsan (RMPE)
<i>Shuvuuia deserti</i>	Holotipo	Actualmente como MPC 100/975 (originalmente como MGI 100/975)	Chiappe <i>et al.</i> , 1998	Djadokhta	Campaniano sup.	84.9 - 70.6	Gobi (Mongolia)	South Gobi Aimak (Mongolia)

<i>Shuvuuia deserti</i>	Paratipo	Actualmente como MPC 100/99 (originalmente como MGI 100/99)	Chiappe <i>et al.</i> , 1998	Djadokhta	Campaniano sup.	84.9 - 70.6	Gobi (Mongolia)	South Gobi Aimak (Mongolia)
<i>Shuvuuia deserti</i>	Paratipo	Actualmente como MPC 100/1001 (originalmente como MGI 100/1001)	Chiappe <i>et al.</i> , 1998	Djadokhta	Campaniano sup.	84.9 - 70.6	Gobi (Mongolia)	South Gobi Aimak (Mongolia)
<i>Shuvuuia deserti</i>	Paratipo	Actualmente como MPC 100/977 (originalmente como MGI 100/977)	Chiappe <i>et al.</i> , 1998	Djadokhta	Campaniano sup.	84.9 - 70.6	Gobi (Mongolia)	South Gobi Aimak (Mongolia)
<i>Shuvuuia deserti</i>	Paratipo	MPD 100/120	Suzuki <i>et al.</i> , 2002	Djadokhta	Campaniano sup.	84.9 - 70.6	Gobi (Mongolia)	Togrogiin Shiree
<i>Patagonykus puertai</i>	Paratipo	MCF-PVPH-102	Chiappe y Coria, 2003	Portezuelo?	Turoniano-Coniaciano	93.5 - 85.9	Neuquén (Argentina)	Lago los Barreales
<i>Achillesaurus manazzonei</i>	Holotipo	MACN-PV-RN 1116	Martínez y Vera, 2007	Bajo de la Carpa	Santoniano	86.3 - 83.6	Río Negro (Argentina)	Paso Córdoba
<i>Albertonykus borealis</i>	Holotipo	TMP 2001.45.91	Longrich y Currie, 2009	Horseshoe Canyon	Maastrichtiano inf.	70.6 - 66.0	Alberta (Canada)	Salto de Búfalo de la Isla Seca, <i>Albertosaurus bonebed</i>
<i>Albertonykus borealis</i>	Paratipo	13 especímenes con diferentes números de colección, ver en Tabla I.2	Longrich y Currie, 2009	Horseshoe Canyon	Maastrichtiano inf.	70.6 - 66.0	Alberta (Canada)	Salto de Búfalo de la Isla Seca, <i>Albertosaurus bonebed</i>

<i>Ceratonykus oculatus</i>	Holotipo	MPC 100/124	Alifanov y Barsbold, 2009	Barun Goyot	Maastrichtiano inf.	83.5 - 70.6	Omnogov (Mongolia)	Khermin Tsav, Red Beds [RMPE]
<i>Kolghuva</i>	Holotipo	Actualmente como MPC 100/2001 (originalmente como IGM 100/2011)	Turner <i>et al.</i> , 2009	Djadokhta	Campaniano sup.	84.9 - 70.6	Gobi (Mongolia)	Togrogiin Shiree
<i>Alvarezsauridae</i> indet.	Especímen referido	LACM 153311	Salgado <i>et al.</i> , 2009	Hell creek	Maastrichtiano no sup.	70.6 - 66.0	Montana (USA)	?
<i>Haplocheirus sollers</i>	Holotipo	IVPP V15988	Choiniere <i>et al.</i> , 2010	Shishugou	Oxfordiano	163.5 - 157.3	Xinjiang (China)	Wucaiwan
<i>Xixianykus zhangii</i>	Holotipo	XMDFEC V0011	Xu <i>et al.</i> , 2010	Majiacun	Coniaciano-Santoniano	89.3 - 83.6	Henan (China)	Zhoujiagou, Yangcheng
<i>Albinykus baatar</i>	Holotipo	IGM 100/3004	Nesbitt <i>et al.</i> , 2011	Javkhlant	Santoniano	86.3 - 83.6	Dornogov (Mongolia)	Khugenetslavkant
<i>Linhenykus monodactylus</i>	Holotipo	IVPP V17608	Xu <i>et al.</i> , 2011, 2013	Wulansuhai	Campaniano	83.6 - 72.1	Nei Mongol (China)	Nuchidaba
<i>Bonapartenykus ultimus</i>	Holotipo	MPCA 1290	Agnolin <i>et al.</i> , 2012	Allen	Campaniano medio-Maastrichtiano inf.	83.5 - 66.0	Río Negro (Argentina)	Arriagada III, Salitral Ojo de Agua
<i>Alnashetri cerropolicensis</i>	Holotipo	MPCA-PV 477	Makovicky <i>et al.</i> , 2012	Candeleros	Cenomaniano	99.6 - 93.5	Río Negro (Argentina)	La Buitrera
<i>Aorun Zhaoi</i>	Holotipo	IVPP V15709	Choiniere <i>et al.</i> , 2013	Shishugou	Oxfordiano	163.5 - 157.3	Xinjiang (China)	Wucaiwan
<i>Linhenykus monodactylus</i>	Paratipo	IVPP V18190	Hone <i>et al.</i> , 2013	Wulansuhai	Campaniano	83.6 - 72.2	Linhe (China)	The gate

<i>Alvarezsauridae</i> indet.	Espécimen referido	IVPP V20341	Pittman <i>et al.</i> , 2015	Wulansuhai	Campaniano	83.6 - 72.3	Omnögöv Aimag, Mongolia	Ukhaa Tolgod
<i>Alnashetricherropolicienensis</i>	Paratipo	MPCA-PV 377	Makovicky <i>et al.</i> , 2016	Candeleros	Cenomaniano	99.6 - 93.5	Río Negro (Argentina)	La Buitrera
<i>Alvarezsauridae</i> indet.	Espécimen referido	ZIN PH 2441/2446	Averianov y Sues, 2017	Bissekty	Turoniano	93.9 - 89.8	Uzbekistán (Rusia)	Dzharakuduk
<i>Qiupanykus zhangii</i>	Holotipo	41HIII-0101	Lü <i>et al.</i> , 2018	Qiupa	Maastrichtiano no sup.	72.1 - 66	Henan (China)	Guanping, Qiupa Town
<i>Alvarezsauridae</i> indet.	Espécimen referido	41HIII-0104	Lü <i>et al.</i> , 2018	?	?	?	?	?
<i>Xiyunykus pengi</i>	Holotipo	IVPP V22783	Xu <i>et al.</i> , 2018	Grupo Tugulu	Barremiano-Aptiano	129.4 - 113	Xinjiang, China	Wucaiwan area
<i>Bannykus wulatensis</i>	Holotipo	IVPP V25026	Xu <i>et al.</i> , 2018	Bayingobi	Aptiano	125 - 113	Wulatehouqi, Inner Mongolia, China	Chaoge
<i>Shihugounykus inexpectus</i>	Holotipo	IVPP V23567	Qin <i>et al.</i> , 2019	Shihugou	Oxfordiano	163.5 - 157.3	Xinjiang (China)	Wucaiwan
<i>Nemegtomykus citus</i>	Holotipo	MPC-D 100/203	Lee <i>et al.</i> , 2019	Nemegt	Campaniano sup.-Maastrichtiano no inf.	70.6 - 66.0	Desierto de Gobi (Mongolia)	Altan Uul III
<i>Nemegtomykus citus</i>	Paratipo	MPC-D 100/207	Lee <i>et al.</i> , 2019	Nemegt	Campaniano sup.-Maastrichtiano no inf.	70.6 - 66.1	Desierto de Gobi (Mongolia)	Altan Uul III
cf. <i>Mononykus</i> sp.	Espécimen referido	MPC-D 100/206	Lee <i>et al.</i> , 2020	Nemegt	Campaniano sup.-Maastrichtiano no inf.	70.6 - 66.2	Desierto de Gobi (Mongolia)	Altan Uul III
<i>Trierarchuncus prairiensis</i>	Holotipo	MOR 6622	Anduza <i>et al.</i> , 2013; Fowler <i>et al.</i> , 2020	Hell creek	Maastrichtiano no sup.	70.6 - 66.0	Montana (USA)	Garfield County

<i>Trierarchuncus prairiensis</i>	Espécimen referido	5 especímenes con diferentes números de colección, ver en Tabla I.2	Hutchinson y Chiappe, 1998; Fowler <i>et al.</i> , 2020	Hell creek	Maastrichtia no sup.	70.6 - 66.1	Montana (USA)	Valley County
<i>Trierarchuncus prairiensis</i>	Espécimen referido	2 especímenes con diferentes números de colección, ver en Tabla I.2	Freimuth y Wilson, 2021	Hell creek	Maastrichtia no sup.	70.6 - 66.1	Montana (USA)	Este de Montana
<i>Alvarezsauridae indet.</i>	Espécimen referido	HGM L08-59	Agnolin <i>et al.</i> , 2021	Qiupa	Maastrichtia no sup.	72.1 - 66	Henan (China)	Guanping, Qiupa Town
<i>Bonapartenykus ultimus</i>	Espécimen referido	MPCN-PV 738	En este estudio	Allen	Campaniano medio-Maastrichtia no inf.	83.5 - 66.0	Río Negro (Argentina)	Arriagada III, Salitral Ojo de Agua
<i>Khulsanurus magnificus</i>	Holotipo	PIN 4487/27	Averianov y Lopatin, 2021	Barungoyot	Campaniano	83.6 - 72.3	Desierto de Gobi (Mongolia)	Khulsan

Tabla I.1. Especímenes conocidos de alvarezsauridos con sus respectivos números de colección, autores, formación, intervalo de tiempo, país o estado, y coordenadas de los sitios fosilíferos.

Taxones	Espécimen tipo	Número de colección	C	D	vC	vC	vC	coC	vD	vD	vD	coD	vS	vC	vC	vC	Ch	Cp	Ma	ma	Cpv	Mp	p
<i>Tugulusaurus faciles</i>	Holotipo	IVPP V4025																					
<i>Heptasteorhis andrewsi</i>	Holotipo	BMNH A4359																					
<i>Alvarezsaurus calvoi</i>	Holotipo	MUCPV-54																					

<i>Mononykus olecranous</i>	Holotipo	MPC 107/6	[Red blocks]			
	Especimen referido	MPC -D 100/206	[Red blocks]			
<i>Patagonykus puertai</i>	Holotipo	MCF - PVP H-37	[Olive blocks]			
	Especimen referido	MCF - PVP H-38	[Olive blocks]			
	Especimen referido	MCF - PVP H-102	[Olive blocks]			
<i>Parvicursor remotus</i>	Holotipo	PIN 4487/25	[Light blue blocks]			
<i>Shuvuuia deseri</i>	Holotipo	MPC 100/975	[Purple blocks]			
	Paratipo	MPC 100/99	[Purple blocks]			
	Paratipo	MPC 100/1001	[Purple blocks]			
	Paratipo	MPC 100/977	[Purple blocks]			
	Paratipo	MPD 100/120	[Purple blocks]			
<i>Achillesaurus manazzonei</i>	Holotipo	MACN-PV-RN 1116	[Green blocks]			

<i>Alberto nykus boreali s</i>	Holo tipo	TMP 2001 .45.9 1	
	Parat ipo	TMP 99.5 0.11 0	
	Parat ipo	TMP 2000 .45.8	
	Parat ipo	TMP 2000 .45.1 2	
	Parat ipo	TMP 2000 .45.3 1	
	Parat ipo	TMP 2000 .45.6 1	
	Parat ipo	TMP 2000 .45.8 5	
	Parat ipo	TMP 2000 .45.8 6	
	Parat ipo	TMP 2000 .45.9 7	
	Parat ipo	TMP 2000 .45.9 8	
	Parat ipo	TMP 2003 .45.5 1	
	Parat ipo	TMP 2003 .45.5	

		2	
	Paratipo	TMP 2003 .58.8	
	Paratipo	UAL VP 4863 6	
<i>Ceratomykus oculatus</i>	Holotipo	MPC 100/124	
<i>Kolghuva</i>	Holotipo	MPC 100/2001	
Alvarezsauridae indet.	Especimen referido	LACM 153311	
<i>Haplocheirus sollers</i>	Holotipo	IVPP V15988	
<i>Xixianykus zhangii</i>	Holotipo	XMDFEC V0011	
<i>Albinykus baatar</i>	Holotipo	IGM 100/3004	
<i>Linhenykus monodactylus</i>	Holotipo	IVPP V17608	
	Paratipo	IVPP V18190	
<i>Bonapartenykus ultimus</i>	Holotipo	MPCA 1290	
	Especimen referido	MPCN-PV 738	

	ido										
<i>Alnashetri cerropoliciensis</i>	Holotipo	MPC A-PV 477									
	Paratipo	MPC A-PV 377									
<i>Aorun Zhaoi</i>	Holotipo	IVPP V15 709									
Alvarezsauridae indet.	Especimen referido	IVPP V20 341									
Alvarezsauridae indet.	Especimen referido	ZIN PH 2441 /2446									
<i>Qiupanykus zhangi</i>	Holotipo	41HI II-0101									
Alvarezsauridae indet.	Especimen referido	41HI II-0104									
<i>Xiyunykus pengi</i>	Holotipo	IVPP V22 783									
<i>Bannykus wulatensis</i>	Holotipo	IVPP V25 026									
<i>Shihugounykus inexpectus</i>	Holotipo	IVPP V23 567									
<i>Nemegtomykus</i>	Holotipo	MPC -D									

<i>citus</i>		100/ 203			
	Paratipo	MPC -D 100/ 207			
<i>Trierar chuncu s prairie nsis</i>	Holotipo	MO R 6622			
	Espécimen referido	BD M 001			
	Espécimen referido	MO R 3098			
	Espécimen referido	MO R 2920			
	Espécimen referido	BD M 002			
	Espécimen referido	UC MP 1545 84			
	Espécimen referido	MO R 1088 9			
	Espécimen referido	DD M 1682 .32			

Alvarezsauridae indet.	Especimen referido	HGM L08-59	
<i>Khulsanurus magnificus</i>	Holotipo	PIN 4487/27	

Tabla I.2. Elementos preservados de todos los especímenes de alvarezsáuridos registrados hasta el presente. Abreviaturas: Cr, cráneo; Di, dientes; vCa, vértebras cervicales anteriores; vCm, vértebras cervicales medias; vCp, vértebras cervicales posteriores; coC, costillas cervicales; vDa, vértebras dorsales anteriores; vDm, vértebras dorsales medias; vDp, vértebras dorsales posteriores; coD, costillas dorsales; vSa, vértebras sacras; vCda, vértebras caudales anteriores; vCdm, vértebras caudales medias; vCdp, vértebras caudales posteriores; Ch, chevron; Cpc, cintura pectoral; Ma, miembro anterior; Cpv, cintura pélvica; Mp, miembro posterior; p, pie.

1.3. Objetivos principales

El objetivo principal de esta tesis es contribuir al conocimiento anatómico y filogenético de los dinosaurios terópodos alvarezsáuridos de América del Sur.

Las descripciones y comparaciones de los taxones sudamericanos de este clado, a excepción del *Alnashetri cerropoliciensis* (Makovicky *et al.*, 2012, 2016), actualmente en estudio, conforman la mayor parte del “Capítulo IV” de esta tesis. Además, se incluyen comparaciones detalladas con otros terópodos alvarezsaurios de América del Sur, América del Norte, Europa y Asia, así como también con diversos coelurosaurios.

La revisión de las publicaciones referidas a terópodos alvarezsaurios detallados en la Introducción de este trabajo (véase al principio de este capítulo), ha revelado varias carencias en el estudio de esos especímenes. La más notoria es la falta de descripciones anatómicas detalladas (*e.g.*, Bonaparte, 1991; Choiniere *et al.*, 2010; Lü *et al.*, 2018; Xu *et al.*, 2018), y el hecho de que la mayor parte de las descripciones fueron realizadas sobre la

base de especímenes sumamente fragmentarios (*e.g.*, Agnolin *et al.*, 2012; Makovicky *et al.*, 2012; Fowler *et al.*, 2020).

1.4. Objetivos específicos

1° Objetivo- Realizar un estudio osteológico detallado del esqueleto de los Alvarezsauridae *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv 54; Bonaparte, 1991), *Patagonykus puertai* (MCF PVPH 37/38; Novas, 1996, 1997), cf. *Patagonykus puertai* (MCF PVPH 102; Chiappe y Coria, 2003), *Achillesaurus manazzonei* (Martinelli y Vera, 2007), *Bonapartenykus ultimus* (MPCA-PV 1290; Agnolin *et al.*, 2012) y el espécimen MPCN-PV 738.

Hipótesis de trabajo 1: Los Alvarezsauridae de Patagonia representan una crucial fuente de información anatómica del grupo, puesto que están representados por varios ejemplares.

Hipótesis de trabajo 2: La información anatómica presente y relevada en los alvarezsáuridos de Patagonia impactará en el resultado de los análisis filogenéticos enfocados en el grupo.

2° Objetivo- Evaluar la validez taxonómica de los materiales estudiados.

Hipótesis de trabajo 1: *Alvarezsaurus calvoi* es una especie válida.

Hipótesis de trabajo 2: *Achillesaurus manazzonei* es una especie válida, y no un sinónimo junior de *Alvarezsaurus*.

Hipótesis de trabajo 3: *Patagonykus puertai* es una especie válida.

Hipótesis de trabajo 4: *Bonapartenykus ultimus* es una especie válida.

Hipótesis de trabajo 5: MPCN-PV 738 es referible a *Bonapartenykus ultimus*.

Hipótesis de trabajo 6: MCF-PVPH-38 es referible a *Patagonykus puertai*.

Hipótesis de trabajo 7: MCF-PVPH-102 es referible a un Patagonykinae indeterminado.

3° Objetivo- Caracterizar la composición mineralógica de los especímenes MPCN-PV 738 y MPCA 1290 (holotipo de *Bonapartenykus ultimus*).

Hipótesis de trabajo 1: Los especímenes MPCA 1290 y MPCN-PV 738 provienen de la misma zona geográfica y del mismo nivel estratigráfico.

4° Objetivo- Realizar un análisis cladístico de Alvarezsauria a partir de un set de datos propios generado y contrastar hipótesis previas de relaciones filogenéticas referidas a este clado de terópodos coelurosaurios.

Hipótesis de trabajo 1: Alvarezsauria, Alvarezsauridae, Patagonykinae y Parvicursorinae son clados monofiléticos.

Hipótesis de trabajo 2: Patagonykinae es grupo hermano de Parvicursorinae.

5° Objetivo- Los diferentes ejemplares estudiados presentan una combinación de características osteológicas que permiten discernir sobre el patrón, ritmo y tiempo de evolución del esqueleto alvarezsauriano.

Hipótesis de trabajo 1: Las diferentes partes del esqueleto alvarezsauriano evolucionaron de manera gradual.

6° Objetivo- Discutir sobre aspectos paleobiológicos del clado Alvarezsauria, tales como implicancias funcionales de ciertos sectores anatómicos, así como inferencias sobre comportamientos particulares.

Hipótesis de trabajo 1: Los alvarezsáuridos presentan una tendencia a la reducción de tamaño corporal hacia el Cretácico Superior.

Hipótesis de trabajo 2: Los alvarezsáuridos se caracterizan por un esqueleto altamente especializado, posiblemente relacionado con hábitos fosoriales y/o cavadores.

Hipótesis de trabajo 3: Los miembros anteriores, extremadamente reducidos en tamaño, también poseían un rango de movimiento altamente reducido.

Hipótesis de trabajo 4: Las características cráneo-dentales de los alvarezsáuridos suponen un hábito de vida relacionado con la mirmecofagia.

Hipótesis de trabajo 5: La estructura del miembro posterior de los alvarezsáuridos sugieren un hábito de vida cursorial.

Hipótesis de trabajo 6: Las vértebras caudales de los alvarezsáuridos presentan una combinación de rasgos únicos que les habría conferido funciones particulares a las colas de estos terópodos.

CAPÍTULO II

MARCO GEOLÓGICO

2.1 Procedencia geográfica de los alvarezsáuridos de América de Sur

Los especímenes aquí estudiados proceden del Cretácico Superior de la provincia de Neuquén y Río Negro (norte de Patagonia). Concretamente, los taxones examinados que proceden de Neuquén fueron recolectados de tres localidades, mientras que los de Río Negro proceden de dos localidades, aunque dos de ellos provienen del mismo sitio fosilífero. Los materiales que corresponden al holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv 54) proceden de la Formación Bajo de la Carpa (Santoniano), de la localidad Boca del Sapo (Provincia de Neuquén), de las barrancas de la margen derecha del Río Neuquén, en las proximidades de la Universidad Nacional del Comahue ($38^{\circ}56'29.89''S$ $68^{\circ}3'11.62''O$; ver Figura II.1). Mientras que los elementos que forman parte del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH 37) y el material asociado MCF-PVPH-38, proceden de la Formación Portezuelo (Turoniano superior-Coniaciano inferior), de la localidad Sierra del Portezuelo (Provincia de Neuquén), unos 20 kilómetros del oeste de la ciudad de Plaza Huincul (ver Figura II.2). En cuanto al segundo material referido a *P. puertai* (MCF-PVPH-102), procede de la misma unidad que el holotipo, pero de la costa norte del lago Los Barreales, aproximadamente 80 km al norte de Plaza Huincul (provincia de Neuquén; ver Figura II.3).

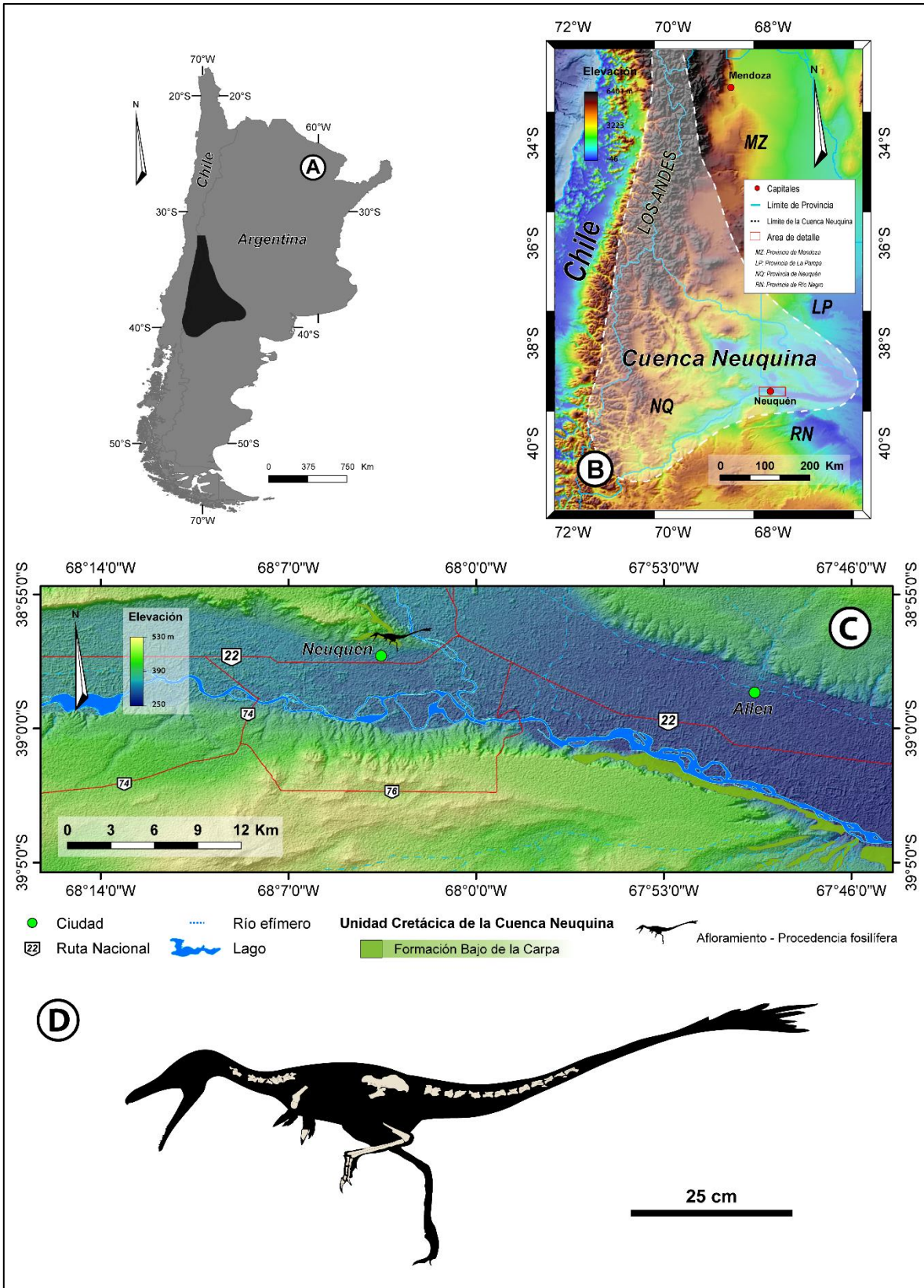


Figura II.1. A) Mapa de la Cuenca Neuquina en el marco de América del Sur; B) Mapa de la Cuenca Neuquina y del área de detalle (rectángulo rojo); C) Mapa de localización del espécimen según su sitio de ocurrencia *in situ* y de la unidad geológica proveniente, respectivamente; D) Reconstrucción del esqueleto y materiales recuperados del espécimen *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54).

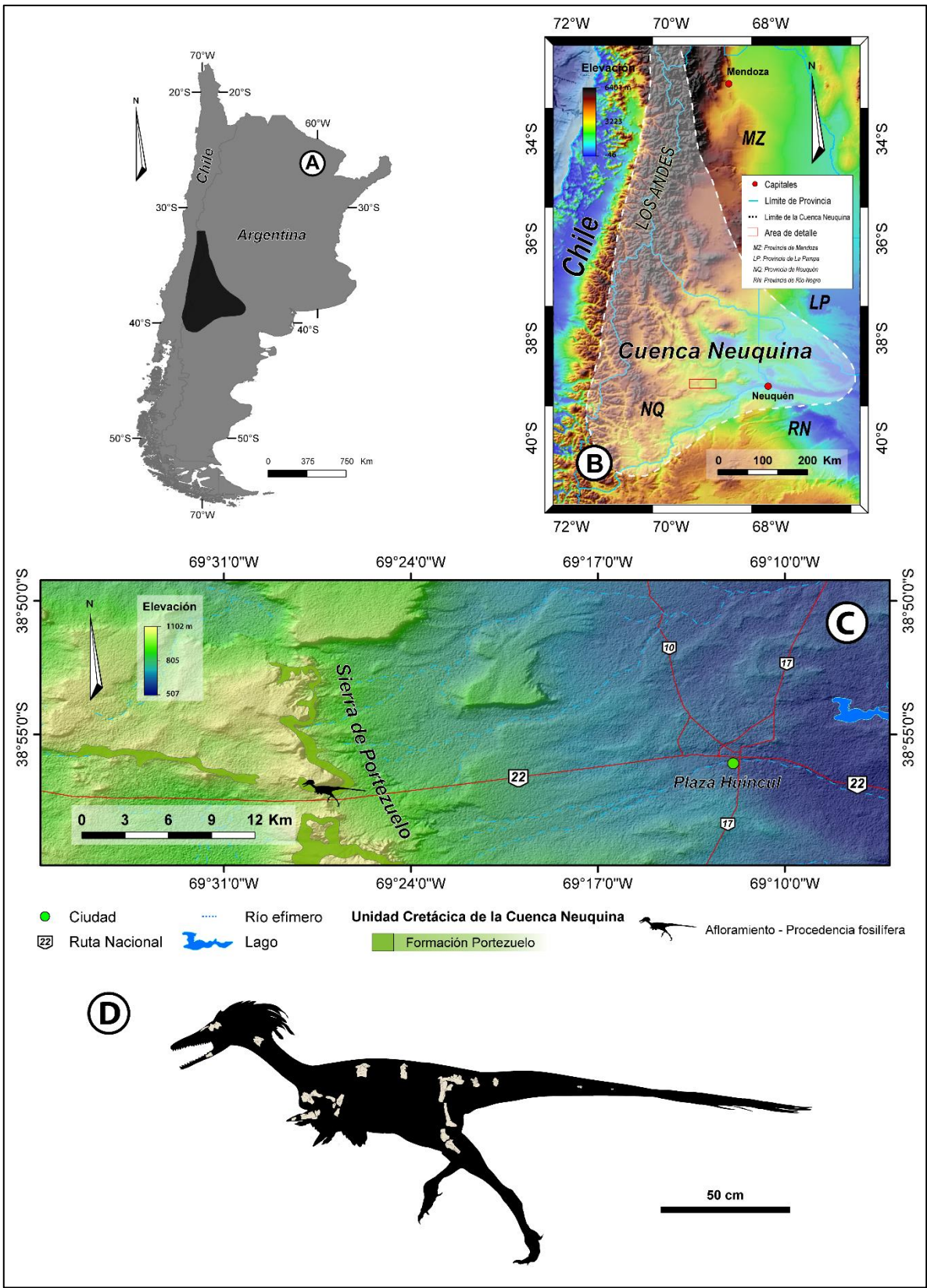


Figura II.2. A) Mapa de la Cuenca Neuquina en el marco de América del Sur; B) Mapa de la Cuenca Neuquina y del área de detalle (rectángulo rojo); C) Mapa de localización del espécimen según su sitio de ocurrencia *in situ* y de la unidad geológica proveniente, respectivamente; D) Reconstrucción del esqueleto y materiales recuperados del espécimen tipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37).

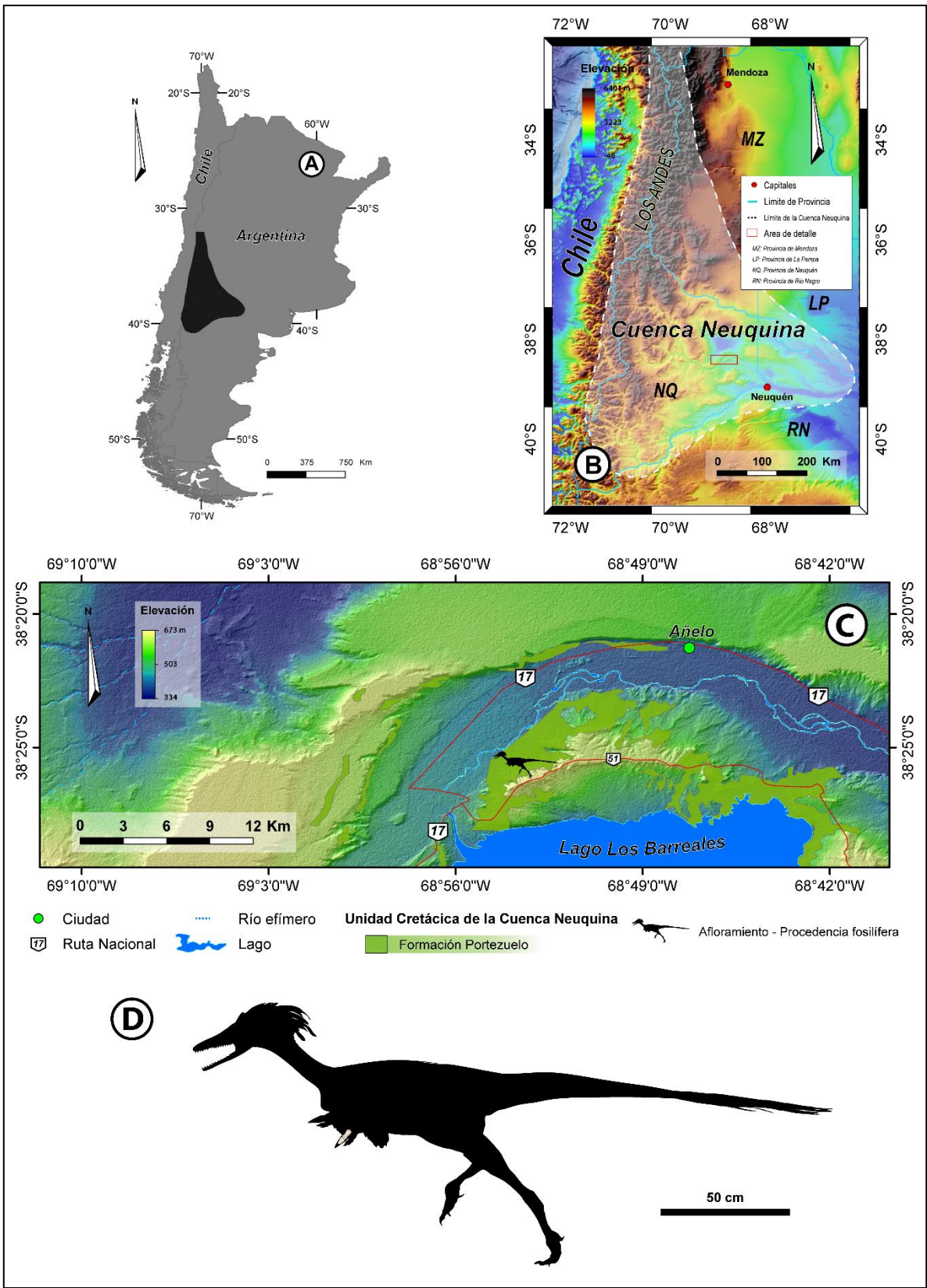


Figura II.3. A) Mapa de la Cuenca Neuquina en el marco de América del Sur; B); Mapa de la Cuenca Neuquina y del área de detalle (rectángulo rojo); C) Mapa de localización del espécimen según su sitio de ocurrencia (*sensu* Chiappe y Coria, 2003) y de la unidad geológica proveniente; respectivamente; D) Reconstrucción del esqueleto y materiales recuperados del espécimen MCF-PVPH-102.

Por su parte, los materiales de la provincia de Río Negro y que comprenden el holotipo de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA-PV 1290), y los materiales del espécimen MPCN-PV 738, proceden de la Formación Allen (Campaniano medio-Maastrichtiano inferior), del yacimiento denominado como “Arriagada III” o “egg level 2”, en la localidad de la barda sur del Salitral Ojo de Agua (ver Figura II.4). En cuanto al espécimen de *Achillesaurus manazzonei* procede de la Formación Bajo de la Carpa (Santoniano), del cañadón de los notosuquios, en la localidad de Paso Córdoba, General Roca (39°05'50''S 67°43'15''O; Figura II.5).

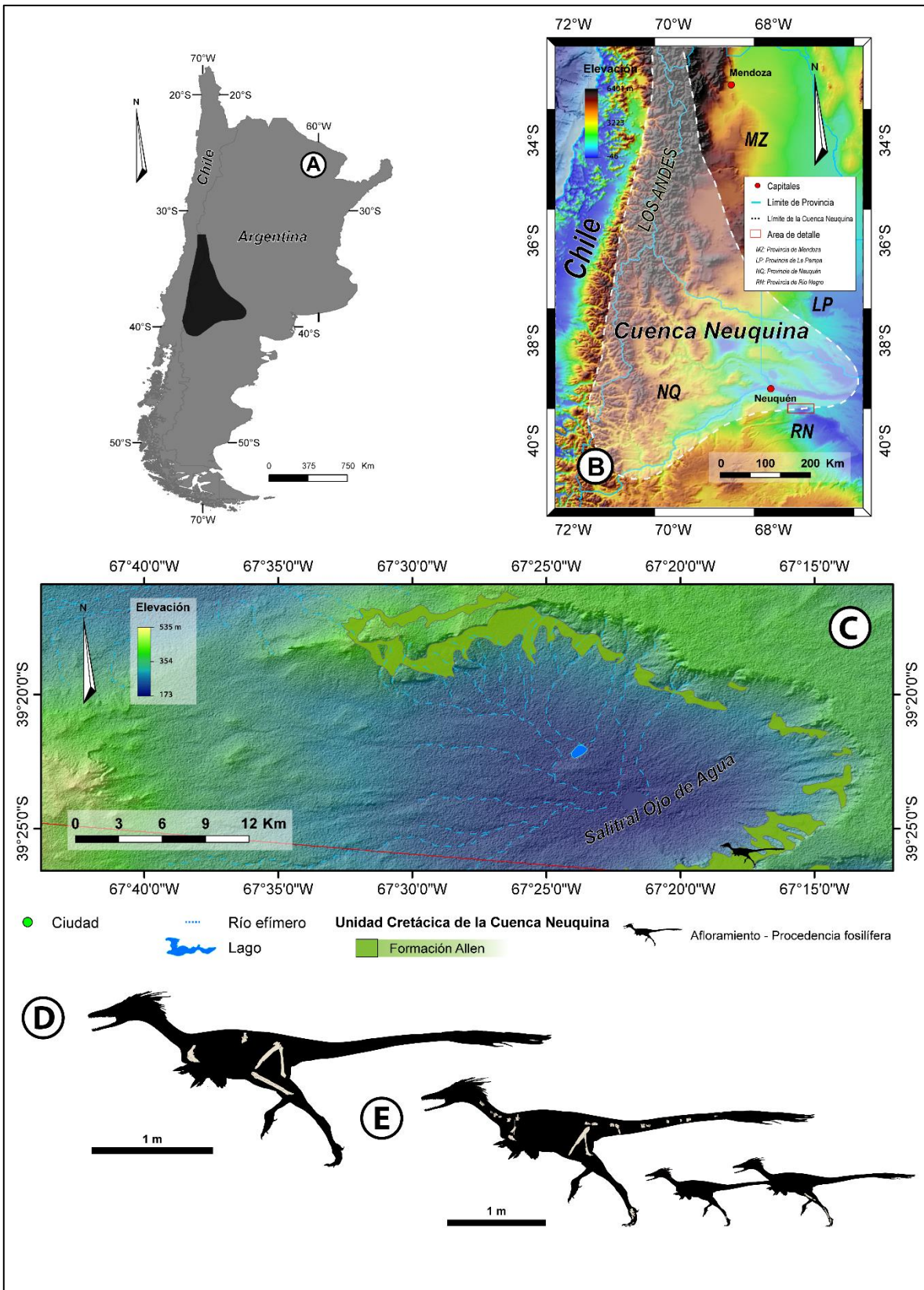


Figura II.4. A) Mapa de la Cuenca Neuquina en el marco de América del Sur; B) Mapa de la Cuenca Neuquina y del área de detalle (rectángulo rojo); C) Mapa de localización del espécimen según su sitio de ocurrencia *in situ* y de la unidad geológica proveniente, respetivamente; D) Reconstrucción del esqueleto y materiales recuperados del espécimen *Bonapartenykus ultimus*; E) Reconstrucción del esqueleto y materiales recuperados del espécimen MPCN-PV 738.

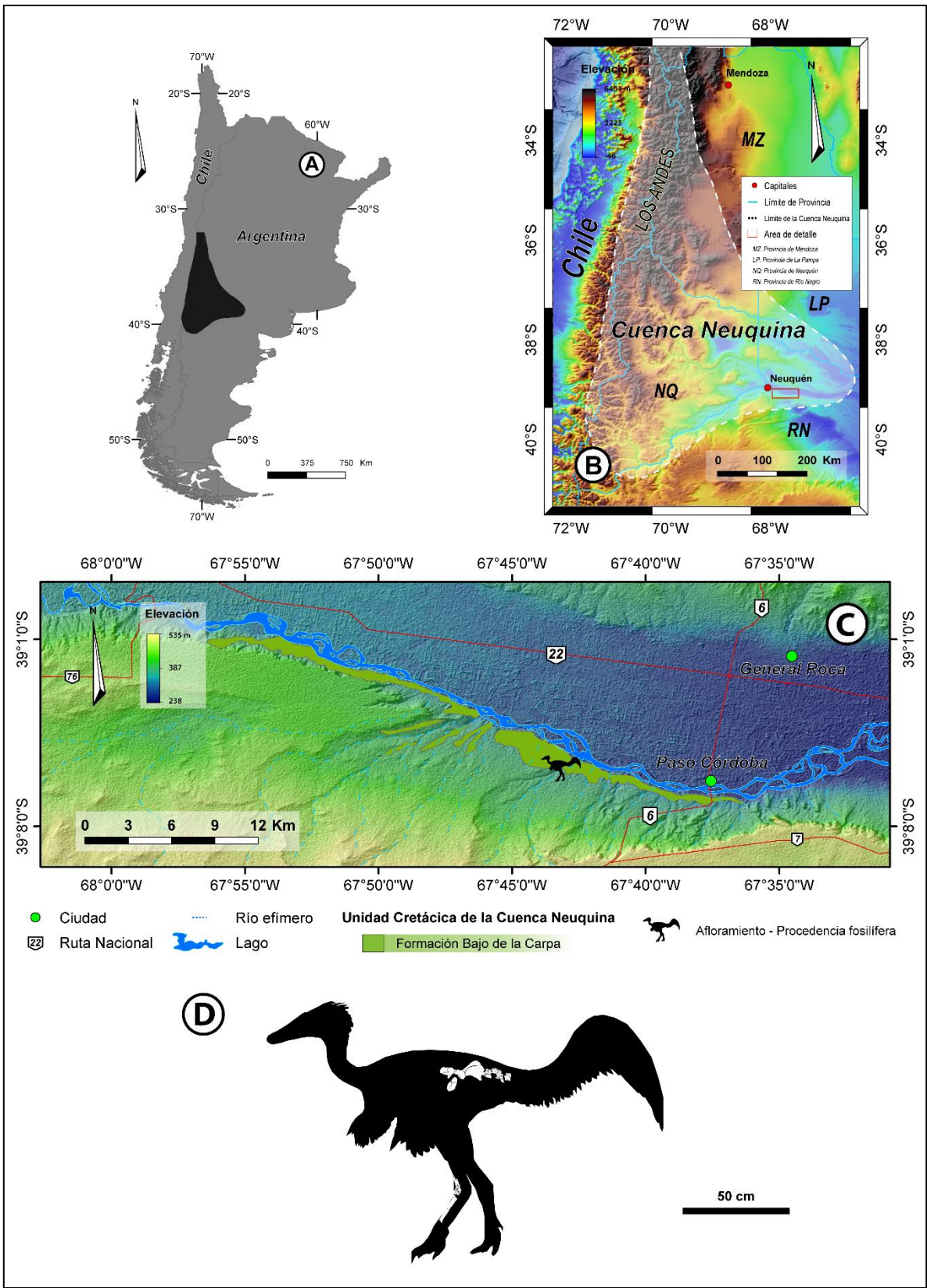


Figura II.5. A) Mapa de la Cuenca Neuquina en el marco de América del Sur; B) Mapa de la Cuenca Neuquina y del área de detalle (rectángulo rojo); C) Mapa de localización del espécimen según su sitio de ocurrencia *in situ* y de la unidad geológica proveniente, respectivamente; e D) Reconstrucción del esqueleto y materiales recuperados del espécimen de *Achillesaurus manazzonei* (MACN-PV-RN 1116).

Los materiales de *Alnashetri cerropoliciensis* que han sido utilizado para comparación (MPCA 377 y MPCA 477) proceden de niveles de la Formación Candeleros (Cenomaniano), de la localidad “La Buitrera”, ubicada en el noroeste de Río Negro, entre Villa El Chocón (provincia de Neuquén) y Cerro Policía (Río Negro), a 80 kilómetros al sudoeste de la ciudad de Cipolletti, cerca del margen sur del Embalse Ezequiel Ramos Mexía.

A continuación, se brinda una reseña de la Cuenca Neuquina con una descripción detallada de las unidades geológicas mencionadas, incluidas en los grupos Neuquén (Portezuelo y Bajo de la Carpa) y Malargüe (Allen), con énfasis en sus características litológicas, rangos temporales y contenido fosilífero.

2.2 Procedencia estratigráfica de los alvarezsauridos de América del Sur

2.2.1 La Cuenca Neuquina: Breve reseña de su conformación

El Término “Cuenca Neuquina” fue utilizado para definir la provincia geológica desarrollada en la región centro-oeste de Argentina (sobre el lado este de la Cordillera de los Andes), entre los 32° y 40° de latitud sur. Estos sedimentos aflorantes se pueden observar en las siguientes provincias: Neuquén, sur de Mendoza, noroeste de Río Negro y suroeste de La Pampa, con un área total de 120.000 km² (Digregorio y Uliana, 1979; Legarreta y Uliana, 1999; Howell *et al.*, 2005). Esta cuenca ha sido establecida como de tipo retroarco multiepisódica (Mpodosis y Ramos, 1989), cuya secuencia se encuentra conformada por sedimentos marinos, continentales y de tipo transicional (Casamiquela, 1964; Digregorio y Uliana, 1980; Bonaparte *et al.*, 1984; Albino, 1986; Bonaparte, 1987; Uliana y Biddle, 1988; Barrio, 1990; Powell, 1992; Salgado y Coria, 1996; Salgado y Azpilicueta, 2000; Coria, 2001; de la Fuente *et al.*, 2001; Hugo y Leanza, 2001; Martinelli y Forasiepi, 2004; Coria y Salgado, 2005; Coria *et al.*, 2007; Franzese *et al.* 2007; Salgado

et al., 2007a, b; Arregui *et al.*, 2011; Cingolani *et al.*, 2011; Armas y Sanchez, 2013 y Paz *et al.*, 2014). Su basamento se encuentra conformado por rocas metamórficas, ígneas y sedimentarias, cuyas edades van desde el Silúrico-Devónico hasta el Triásico Tardío (Digregorio y Uliana 1980; Franzese *et al.* 2007; Cingolani *et al.* 2011 y Paz *et al.*, 2014). Esta cuenca se caracteriza por comprender tres etapas de rellenos durante el Mesozoico.

La primera etapa de relleno (Triásico Superior-Jurásico Inferior) es conocida como Grupo Precuyo, y se caracteriza por extensos depósitos volcánicos que muestran una variación notoria, y por la presencia de hemigrábenes (Gulisano 1981; Gulisano *et al.*, 1984; Franzese y Spalletti 2001 y Paz *et al.*, 2014). Por su parte, la segunda etapa de relleno (Jurásico Inferior-Jurásico Superior), conocida como grupos Cuyo y Lotena, se encuentra integrada por una alternancia de facies marinas y continentales, asociadas a cambios en el nivel del mar y marcados cambios tectónicos (ver Paz *et al.*, 2014).

La tercera y última etapa de relleno de la Cuenca Neuquina comienza en el Jurásico Tardío y se extiende hasta el Cretácico Tardío. Durante esta etapa se establecen las acumulaciones de sedimentos principalmente continentales de los grupos Neuquén y Malargüe (Tunik *et al.*, 2010; Paz *et al.*, 2014). Las facies continentales del Grupo Neuquén están relacionadas con intercalaciones de episodios fluviales, eólicos y lacustres someros (Garrido, 2010, 2011), mientras que las facies marinas del Grupo Malargüe están vinculadas a la primera trasgresión atlántica, ocurrida entre el Campaniano medio (Cretácico Tardío alto) y el Daniano (Paleoceno), la cual estableció una profunda bahía, alargada en sentido NNO-SSE (Uliana y Biddle, 1988; Barrio, 1990).

2.2.3 Tercera etapa de relleno de la Cuenca Neuquina: acumulaciones correspondientes al Grupo Neuquén.

El término litoestratigráfico de “Grupo Neuquén” fue acuñado por Stipanovic *et al.* (1968), y es actualmente definido como una sucesión de depósitos continentales de la Cuenca Neuquina correspondientes al Cretácico Superior. Esta sucesión se encuentra limitada en su base por la discordancia Patagónica (Cenomaniano temprano) y en su techo por la discordancia Huantráiquica, (Campaniano medio) (Keidel, 1917; Dingus *et al.*, 2009; Leanza, 2009; Garrido, 2010; Tunik *et al.*, 2010).

La depositación de dicha sucesión está vinculada al inicio de la fase de antepaís de la Cuenca Neuquina, generada como consecuencia del inicio de una tectónica compresional sobre el margen andino ocurrido a fines del Cretácico Inferior. Como consecuencia de esta fase compresional, se produce una inversión en las arcaicas estructuras extensionales (Mpodozis y Ramos, 1989; Vergani *et al.*, 1995; MacDonald *et al.*, 2003; Garrido, 2010 y Tunik *et al.*, 2010). Posteriormente, con la generación de una faja plegada y corrida, y la migración hacia el este de los depocentros sedimentarios, quedan evidenciados en la base del Grupo Neuquén a partir de una muy marcada discordancia angular y erosiva que define a la discordancia Patagónica (Keidel, 1917, 1925; Franzese *et al.*, 2003; Ramos y Folguera, 2005; Howell *et al.*, 2005 y Leanza, 2009). La culminación de estos depósitos tuvo lugar en el Campaniano medio, con el desarrollo de un arco magmático occidental asociado a una fuerte subsidencia regional, factor que permitió el primer ingreso del océano Atlántico a la Cuenca Neuquina. Actualmente, se especula que este último suceso está relacionado con cambios en los polos de rotación y la reorganización de la placa sudamericana, factores que desencadenaron la gran discordancia Huantráiquica (Méndez *et al.*, 1987; Uliana y Biddle, 1988; Legarreta *et al.*, 1989; MacDonald *et al.*, 2003; Leanza, 2009; Garrido, 2010, 2011).

Esta secuencia de sedimentos posee un espesor máximo de 1200 metros, con una integración de estratos rojos (*red beds*). Litológicamente, el Grupo Neuquén se encuentra compuesto por areniscas, fangolitas y grauvacas; con muy pocas capas de conglomerado. Además, se presentan láminas tobaceas, tufíticas y evaporitas que conforman menos del 1 % del total de la secuencia (Cazau y Uliana, 1973; Garrido, 2010, 2011). Actualmente, el Grupo Neuquén se encuentra subdividido en tres subgrupos y nueve formaciones (Garrido, 2010, 2011).

A continuación, se ofrece una pequeña reseña de los subgrupos y formaciones de las que provienen los taxones de interés.

Subgrupo Río Limay (de Ferrariis, 1968). Actualmente, este subgrupo se encuentra conformado por las formaciones Candeleros y Huincul. Se compone mayormente de areniscas cuarzosas con una granulometría variada con alternancia de fangolitas, y láminas muy pobres de conglomerados. En cuanto a su desarrollo areal, el Subgrupo Río Limay se

caracteriza por ser extenso y de bajo relieve y por extensas sucesiones de cuerpos psamíticos mantiformes, conformados por canales amalgamados, con un espesor que varía entre 400 a 550 metros.

Formación Candeleros (Keidel, en Wichmann, 1927). Originalmente, esta unidad fue reconocida por Keidel (Wichmann, 1927) bajo la denominación de “Grupo del Candelero”. Posteriormente, fue considerado como un miembro dentro de la Formación Río Limay. Finalmente, esta unidad adquirió la categoría de formación (Di Paola, 1973; Ramos, 1981). La localidad tipo de esta unidad se ubica en el sector de Los Candeleros (39° 11’38” S, 69° 34’ 58” O), grupos de pequeños cerros ubicados aproximadamente a 8 km al sureste del Cerro Lotena. En cuanto a su distribución areal, la Fm. Candeleros es muy extensa.

Litológicamente, esta formación se encuentra dominada por una amplia variedad de componentes cuya fracción depende de la posición geográfica que ocupan los afloramientos dentro de la cuenca sedimentaria. No obstante, los sedimentos dominantes son areniscas cuarzosas, finas a gruesa, y depósitos psamíticos con matriz fangosa (Garrido 2010, 2011).

Los estratos que conforman esta unidad corresponden a múltiples paleoambientes, los cuales están directamente relacionados con su ubicación paleogeográfica dentro de la Cuenca Neuquina. En líneas generales, muestran un dominio fluvial, asociado a abanicos terminales, barreales y dunas eólicas. Estos depósitos sugieren un clima cálido, árido a semiárido, con fuertes estacionalidades (Garrido 2010, 2011).

La Formación Candeleros (Cenomaniano temprano) es uno de los niveles más importantes del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina, aportando una de las faunas fósiles más ricas y variadas de América del Sur. Entre los principales componentes de esas faunas se encuentra una gran variedad de dinosaurios terópodos *Giganotosaurus carolinii* (Coria y Salgado, 1995; Calvo y Coria, 1998), *Ekrixinatosaurus novasi* (Calvo *et al.*, 2004), *Buitreraptor gonzalezorum* (Makovicky *et al.*, 2005), y *Alnashetri cerropoliciensis* (Makovicky *et al.*, 2012, 2016). Calvo (1991) y Heredia *et al.* (2019), reportaron huellas tridáctilas asignadas a terópodos no avianos. Asimismo, los registros de saurópodos también son numerosos, entre ellos *Nopcsaspondylus alarconensis* (Apesteguía, 2007), *Andesaurus delgadoi* (Calvo y Bonaparte, 1991), *Limaysaurus tessonei* (Calvo y Salgado,

1995) y *Rayososaurus agrioensis* (Bonaparte, 1996). También se presentan registros de huellas asignadas a saurópodos, ornitisquios y pterosaurios (Calvo, 1991).

Otros vertebrados están representados por los cocodrilos *Araripesuchus patagonicus* (Ortega *et al.*, 2000) y *Araripesuchus buitreaensis* (Pol y Apesteguía, 2005), el esfenodonte eilonodontino *Priosphenodon avelasi* (Apesteguía y Novas, 2003), la serpiente basal *Najash rionegrina* (Apesteguía y Zaher, 2006), el mamífero driolestoideo *Cronopio dentiacutus* (Rougier *et al.*, 2011), restos de pterosaurios (Haluza y Canale, 2009), placas dentarias de dipnoos (Apesteguía *et al.*, 2007), anuros pipoideos como el *Avitabatrachus uliana* (Báez *et al.*, 2000).

Subgrupo Río Neuquén (de Ferraríis, 1968; Cazau y Uliana, 1973). En 1968, de Ferraríis incluyó a los actuales depósitos de las unidades media y superior del Grupo Neuquén bajo la denominación de Formación Río Neuquén. Finalmente, Ramos (1981) reordenó el esquema, elevando la jerarquía de dichas unidades de formación a subgrupo y de miembros a formaciones. Actualmente, este subgrupo se encuentra integrado por cinco formaciones, de las cuales dos de ellas son nuevas (ver Garrido, 2010, 2011).

Litológicamente, el subgrupo Río Neuquén se caracteriza por una sucesión alternante variable de fangolitas y arenas, cuyo predominio de depósitos pelíticos y psamíticos poseen bajo grado de litificación (Garrido, 2010, 2011). Las formaciones que integran esta unidad son de carácter transicional, dificultando de esta manera la identificación del límite entre dichas formaciones. En líneas generales, las unidades pertenecientes a las formaciones Portezuelo y Sierra Barrosa se caracterizan por depósitos de canales arenosos, mientras que las formaciones Lisandro, Los Bastos y Plottier, están representados por paquetes de canales simples y de carga mixta.

Formación Portezuelo (Keidel, en Wichmann, 1927). Bajo la denominación de Grupo Portezuelo, esta unidad fue establecida por Keidel (en Wichmann, 1927), y modificada por Ramos (1981). Su localidad tipo se encuentra en la Sierra Portezuelo (38° 56' 40" S, 69° 27' 15" O), distante 20 km al oeste de la ciudad de Plaza Huincul sobre la ruta nacional N° 22. Su edad fue estimada entre el Turoniano tardío y el Coniaciano temprano (Hugo y Leanza, 2001a; Leanza *et al.*, 2004).

Litológicamente, esta unidad se encuentra comprendida por sucesiones de psamitas y pelitas interestratificadas con porcentajes que varían, observando en líneas generales un predominio de fracciones clásticas arenosas. Estas psamitas se encuentran conformadas por areniscas cuarzo-feldespato y cuarzolitas de granulometría media, una matriz escasa y un cemento carbonático débil. En algunos sectores, es frecuente la presencia de concreciones de óxidos de hierro de tamaño variable. En cuanto a las pelitas, estas están representadas por areniscas rojizas poco consolidadas, seguidas por depósitos limo arenosos de tonalidades gris-verdoso y verde-amarillento (Garrido, 2010, 2011).

Los depósitos de esta formación han arrojado numerosos restos fósiles, con una fauna variada. Entre los hallazgos de dinosaurios terópodos, se encuentra *Megaraptor namunhuaiquii* (Novas, 1997), *Patagonykus puertai* (Novas, 1996, 1997), *Unenlagia comahuensis* (Novas y Puerta, 1997), *Unenlagia painemili* (Calvo *et al.*, 2004), y *Neuquenraptor argentinus* (Novas y Pol, 2005). Con respecto a los dinosaurios saurópodos que se encuentran representados son *Futalongkosaurus dukei* (Calvo *et al.*, 2007c), *Rinconsaurus caudamirus* (Calvo y González Riga, 2003) y *Muyelensaurus pecheni* (Calvo *et al.*, 2007a). En el sector de Mendoza, González Riga *et al.* (2009) registró a *Malarguesaurus florenciae* en la Fm. Portezuelo. Asimismo, González Riga (2003) señaló a *Mendozasaurus neguyelap* como procedente del Subgrupo Río Neuquén. En cuanto al registro de ornitiscios, los restos rescatados pertenecen a un iguanodonte basal: *Macrogyphosaurus gondwanicus* (Calvo *et al.*, 2007b).

Entre los restos de cocodrilos se encuentra *Lomasuchus palpebrosus* (Gasparini *et al.*, 1991; Pol y Gasparini, 2007), mientras que entre los quélidos se cita a *Prochellidella portezuelae* y *Portezueloemys patagonica* (de la Fuente, 2003). La herpetofauna de la Formación Portezuelo se completa con el registro de pterosaurios (Kellner *et al.*, 2006; Kellner y Calvo, 2017). La presencia de peces teleosteos, lepisosteideos y dipnoos como *Chaoceratodus portezuelensis* y *Ameghinoceratodus iheringi* también son mencionados por Apesteguía *et al.* (2007). Otros vertebrados fósiles conocidos son las aves neornithes, y fragmentos de cascaras de huevos (Agnolin *et al.*, 2003; Simon *et al.*, 2005).

El registro paleontológico se completa con bivalvos de agua dulce como *Diplodon* spp., impresiones foliares de angiospermas dicotiledóneas, troncos silicificados de gran

porte, y abundantes trazas de invertebrados asociadas a la icnofacie de *Scoyenia* (Prámparo *et al.*, 2003; Passalia *et al.*, 2008; Garrido, 2010).

Subgrupo Río Colorado (Cazau y Uliana, 1973). Estos autores denominaron a los niveles superiores del Grupo Neuquén (miembros Bajo de la Carpa, Anacleto y Allen) bajo el nombre de Formación Río Colorado. Posteriormente, Ramos (1981) elevó la jerarquización de dichas unidades al rango de subgrupo y formación, excluyendo a los depósitos pertenecientes a la Formación Allen por considerarla como integrante basal del Grupo Malargüe. En líneas generales, la litología que conforma a este subgrupo se encuentra constituida por una alternancia en porcentajes variables fangolitas, areniscas cuarzolíticas y conglomerados polimícticos. Cabe mencionar que estos estratos son los que presentan mayor variación en cuanto a color y granulometría con respecto a su ubicación geográfica dentro de la cuenca (Garrido, 2010, 2011).

Formación Bajo de la Carpa (Herrero Ducloux, en Fossa Mancini *et al.*, 1938). Estos autores definieron esta unidad bajo el nombre de “Estratos del Bajo de la Carpa”, modificado un año después como “Grupo Bajo de la Carpa”. Ramos (1981) nuevamente rejerarquizó esta unidad como “formación”. Su localidad tipo se encuentra ubicada en el paraje epónimo (38° 47' 58" S, 68° 30' 05" O), situado aproximadamente a 40 km al noroeste de la ciudad de Neuquén y a 7 km al noroeste del yacimiento hidrocarburífero Agua del Cajón.

Litológicamente, esta unidad se encuentra conformada por una sucesión de depósitos continentales predominantemente psamíticos, con intercalaciones pequeñas de pelitas. Las psamitas se encuentran conformadas por areniscas cuarzolíticas, con una matriz escasa y un cemento carbonático débil. Debido a la presencia de elementos férricos, el color típico observado para estos depósitos es amarillento a rojizo. En cuanto a las pelitas, estas se encuentran integradas por fangolitas rojizas poco consolidadas, limos arenosos de tonalidades gris-verdoso y verde-amarillento, finamente laminados y en ocasiones acompañado por láminas delgadas de yeso (ver Garrido, 2010, 2011).

Los estratos de esta unidad han aportado números ejemplares fósiles, la mayoría provenientes de la zona de las bardas de la ciudad de Neuquén. Entre los dinosaurios

terópodos se encuentran representados los alvarezsáuridos, abelisáuridos y megaraptores, como *Achillesaurus manazzoni* (Martinelli y Vera, 2007), *Alvarezsaurus calvoi* (Bonaparte, 1991), *Velocisaurus unicus* (Bonaparte, 1991; Brisson Egli *et al.*, 2016), *Viavenator exxonei* (Filippi *et al.*, 2016) y *Tratayenia rosalesi* (Porfiri *et al.*, 2018). En cuanto a los dinosaurios saurópodos, sólo se encuentran representados por los ejemplares holotípicos de *Bonitasaura salgadoi* (Apesteguía, 2004) y *Traukutitan eocaudata* (Juárez Valieri y Calvo, 2011). Entre los restos de aves enanthiornites se encuentra *Neuquenornis volans* (Bonaparte, 1991) y *Patagopteryx deferrariisi* (Alvarenga y Bonaparte, 1992).

En cuanto a los restos de cocodrilos, estos se encuentran representados por las especies *Notosuchus terrestris* (Smith-Woodward, 1896), *Cynodontosuchus rothi* (Smith-Woodward, 1896), *Comahuesuchus brachybuccalis* (Bonaparte, 1991), *Peirosaurus tormini* (Gasparini *et al.*, 1991), *Neuquensuchus universitas* (Fiorelli y Calvo, 2007) y *Wargosuchus australis* (Martinelli y Pais, 2008). Entre las serpientes se halla *Dinilysia patagonica* (Smith-Woodward, 1901), mientras que los quéelidos son bastante escasos.

Para esta unidad también se citan restos de dipnoos, pequeños huevos fósiles asignados a cocodrilos, restos de aves enanthiornites y fragmentos de huevos de dinosaurios saurópodos (Gazzera y Calvo, 1991; Calvo *et al.*, 1997; Schweitzer *et al.*, 2002; Garrido y Calvo, 2004; Apesteguía *et al.*, 2007).

La Formación Bajo de la Carpa muestra una marcada variación lateral de facies, que van desde depósitos de dominio fluvial hasta niveles de planicie de inundación distal (ver Garrido, 2010, 2011). En cuanto a la edad, tradicionalmente se la asignaba al intervalo Coniciano-Campaniano temprano, aunque actualmente es atribuida al Santoniano (ver Garrido, 2010, 2011).

2.2.4 Tercera etapa de relleno de la Cuenca Neuquina: acumulaciones correspondientes al Grupo Malargüe

Como se mencionó anteriormente, durante el Cretácico Tardío una nueva actividad tectónica reactivó la última etapa de depositación de la Cuenca Neuquina. El Grupo Malargüe involucra depósitos continentales y marinos depositados en el intervalo

Campaniano-Paleoceno, alcanzando un espesor de aproximadamente 450 metros (Lagarreta y Uliana, 1999; Rodríguez, 2011).

En este contexto, las facies marinas atestiguan la primera transgresión atlántica ocurrida durante el Maastrichtiano-Daniano, estableciendo una profunda bahía alargada en sentido NNO-SSE, la cual se encuentra vinculada a un ascenso eustático. De esta manera, grandes áreas de la Patagonia estuvieron cubiertas por un mar epicontinental somero (Windhausen, 1926; Wichmann, 1927; Bertels, 1979; Uliana y Dellapé, 1981; Uliana y Biddle, 1988; Barrio, 1990).

La base de este grupo se encuentra dada por una discordancia de tipo regional, denominada Huantráiquica o Intracampaniana, y su techo por una superficie erosiva que lo separa de las unidades cenozoicas suprayacentes (Méndez *et al.*, 1995; Leanza, 2009; Rodríguez, 2011). Esta sucesión de depósitos presenta diferencias en su desarrollo entre los sectores occidental y oriental de la cuenca. Dichas diferencias se vinculan a la fuerte asimetría en el espesor de sus depósitos, a la mayor o menor distancia a las fuentes de aportes de detritos, y a la presencia o ausencia de facies marinas de plataforma externa (Rodríguez, 2011).

Formación Allen (Roll, 1939). Esta formación se encuentra ubicada en la base del Grupo Malargüe, separada del subyacente Grupo Neuquén por una discordancia erosiva (Andreis *et al.*, 1974; Hugo y Leanza, 2001). La misma es portadora de restos fósiles de suma importancia a nivel mundial (Casamiquela, 1964; Bonaparte *et al.*, 1984; Albino, 1986; Bonaparte, 1987; Powell, 1992; Salgado y Coria, 1996; Salgado y Azpilicueta, 2000; Coria, 2001; de la Fuente *et al.*, 2001; Martinelli y Forasiepi, 2004; Coria y Salgado, 2005; Coria *et al.*, 2007; Salgado *et al.*, 2007a, b). La edad de la Formación Allen, establecida sobre la base del análisis de ostrácodos (Ballent, 1980), ha sido restringida al Campaniano medio-Maastrichtiano temprano.

Según Hugo y Leanza (2001), la Formación Allen se encuentra representada por areniscas, arcilitas, yeso y calizas estromatolíticas. Para la región de Cinco Saltos-Lago Pellegrini se han reconocido tres miembros o unidades bien diferenciadas: una inferior psamítica, otra intermedia constituida por pelitas y limolitas grisáceas-verdosas, y otra

unidad superior caracterizada por la presencia de pelitas, yeso, calizas y calizas estromatolíticas (Hugo y Leanza, 2001). En la región de Salitral de Santa Rosa-Salinas de Trapalcó y en Salitral Ojo de Agua, la Formación Allen está compuesta por una gruesa sucesión de areniscas y fangolitas con intercalaciones de evaporitas, en donde se reconocen dos subunidades. La inferior, que comprende depósitos arenosos de grano fino con capas fangosas subordinadas y niveles evaporíticos delgados, y la superior, una gruesa sucesión de depósitos pelíticos, con intercalaciones de limolitas ricas en ostrácodos, y niveles arenosos (Salgado *et al.*, 2007b).

Estudios recientes en la región de Paso Córdoba han permitido inferir que en esta área aflora el miembro inferior de esta unidad, comenzando con una alternancia de areniscas de grano mediano a fino y limolitas bastantes blandas y friables en general, pero que se distinguen por su estratificación de tipo planar. Hacia arriba el perfil se continua con un desarrollo de las informalmente denominadas Areniscas del Peñón, consistente en una megaestructura sedimentaria derivada de un gran paleocauce en el que se reconocen areniscas rojas con barras de acreción lateral (Hugo y Leanza, 2001; Armas y Sánchez, 2013; Paz *et al.*, 2014). Siempre en el área de Paso Córdoba, el espesor parcial de la Formación Allen fue estimado en el orden de 50 m, dado que el miembro o unidad superior se encuentra erosionado. Por encima de los niveles de la Formación Allen, y separada de ésta por una discordancia, se encuentra la Formación Chichinales, miocena (Rodríguez, 2011; Paz *et al.*, 2014).

Recientemente, Armas y Sánchez (2011) llevaron adelante un análisis completo y detallado de las formaciones Anacleto y Allen, interpretando a la primera como un ambiente lacustre y a la segunda como un ambiente eólico. Sin embargo, Paz *et al.* (2014) propusieron una interpretación diferente, asociando a la Formación Anacleto con facies lacustres y a la Formación Allen con facies de dunas e interdunas húmedas y secas. Estos autores afirman que las facies lacustres pasan en transición a facies eólicas, indicando la aridización del sistema. Esta aridización se acentúa hacia el tope de la sucesión, donde se observan dunas de hasta 10 m de potencia, con abundantes marcas de raíces e icnofacies de *Entradichnus*. Cabe mencionar que, si bien estos autores llegaron a conclusiones que

difieren de las de Hugo y Leanza (2001), su análisis se basa en 12 perfiles que detallan minuciosamente, sin mencionar otros estudios abordados.

Los estratos de esta unidad han brindado una gran diversidad de tetrápodos continentales, con un dominio de los dinosaurios terópodos (Casamiquela, 1964; Bonaparte *et al.*, 1984; Albino, 1986; Bonaparte, 1987; Powell, 1992; Salgado y Coria, 1996; Salgado y Azpilicueta, 2000; Coria, 2001; Fuente *et al.*, 2001; Martinelli y Forasiepi, 2004; Coria y Salgado, 2005; Coria, 2007; Salgado *et al.*, 2007ab; Novas *et al.*, 2009; Salgado *et al.*, 2009; Agnolin *et al.*, 2012). Estos últimos, se encuentran representados por al menos cuatro clados, es decir, Abelisauridae, Alvarezsauridae, Dromaeosauridae y un tetanuro indeterminado (Coria, 2001; Coria y Salgado, 2005; Juárez Valieri *et al.*, 2007; Novas *et al.*, 2009; Salgado *et al.*, 2009; Agnolin *et al.*, 2012; Currie y Carabajal, 2012). Los Abelisauridae se conocen actualmente a partir de tres taxones, a saber, *Abelisaurus comahuensis* (Bonaparte y Novas, 1985), *Quilmesaurus curriei* (Coria, 2001; Juárez Valieri *et al.*, 2007) y *Niebla antiqua* (Aranciaga Rolando *et al.*, 2021). En cuanto a los Alvarezsauridae, fueron reportados por Salgado *et al.* (2009), y posteriormente, algunos de estos materiales fueron referidos a la nueva especie *Bonapartenykus ultimus* (Agnolin *et al.*, 2012). Entre los Dromaeosauridae, solo se conoce el unenlagiinae *Austroraptor cabazai* a partir de dos especímenes procedentes de la localidad de Bajo Santa Rosa, provincia de Río Negro (Novas *et al.*, 2009; Currie y Carabajal, 2012).

En el año 2004, Martinelli y Forasiepi describieron una gran cantidad de restos de vertebrados provenientes de la localidad de Bajo Santa Rosa, entre los cuales se cuenta con un diente aislado que fue asignado a un terópodo carcharodontosáurido en base a la presencia de arrugas en el esmalte dentario. Sin embargo, esta corona no pertenece a un terópodo carcharodontosáurido basado en su morfología y distribución estratigráfica (ver Meso *et al.*, 2021b). Un año más tarde, Coria y Salgado (2005) publicaron una serie de restos fragmentarios procedentes de Salitral Moreno, tanto craneanos como postcraneanos, asignándolos a tetanuros indeterminados de tamaño pequeño a mediano.

CAPÍTULO III

MATERIALES Y MÉTODOS

A continuación, se detallarán los distintos materiales analizados y los repositorios en donde se encuentran, aclarando en cada caso si han sido observados de primera mano, a partir de calcos 3D, de fotografías o de la bibliografía. Asimismo, también se especificará en esta sección la metodología utilizada en cada capítulo. En el caso particular de los capítulos sobre filogenia, difracción de rayos X y aspectos paleobiológicos (Capítulos V, VI y VII), los materiales utilizados y la metodología empleada son especificados en esos mismos capítulos.

3.1. Descripción anatómica

Para la descripción de los materiales y el análisis de los caracteres, se optó por utilizar la terminología aviana (*i.e.*, Gauthier, 1986; Baumel y Witmer, 1993; Clark, 1993). En el caso particular de las descripciones anatómicas de las vértebras se utilizó la terminología propuesta por Wilson (1999), Wilson *et al.* (2011) y Wilson (2012). Dicha terminología se aplica a las diferentes láminas y fosas del arco neural y centro vertebral. Este sistema de nomenclatura utiliza puntos de referencia entre los que se extienden las láminas óseas. Las fosas, a su vez, se encuentran delimitadas por las láminas y por los puntos de referencia. Entonces, se consideran puntos de referencia aquellas estructuras que son constantes en las vértebras (espina neural, postzigapófisis, prezigapófisis, etc.). En este sentido, los diferentes nombres de las láminas y de las fosas derivan de los puntos de referencia que conectan o que delimitan los mismos.

En cuanto a la descripción de cada elemento vertebral, se hizo referencia a la región que ocupan dentro de la secuencia (*i.e.*, cervical anterior, media o posterior, dorsal anterior, media o posterior, vértebras sacras anteriores, medias o posteriores, caudales anteriores, medias o posteriores). Tal como señala Brochu (2003), a pesar de que esta división es arbitraria, es muy útil para la ubicación topográfica al momento de describir rasgos anatómicos generales, con mayor énfasis en el análisis de caracteres. Además, se utilizaron los términos “craneal” y “caudal”, en lugar de “anterior” y “posterior” en el caso de

elementos poscraneales, mientras que en el caso de elementos craneanos se utilizaron los términos “rostral” y “caudal”. Con el fin de evitar confusiones se hicieron excepciones: por ejemplo, en lugar de utilizar “vértebras cervicales caudales”, se utilizará “vértebras cervicales posteriores”.

En cuanto a la escápula, se tomó la orientación que se asume habría tenido en vida, es decir, oblicua con respecto al plano sagital.

3.2. Imágenes

Las fotos que ilustran el presente trabajo de tesis han sido tomadas por el autor, a excepción de aquellos especímenes que no pudieron ser observados de primera mano, de los cuales se logró conseguir fotografías facilitadas por distintos científicos que se nombran más adelante (*i.e.*, **3.3.2**, **3.3.3** y **3.3.4**). Las fotografías fueron tratadas con Photoshop CC Versión 2018, utilizando diferentes filtros del paquete Nik Collection. Posteriormente fueron trabajadas con Adobe Illustrator CC Versión 2018. Los dibujos lineales fueron realizados sobre las fotos digitales, utilizando una tableta digitalizadora XP-PEN Star 03 (10x6).

3.3. Materiales consultados y repositorios donde están alojados

3.3.1 Especímenes de alvarezsáuridos de Argentina examinados

En cada una de las descripciones realizadas se detallan los materiales que forman parte de cada uno de los especímenes. En cuanto a la descripción anatómica de los distintos taxones se siguió un orden de acuerdo con la antigüedad estratigráfica de cada uno. Esta descripción osteológica se encuentra acompañada de láminas ilustrativas de los distintos elementos, señalando las principales estructuras. Los distintos especímenes examinados para el desarrollo de esta tesis son:

Patagonykus puertai. Museo “Carmen Funes”, Plaza Huinul, Neuquén, holotipo MCF PVPH 37 (Turoniano superior-Coniaciano inferior). Museo “Carmen Funes”, Plaza Huinul, Neuquén, material referido MCF PVPH 102 (Turoniano superior-Coniaciano inferior?).

Achillesaurus manazzonei. Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina, holotipo MACN-PV-RN 1116 (Santoniano).

Alvarezsaurus calvoi. Museo de la Universidad del Comahue, Centro Paleontológico “Lago Barreales”, Neuquén, holotipo MUCPv 54 (Santoniano).

Alvarezsauridae indet. Museo Patagónico de Ciencias Naturales “Juan Carlos Salgado”, General Roca, Río Negro, material MPCN-PV 738 (Campaniano medio-Maastrichtiano inferior).

Bonapartenykus ultimus. Museo Provincial “Carlos Ameghino”, Cipolletti, Río Negro, holotipo MPCA-PV 1290 (Campaniano medio-Maastrichtiano inferior). Museo Provincial “Carlos Ameghino”, Cipolletti, Río Negro.

3.3.2. Especímenes estudiados de primera mano para las comparaciones anatómicas

Para efectuar las comparaciones anatómicas se revisaron varios ejemplares disponibles de taxones pertenecientes a Theropoda. Algunos de ellos han sido seleccionados como taxones terminales en el análisis filogenético. Con respecto a los especímenes examinados y que no han sido seleccionados como taxones terminales, los mismos son mencionados en la descripción comparativa. A continuación, se detallan los nombres de los taxones estudiados, y el número de colección:

Alnashetri cerropoliciencis. MPCA-PV 477 (holotipo).

Mononykus olecranus. MPC 107/6 (Réplica del holotipo depositada en Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”).

Shuvuuia deserti. MPC 100/975 (Réplica del holotipo depositada en Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”).

Buitreraptor gonzalezorum. MPCA-PV 245 (holotipo), MPCA-PV 238, MPCA-PV 471, y MPCA-PV 478 (materiales referidos).

Unenlagia comahuensis. MCF PVPH 78 (holotipo).

Unenlagia paynemili. MUCPv 349 (holotipo), MUCPv 343, MUCPv 409, MUCPv 415, MUCPv 416 y MUCPv 1066 (materiales referidos).

Neuquenraptor argentinus. MCF PVPH 77 (holotipo).

Pamparaptor micros. MUCPv 1163 (holotipo).

Megaraptor namunhuaiquii. MUCPv 595 (especimen referido).

Bicentenario argentina. MPCA 865 (holotipo), MPCA 866 (material referido).

3.3.3. Especímenes examinados a partir de fotografías

Con el objetivo de realizar comparaciones con distintos grupos de terópodos, con énfasis en los coelurosaurios, se han recabado fotografías de distintos taxones brindadas por diferentes científicos. A continuación, se detallan dichos especímenes:

Shuvuuia deserti. MPC 100/99, MPC 100/977, MPC 100/1001, MPC 100/975, MPC 100/1305.

Mononykus olecranus. MPC 107/6 (holotipo).

Kol ghuva. IGM 100/2011 (holotipo).

Haplocheirus sollers. IVPP V15988 (holotipo).

Tanycolagreus topwilsoni. TPII 2000-09-29 (holotipo).

Ornitholestes hermanni. AMNH 619 (holotipo).

Deinonychus antirrhopus. YPM VP 005210, YPM VP 005232, YPM VP 005204, YPM VP 005201, YPM VP 005244, YPM VP 005203, YPM VP 005206, YPM VP 005208, YPM VP 005209, YPM VP 005213, YPM VP 005214, YPM VP 005215, YPM VP 005217, YPM VP 005220, YPM VP 005236, YPM VP 005235, YPM VP 005238, YPM VP 005226, YPM VP 005205, YPM VP 005217, YPM VP 005538, YPM VP 53258 (réplica).

Compsognathus longipes. AMNH FR 5131 (replica).

Coelurus fragilis. YPM 2010 (holotipo).

Xiyunykus pengi. IVPP V22783 (holotipo).

Bannykus zhangi. IVPP V25026 (holotipo).

Aorun zhaoi. IVPP V15709 (holotipo).

Tugulusaurus fáciles. IVPP V4025 (holotipo).

Shishugounykus inexpectus. IVPP V23567 (holotipo).

3.3.4. Especímenes de alvarezsaurios examinados a partir de la bibliografía:

Con el objetivo de brindar una detallada comparación anatómica de los distintos ejemplares estudiados en este trabajo, se realizó una comparación exhaustiva con diferentes taxones que conforman el gran grupo Coelurosauria. A continuación, se detallan los especímenes mencionados:

Tugulusaurus fáciles. IVPP V4025 (holotipo).

Heptasteornis andrewsi. BMNH A4359 (holotipo).

Mononykus olecranus. IGM 107/ 6 (holotipo).

Parvicursor remotus. PIN 4487/25 (holotipo).

Shuvuuia deserti. MPC 100/99, MPC 100/977, MPC 100/1001, MPC 100/975, MPC 100/1305 (holotipo, paratipo y materiales referidos).

Albertonykus borealis. TMP 2001.45.91, TMP 99.50.110, TMP 2000.45.8, TMP 2000.45.12, TMP 2000.45.31, TMP 2000.45.61, TMP 2000.45.85, TMP 2000.45.86, TMP 2000.45.97, TMP 2000.45.98, TMP 2003.45.51, TMP 2003.45.52, TMP 2003.58.8, UALVP 48636 (holotipo y materiales referidos).

Ceratonykus oculatus. MPC 100/124 (holotipo).

Kol ghuva. IGM 100/2011 (holotipo).

Haplocheirus sollers. IVPP V15988 (holotipo).

Xixianykus zhangi. XMDFEC V0011 (holotipo).

Albinykus baatar. IGM 100/3004 (holotipo).

Linhenykus monodactylus. IVPP V17608, IVPP V18190 (holotipo y materiales referidos).

Alnashetri cerropoliciensis. MPCA-PV 377, MPCA-PV 477 (holotipo y materiales referidos).

Aorun zhaoi. IVPP V18190 (holotipo).

Qiupanykus zhangi. 41HIII-0101 (holotipo).

Xiyunykus pengi. IVPP V22783 (holotipo).

Bannykus zhangi. IVPP V25026 (holotipo).

Shishugounykus inexactus. IVPP V23567 (holotipo).

Nemegtomykus citus. Material no mencionado (holotipo).

cf. Mononykus sp. MPC-D 100/2006 (especimen referido).

Alvarezsauridae indet. ZIN PH 2441/2446 (especímenes referidos).

Trierarchuncus prairiensis. MOR 6622 (holotipo), BDM 001, MOR 3098, MOR 2920, BDM 002, UCMP 154584, MOR 10889, DDM1682.32 (especímenes referidos).

Khulsanurus magnificus. PIN 4487/27 (Holotipo).

3.4. Metodología utilizada para las comparaciones entre los diferentes taxones

Las comparaciones anatómicas entre los taxones analizados y los distintos grupos de terópodos fueron incluidas en la descripción de los elementos.

3.5. Medidas utilizadas

Se han tomado distintas mediciones de elementos craneales y postcraneales. En el caso de los elementos craneales de *Patagonykus puertai*, algunas medidas fueron tomadas directamente de los materiales preservados, y otras fueron estimadas. Para el caso de los elementos largos del postcráneo, se ha utilizado la misma metodología, mientras que para las vértebras se han tomado: longitud del centro vertebral, ancho del cuerpo vertebral,

altura del cuerpo vertebral, longitud del arco neural, ancho del arco neural, altura del arco neural, longitud de las parapófisis, ancho de las parapófisis, altura de las parapófisis, longitud de las diapófisis, ancho de las diapófisis, altura de las diapófisis, longitud de los procesos transversos, ancho de los procesos transversos, altura de los procesos transversos, longitud de las espinas neurales, ancho de las espinas neurales y altura de las espinas neurales.

Las medidas se tomaron con un calibre digital de acero inoxidable de 150 mm (6 "), con una precisión de 0,01 mm.

3.6. Láminas y fosas vertebrales estudiadas

Las láminas y fosas vertebrales que han sido identificadas durante el análisis de los taxones aquí estudiados se detallan en los pies de cada imagen, así como también diferentes estructuras identificadas, a fines de no generar dificultades al lector.

3.7. Abreviaturas institucionales

AM. Albany Museum, Grahamstown, Sudáfrica.

AMNH FR. American Museum of Natural History, colección de fósiles de reptiles, Nueva York, Estados Unidos.

ANSP. Academy of Natural Sciences, Filadelfia, Estados Unidos.

AzMNH. Arizona Museum of Natural History, Mesa, Arizona, Estados Unidos.

BMNH. Natural History Museum, Londres, Reino Unido.

BPM. Beipiao Paleontological Museum, Liaoning, China.

BSP. Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, Munich, Alemania.

BSPG. Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich, Alemania.

BYU VP. Brigham Young University, Provo, Utah, Estados Unidos.

CAGS-IG. Institute of Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, Beijing; China.

CePaLB. Centro Paleontológico “Lago Barreales”, Neuquén, Argentina.

CEUM. College of Eastern Utah, Price, Utah, Estados Unidos.

CM. Carnegie Museum, Pittsburgh, Estados Unidos.

EME. Transylvanian Museum Society, Department of Natural Sciences, Cluj-Napoca, Rumania.

FGGUB. Faculty of Geology and Geophysics, University of Bucharest, Rumania.

FMNH. Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos.

FPDM. Fukui Prefectural Dinosaur Museum, Katsuyama, Japón.

FRDC. Fossil Research and Development Center of the Third Geology and Mineral Resources Exploration Academy of Gansu Province, Lanzhou, China.

FRDC. Research and Development Center, Third Geology and Mineral Resources Exploration Academy, Gansu Provincial Bureau of Geo-Exploration and Mineral Development in Lanzhou, China.

FRDC-GS. Fossil Research and Development Center, Gansu Bureau of Geology and Mineral Resources Exploration, Lanzhou, China.

GI. Geological Institute, Ulaanbaatar, Mongolia.

GIN. Institute of Geology, Mongolian Academy of Sciences, Ulaan Bataar, Mongolia.

GIN. Paleontological Center of Mongolia, Ulaan Bataar, Mongolia.

GMV. China National Geological Museum, Beijing, China.

GMV. Geological Museum of China, Beijing, China.

GMV. National Geological Museum of China, Beijing, China.

HG. Paleontological Center, Bohai University, Jinzhou City, China.

HGM. Henan Geological Museum, Henan, China.

HGM. Henan Geological Museum, Zhengzhou, Henan, China.

HMN. Museum für Naturkunde, Berlín, Alemania.

IGM. Mongolian Institute of Geology, Ulaan Bataar, Mongolia.

IVPP. Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing, China.

JME. Jura Museum Eichstätt, Eichstätt, Alemania.

JMP. Jinzhou Museum of Paleontology, Jinzhou, Liaoning, China.

L H. Long Hao Geologic Paleontological Research Center, Department of Land and Resources, Hohhot, China.

L H. Long Hao Institute of Geology and Paleontology, Hohhot, Inner Mongolia, China.

LH. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, España.

MACN. Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

MCF PVPH. Museo “Carmen Funes”, colección de paleontología de vertebrados, Plaza Huinca, Neuquén, Argentina.

MDE. Musée des Dinosauriens, Espéraza, Francia.

MIWG. Museum of the Isle Wight Geology, Sandown, Isle of Wight, Reino Unido.

MML. Museo Paleontológico de Lamarque, Río Negro, Argentina.

MNHN. Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris, Francia.

MNU. Mongolian National University, Ulán Bator, Mongolia.

MOR. Museum of the Rockies, Bozeman, Montana, Estados Unidos.

MPC. Mongolian Paleontological Center, Ulaanbaatar, Mongolia.

MPCA-PV. Museo Provincial “Carlos Ameghino”, colección de paleontología de vertebrados, Cipolletti, Río Negro, Argentina.

MPCN. Museo Patagónico de Ciencias Naturales “Juan Carlos Salgado”, General Roca, Río Negro, Argentina.

MPD. Mongolian Paleontology Dinosaur, Paleontological Center of Mongolia, Ulaan Baatar, Mongolia.

MUCPv. Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue, colección de paleontología de vertebrados, Neuquén, Argentina.

NGMC. National Geological Museum of China, Beijing, China.

NMMNH. New Mexico Museum of Natural History and Science, Albuquerque, Estados Unidos.

OMNH. Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma, Estados Unidos.

OUMNH. Oxford University Museum of Natural History, Oxford, Reino Unido.

PIN. Paleontological Institute Moscow, Moscú, Rusia.

PVL. Paleontología de Vertebrados, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

RMM. Red Mountain Museum (collection curated at the McWane Center), Birmingham, Inglaterra.

SMP. State Museum of Pennsylvania, Harrisburg, Pennsylvania, Estado Unidos.

TMM. Texas Memorial Museum, Austin, Estados Unidos.

TMP. Royal Tyrell Museum of Paleontology, Alberta, Canadá.

UA. University of Antananarivo, Antananarivo, Madagascar.

UALVP. University of Alberta Laboratory for Vertebrate Palaeontology, Edmonton, Canadá.

UCMP. University of California Museum of Paleontology, Berkeley, Estados Unidos.

UCMZ. Museum of Zoology, University of Calgary, Calgary, Alberta, Canadá.

UMNH. Utah Museum of Natural History, Salt Lake City, Utah, Estados Unidos.

UMNH-VP. Utah Museum of Natural History, Utah Museum of Natural History Vertebrate Paleontology, Salt Lake City, Utah, Estados Unidos.

USNM. United States National Museum, Washington D.C., Estados Unidos.

WDC. Wyoming Dinosaur Center, Thermopolis, Wyoming, Estados Unidos.

XMDFEC. Xixia Museum of Dinosaur Fossil Eggs of China, Xixia, China.

YFGP. Yizhou Fossil and Geology Park, Yizhou, China.

YPM. Yale Peabody Museum, New Haven, Connecticut, Estados Unidos.

ZIN PH. Institute of Zoology of the Russian Academy of Sciences in St. Petersburg, Rusia.

ZPAL. Instytut Paleobiologii PAN, Warszawa, Polonia.

CAPÍTULO IV

DESCRIPCIONES ANATÓMICAS

4.1. Osteología de *Patagonykus puertai*

4.1.1. Paleontología Sistemática

Theropoda Marsh, 1881

Coelurosauria Huene, 1920

Alvarezsauria Bonaparte, 1991

Alvarezsauridae Bonaparte, 1991

Patagonykinae Agnolin, Powell, Novas, Kundrát, 2012

Patagonykus puertai Novas, 1996

4.1.2. Material

Holotipo (MCF-PVPH-37): vértebra dorsal media; vértebra dorsal posterior parcialmente completa; arco neural de una vértebra dorsal indeterminada; cuatro vértebras sacras fusionadas y articuladas; cuatro vértebras caudales, dos proximales y dos distales; ambos coracoides parcialmente completos; ambos húmeros representados por sus extremos proximales y distales; porción proximal de la ulna derecha y distal de la ulna izquierda; porción proximal de radio derecho; carpometacarpo derecho; falange manual II-1 y II-2 derecha; pedúnculo púbico del ilion derecho, y la región acetabular del izquierdo; pubis derecho (originalmente como porción proximal del izquierdo y la mayor parte del eje y el extremo distal del derecho); fragmentos proximales del isquion izquierdo y derecho; porciones proximal y distal del fémur derecho y la distal del izquierdo; extremo proximal y distal de ambas tibias; porción proximal de la fíbula derecha; porciones proximales del metatarsal derecho II y III articulado con el tarsal distal III; seis falanges pedales.

Material referido (s-n): Fragmento de un escamoso izquierdo articulado con un postorbital parcial; ambos frontales articulados con un fragmento de prefrontal y nasal derecho;

fragmento del angular derecho; fragmento de dentario izquierdo; porción proximal de radio izquierdo; dos falanges pedales.

4.1.3. Localidad y horizonte

Los materiales estudiados provienen de la Sierra del Portezuelo, y a su vez, de sedimentos correspondientes a la Formación Portezuelo (ver Marco geográfico y geológico).

4.1.4. Reseña histórica

Durante 1990 y 1991, Novas y su equipo llevaron adelante una serie de trabajos de campos en Sierra del Portezuelo (ver Marco geográfico y geológico), precisamente en afloramientos correspondientes a la Formación Portezuelo, que permitieron aumentar la diversidad taxonómica y arrojar luz sobre la historia evolutiva y paleobiogeográfica de Alvarezsauridae.

4.1.5. Diagnósis original

Terópodo aviano caracterizado por presentar las siguientes autapomorfías: vértebras dorsales con postzigapófisis curvadas ventralmente en su margen lateral, en forma de lengua; vértebras dorsales, sacras y caudales con un tubérculo o bulto en la base caudal del arco neural; faceta articular humeral del coracoides transversalmente estrecha; tuberosidad interna del húmero en forma subcilíndrica, siendo más ancha en su extremo que en su base, entepicóndilo humeral en forma cónico y proyectado fuertemente en sentido medial; falange pre-ungueal II-1 con un proceso ventral en forma de gancho que se proyecta desde la esquina ventrolateral; tubérculo ectocondilar del fémur en forma rectangular en vista distal.

4.1.6. Diagnósis revisada de *Patagonykus puertai*

Terópodo alvarezsáurido caracterizado por las siguientes autapomorfías (marcadas con un asterisco aquellas obtenidas en el análisis filogenético): vértebras dorsales con postzigapófisis curvadas ventralmente en su margen lateral, en forma de lengua; vértebras dorsales y sacras con un tubérculo o protuberancia en la base caudal del arco neural; faceta articular humeral del coracoides transversalmente estrecho; tuberosidad interna del húmero

en forma subcilíndrica, siendo más ancha en su extremo que en su base, entepicóndilo humeral en forma cónico y proyectado fuertemente en sentido medial; radio con dos facetas proximocaudales para la articulación con la ulna; falange pre-ungueal II-1 con un proceso ventral en forma de gancho que se proyecta desde la esquina ventrolateral; pubis orientado vertical a moderadamente posterior (*); tubérculo ectocondilar del fémur en forma rectangular en vista distal; fosa inter-trocantérica ancha y profunda en la superficie medial del fémur.

4.1.7. Descripción de *Patagonykus puertai*

4.1.7.1. CRÁNEO

4.1.7.1.1. Postorbital y escamoso

En el material de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) se halló un fragmento de escamoso en articulación con el postorbital originalmente no identificado por Novas (1996) (Fig. IV.1). El escamoso es triangular, presumiblemente inclinado ventrolateralmente (Fig. IV.1) como sucede en *Shuvuuia* (MPC 100/977 y MPC 100/1001). La proyección anterior se comprime anteromedialmente y se proyecta anteromedialmente (Fig. IV.1), y contacta con el postorbital a través de una sutura sigmoidea (Fig. IV.1). Anteroventralmente, el proceso cuadradoyugal es corto y robusto, asemejándose a *Shuvuuia* y *Ceratonykus* (Dufeu, 2003; Alifanov y Barsbold, 2009), pero es dorsoventralmente plano como sucede en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2014).

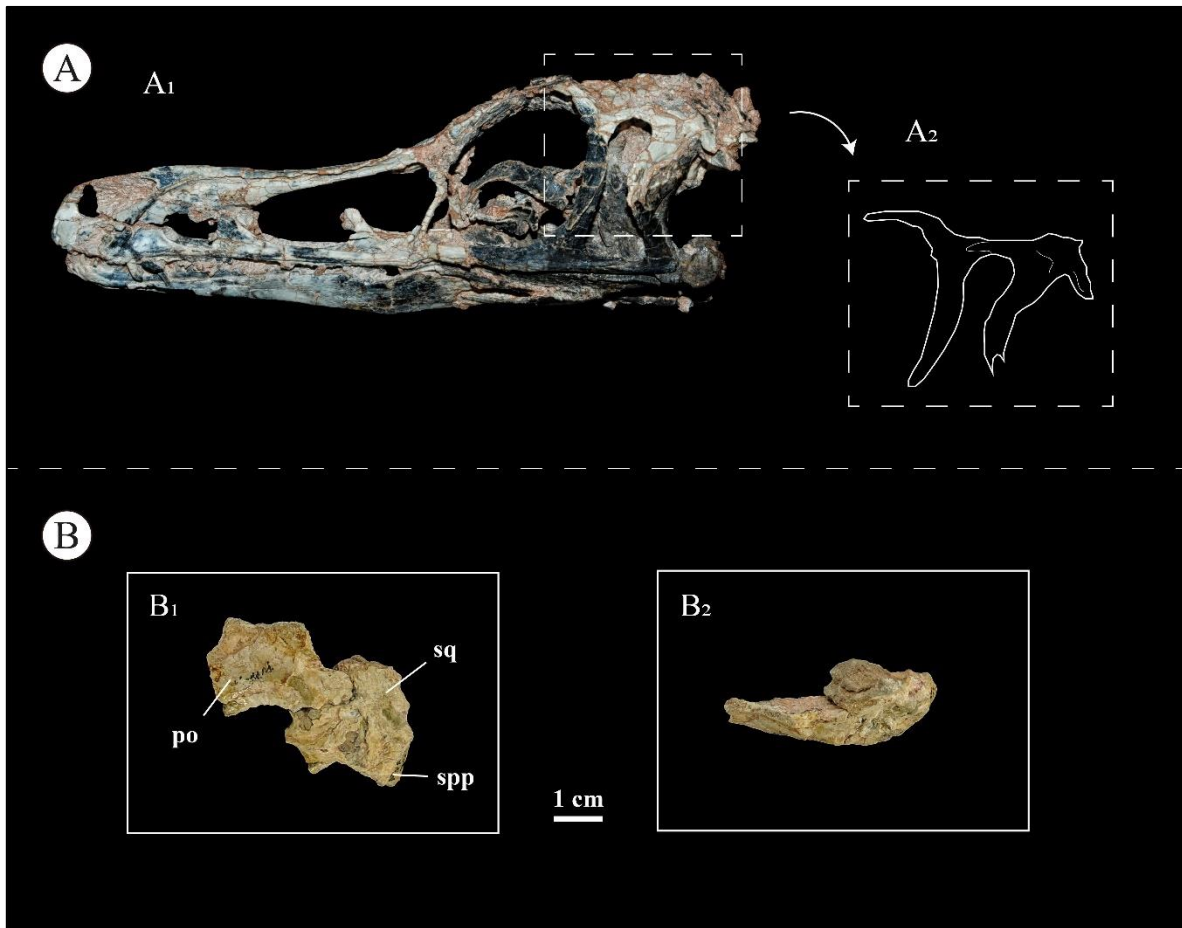


Figura IV.1. Fragmento izquierdo de postorbital y escamoso articulado de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A₁, cráneo de *Haplocheirus* (IVPP V15988) en vista lateral izquierdo; A₂, redibujo del postorbital y escamoso en articulación de *Haplocheirus* (IVPP V15988); B₁, fragmento izquierdo de postorbital y escamoso articulado de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) en vista lateral izquierdo; B₂, fragmento izquierdo de postorbital y escamoso articulado de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) en vista dorsal. Abreviaturas: po, postorbital; sq, escamoso; spp, proceso paroccipital del escamoso. Escala equivalente a 1 cm.

4.1.7.1.2. Frontal, prefrontal y nasal

Entre el material estudiado, se conservan ambos frontales parcialmente completos que se encuentran en articulación con un fragmento del prefrontal y nasal derecho (Fig. IV.2). Los frontales son más largos que anchos, con una sutura interfrontal simple (Fig. IV.2), sin la compleja interdigitación observada en *Shuvuuia* y *Ceratonykus* (Dufeu, 2003; Alifanov y Barsbold, 2009). En el extremo rostral, los frontales muestran un contacto corto y

transversal con la nasal, similar a la condición presente en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2014). Laterorostralmente, el frontal tiene un largo contacto con el prefrontal, como se observa en *Shuvuuia* (MPC 100/1001) y *Ceratonykus* (MPC 100/124).

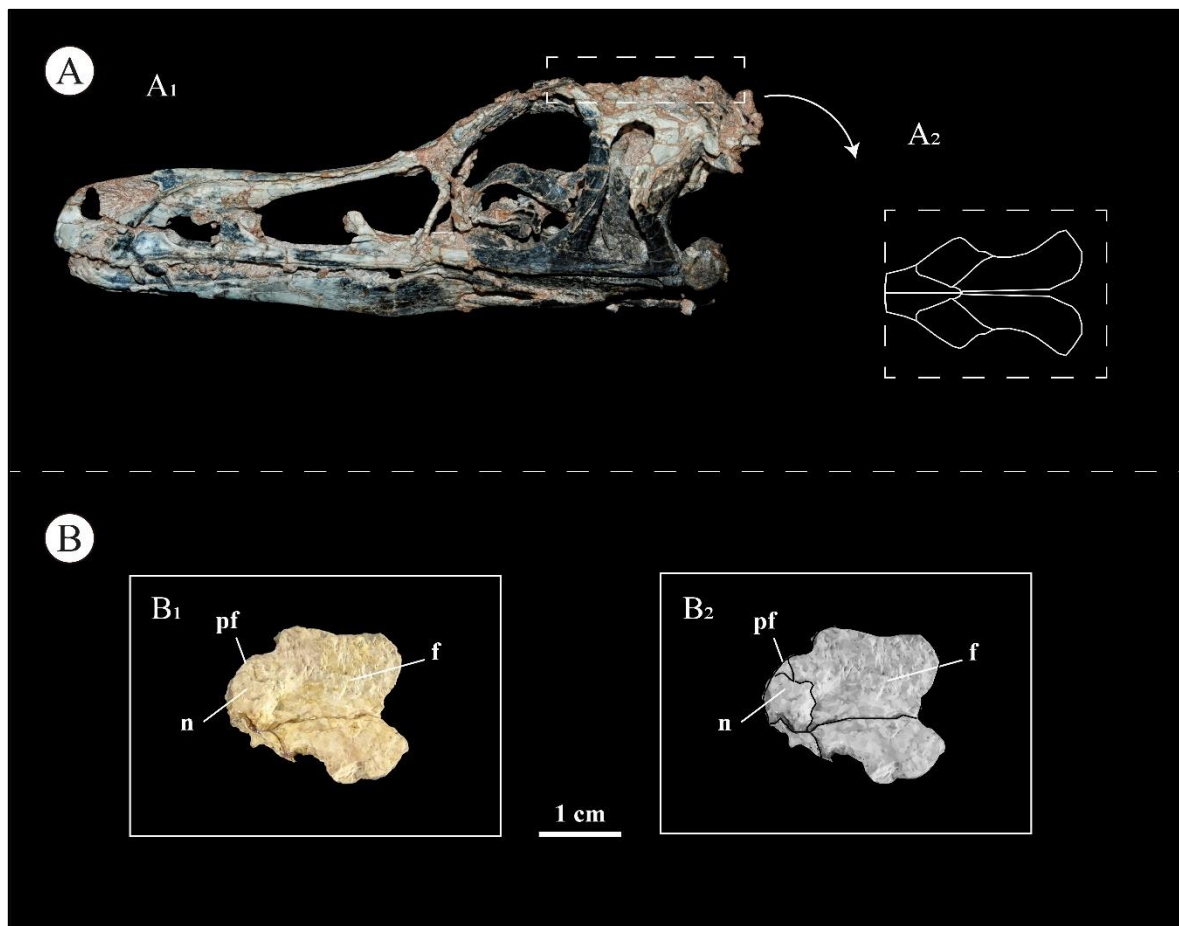


Figura IV.2. Ambos frontales articulados con el prefrontal y nasal derechos de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A₁, cráneo de *Haplocheirus* (IVPP V15988) en vista lateral izquierdo; A₂, redibujo de ambos frontales articulados con los nasales y los prefrontales de *Shuvuuia* (MPC 100/1001); B₁, frontales articulados con el prefrontal y nasal derechos de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) en vista dorsal; B₂, imagen en escala de grises de ambos frontales articulados con el prefrontal y nasal derechos de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) en vista dorsal. Abreviaturas: pf, prefrontal; f, frontal; n, nasal. Escala equivalente a 1 cm.

4.1.7.1.3. Angular

Entre el material originalmente no identificado por Novas (1996, 1997), se conserva un fragmento caudoventral del angular derecho (Fig. IV.3). Como sucede en *Shishugounykus* (IVPP V23567), este elemento parece haber contribuido en gran parte a la mitad posterior de la mandíbula, presumiblemente más que en *Haplocheirus* (IVPP V15988), en función de las proporciones conservadas (ver Choiniere *et al.*, 2014; fig. 12). En vista lateral, este fragmento es fuertemente convexo (Fig. IV.3), condición que dista de la condición ligeramente convexa que se observa en las formas basales (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Haplocheirus*; Choiniere *et al.*, 2014; Qin *et al.*, 2019). La superficie medial es ligeramente cóncava como en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2014) y *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019), formando la parte ventral de la fosa mandibular interna (Choiniere *et al.*, 2014; fig. 12). Al igual que en las formas basales (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Haplocheirus*; Choiniere *et al.*, 2014; Qin *et al.*, 2019), se observa un surco ancho y oblicuo a lo largo de la mitad caudal de la superficie ventral del fragmento angular conservado, y que forma la faceta articular del articular (Fig. IV.3).

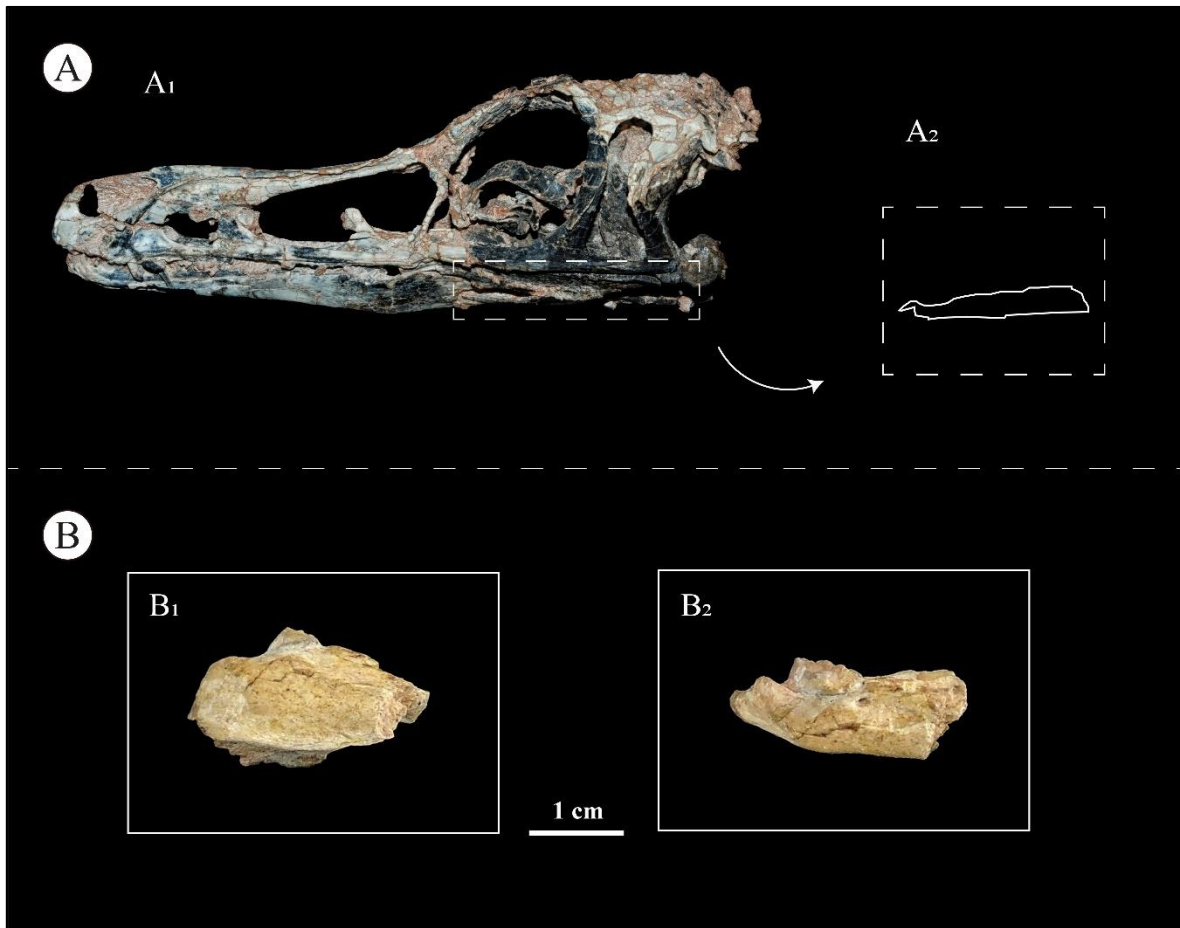


Figura IV.3. Fragmento de un angular derecho de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A₁, cráneo de *Haplocheirus* (IVPP V15988) en vista lateral izquierdo; A₂, redibujo del angular izquierdo de *Haplocheirus* (IVPP V15988); B₁, fragmento de angular derecho de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) en vista lateral derecho; B₂, fragmento de angular derecho de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) en vista lateral dorsal. Escala equivalente a 1 cm.

4.1.7.1.4. Dentario

Entre el material no identificado por Novas (1996, 1997), se conserva un fragmento de dentario izquierdo (Fig. IV.4). El elemento, presumiblemente largo craneocaudalmente, es dorsoventralmente bajo en su sector más anterior y dorsoventralmente más alto en la parte posterior (Fig. IV.4), morfología que se observa en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2014), *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018) y en Parvicursorinae (Dufeu, 2003; Alifanov y Barsbold, 2009). Laterodorsalmente, sobre la superficie lateral del dentario, se observa un surco

profundo (Fig. IV.4) tal como sucede en el sector medio-posterior del dentario de *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2014) y *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018). En vista dorsal, se observan dos alveolos bien definidos y de contorno elíptico, tal como se describen para *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2014) y *Aorun* (Choiniere *et al.*, 2013).

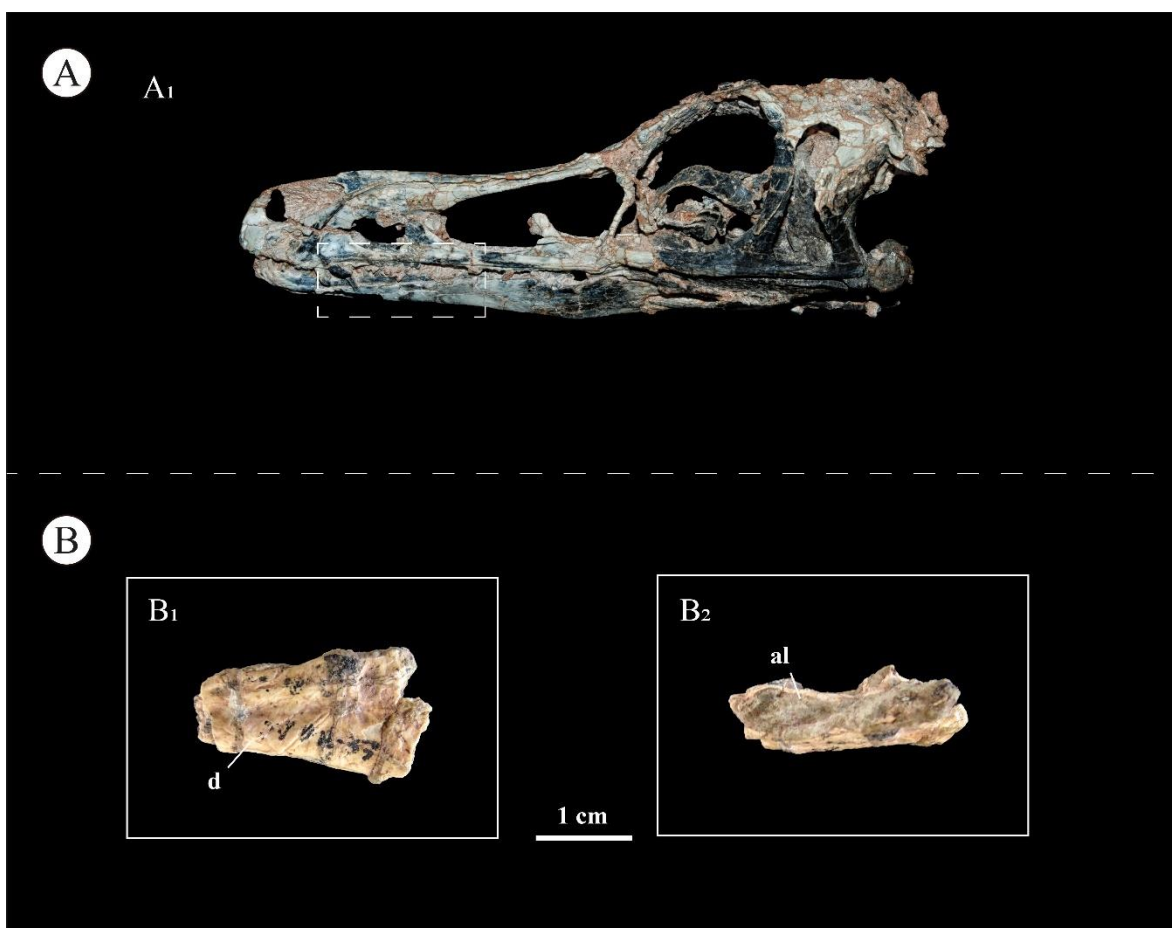


Figura IV.4. Fragmento izquierdo de dentario de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). A₁, cráneo de *Haplocheirus* (IVPP V15988) en vista lateral izquierda; B₁, fragmento de dentario izquierdo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) en vista lateral izquierda; B₂, fragmento de dentario izquierdo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) en vista dorsal. Abreviaturas: d, dentario; al, alveolo. Escala equivalente a 1 cm.

4.1.7.2. ESQUELETO AXIAL

4.1.7.2.1. Vértebras dorsales

Originalmente, Novas (1996, 1997) menciona que el holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) conserva dos vértebras dorsales incompletas (Novas, 1997; pg. 141). Sin embargo, en las descripciones incluye una vértebra dorsal media casi completa (Fig. IV.5), la porción caudal de una vértebra dorsal articulada con las prezigapófisis de la vértebra adyacente (Fig. IV.6), un arco neural con la prezigapófisis de la vértebra adyacente, y una espina neural aislada (Novas, 1997; pg. 141). No obstante, estos dos últimos elementos pudieron ser pegados, y de esta manera, brindar un arco neural un poco más completo (Fig. IV.7).

En alvarezsaurios, la serie dorsal se conoce principalmente en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010), con 13 vértebras dorsales, seguido de varios especímenes que conservan diferentes sectores de la serie dorsal (*e.g.*, *Alvarezsaurus*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*, *Xixianykus*; Bonaparte, 1991; Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022).

La vértebra dorsal media del holotipo de *Patagonykus puertai* posee un centro vertebral con su superficies craneal y caudal ligeramente cóncavas (Fig. IV.5). En este sentido, el cuerpo vertebral se caracteriza por ser bicóncavo, a diferencia de Parvicursorinae donde es opistocélico (*Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*, *Xixianykus*; Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022). Por el contrario, en el alvarezsaurio basal *Haplocheirus* (IVPP V15988) los centros vertebrales se caracterizan por ser anficélicos (Choiniere *et al.*, 2010). Respecto a la vértebra dorsal considerada como posterior, la superficie articular caudal del centro es transversalmente convexa (Fig. IV.6). Al no tener conservada su porción más craneal, es difícil conocer la morfología completa de la vértebra. No obstante, es posible inferir que ésta habría sido de tipo biconvexa, dado que la última vértebra dorsal de los Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022) es de tipo biconvexa. Este cambio, es congruente con la

condición procélica observada en las vértebras sacras y caudales de Alvarezsauridae (ver Meso *et al.*, 2021a y referencias allí).

El centro vertebral de la vértebra dorsal media es casi tan alto dorsoventralmente como largo craneocaudalmente (*n.b.*, 30% más larga craneocaudalmente que alta dorsoventralmente; Fig. IV.5). En sección transversal, es tan alta dorsoventralmente como ancha transversalmente (*n.b.*, 10% más alta dorsoventralmente). Esta morfología se correlaciona con una vértebra dorsal media en función de los diferentes sectores de la serie conocidos para Alvarezsauridae (Bonaparte, 1996; Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022). Respecto a la vértebra dorsal posterior (Fig. IV.6), su fuerte compresión transversal también observada en Parvicursorinae (*e.g.*, *Parvicursor*, *Mononykus*, *Xixianykus*; Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022) respalda su asignación dentro de la serie como un elemento posterior.

Ambos elementos carecen de fosas neumáticas (pleurocelos), aunque los centros están excavados debajo de las parapófisis (Fig. IV.5). Esta morfología es una condición típica de Alvarezsauridae (Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010).

Ventralmente, los centros son lisos y transversalmente ligeramente cóncavos en la vértebra dorsal media, pero se vuelve plano en la vértebra dorsal posterior (Fig. IV.6). Esta condición contrasta con la observada en Parvicursorinae (*Parvicursor*, *Mononykus*, *Xixianykus*; Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022) donde los centros son ventralmente convexos.

La vértebra dorsal media conserva parapófisis robustas, las cuales se dirigen laterodorsalmente, con superficies articulares elípticas para las costillas (Fig. IV.5). En cambio, las vértebras más posteriores de *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) conservan parapófisis robustas y ligeramente elípticas (MUCPv-54). Distalmente a las parapófisis, se originan tres crestas débiles que se desarrollan en sentido caudal (Fig. IV.5). La más dorsal se extiende distalmente hasta la base del arco neural, mientras que la más ventral es la que posee una proyección distal corta (Fig. IV.5). La última cresta se desarrolla

horizontalmente en sentido caudal. Las tres láminas delimitan dos fosas extensas y suavemente cóncavas (Fig. IV.5).

Sobre la esquina dorsocaudal del cuerpo vertebral, se observan unas pequeñas protuberancias en ambas vértebras (Fig. IV.5-6). Esta condición no se ha mencionado para ningún otro alvarezsáurido, por lo que podría representar una autapomorfía.

Las vértebras dorsales no tienen diapofisis completas, aunque las bases sugieren que estaban dirigidas hacia laterodorsalmente (Fig. IV.5-7). Las diapofisis están sostenidas ventralmente por láminas robustas que delimitan cavidades. En este sentido, la lámina prezigodiapofiseal, prezigoparapofiseal y paradiapofiseal, delimitan la fosa prezigapofiseal-centrodiapofiseal que es la que se sitúa más anterior de las tres, de aspecto subtriangular y cóncava (Fig. IV.5). Las láminas paradiapofiseal y centrodiapofiseal posterior delimitan la fosa parapofiseal-centrodiapofiseal, ubicada centralmente en el arco neural (Fig. IV.5). Al igual que la anterior, su contorno es subtriangular, y profundamente excavada. Por último, la fosa postzigapofiseal-centrodiapofiseal se encuentra delimitada anterior y posteriormente por las láminas centrodiapofiseal posterior y centropostzigapofiseal, respectivamente. Esta última se limita a una cresta débil y de desarrollo corto. Dorsalmente, esta fosa se encuentra limitada por la lámina postzigodiapofiseal (Fig. IV.5).

Las postzigapofisis son largas en la vértebra dorsal media, y se extienden más allá del margen caudal (Fig. IV.5), mientras que la vértebra más posterior muestra postzigapofisis cortas cuya extensión caudal llega al mismo nivel del margen caudal (Fig. IV.6-7). Las postzigapofisis son elípticas en vista ventral y fuertemente curvadas en la sección transversal, con las concavidades orientadas ventralmente (Fig. IV.5). Esta concavidad ventral se ve exagerada por la proyección ventral del margen lateral de la postzigapofisis (Fig. IV.5), una característica que está presente en la vértebra dorsal posterior (Fig. IV.6). Las prezigapofisis son cortas con superficies articulares que son ligeramente convexas transversalmente en la dorsal media, y más fuertemente convexas en la más posterior (Fig. IV.6).

El hipósforo está representado por una cresta dorsoventralmente profunda y transversalmente ancha entre las postzigapofisis (Fig. IV.5-6), condición que también se

observa en *Bonapartenykus* (MPCA 1290) aunque está ausente en los Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022).

La espina neural es baja, axialmente alargada, y transversalmente aplanada en la dorsal anterior, mientras que en la vértebra dorsal más posterior se vuelve más alta y craneocaudalmente más corta en la dorsal posterior (Fig. IV.6).

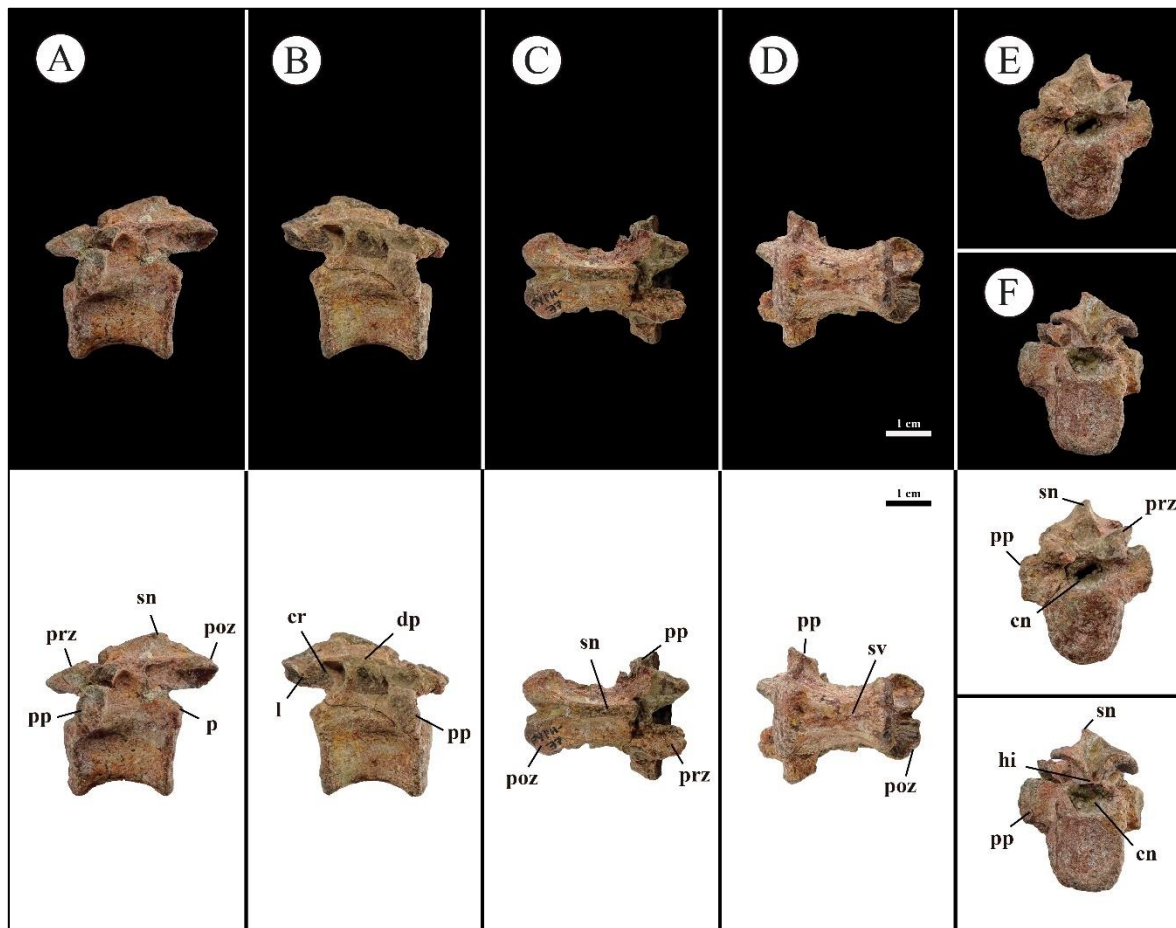


Figura IV.5. Vértebra dorsal media del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPV-37). A, vista lateral derecho; B, vista lateral izquierdo; C, vista dorsal; D, vista ventral; E, vista craneal; F, vista caudal. Escala equivalente a 1 cm.

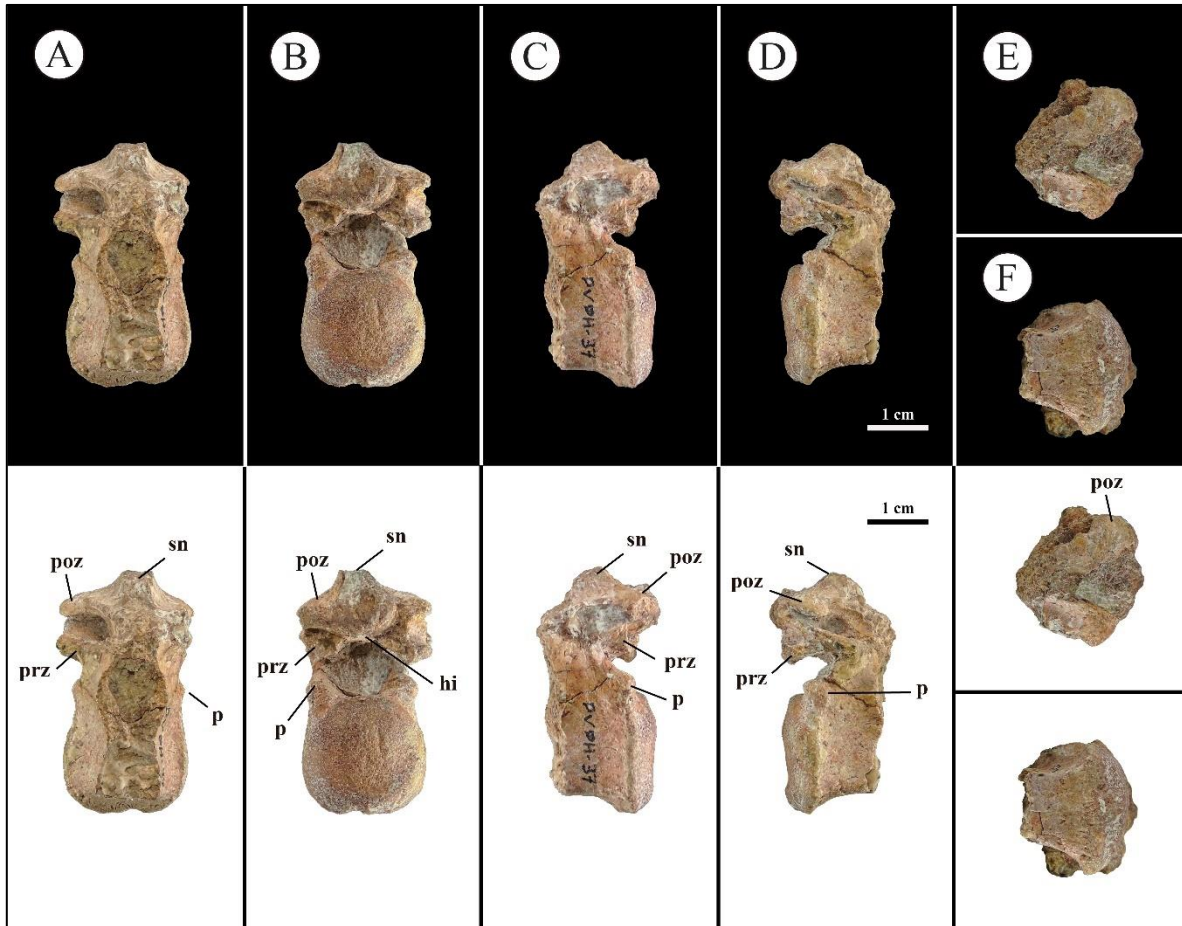


Figura IV.6. Vértebra dorsal posterior del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista craneal; B, vista caudal; C, vista lateral izquierdo; D, vista lateral derecho; E, vista dorsal; F, vista ventral. Abreviaturas: sn, espina neural; poz, postzigapófisis; prz, prezigapófisis; p, protuberancia. Escala equivalente a 1 cm.

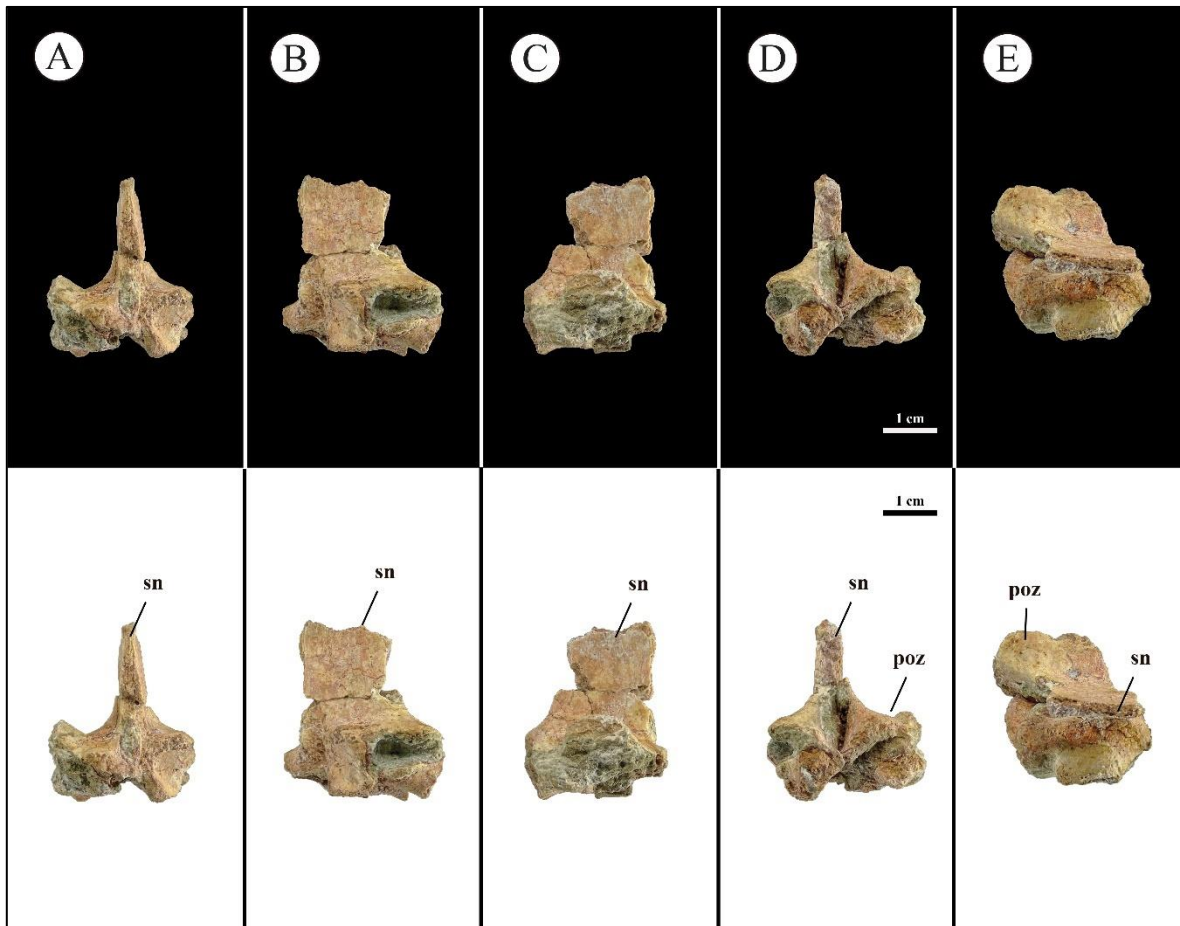


Figura IV.7. Vértebra dorsal indeterminada del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista craneal; B, vista lateral izquierda; C, vista lateral derecho; D, vista caudal; E, vista dorsal. Abreviaturas: poz, postzigapófisis; sn, espina neural. Escala equivalente a 1 cm.

4.1.7.2.2. Vértebras sacras

El esqueleto axial de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) también se encuentra representado por cuatro vértebras sacras parcialmente completas (Fig. IV.8). Tal como menciona Novas (1996, 1997), el sinsacro se encontraba posiblemente compuesto por 5 vertebras. Partiendo de este supuesto, las vértebras sacras conservadas son consideradas como pertenecientes a la serie 2-5 (Fig. IV.8).

Las vértebras sacras se encuentran fuertemente fusionadas como ocurren en MPCN-PV 738, *Shishugounykus inexpectus* (IVPP V23567) y Parvicursorinae (e.g., *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*, *Xixianykus*, *Nemegtomykus*; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010;

Lee *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022). Los centros vertebrales 2 y 3 son más largos craneocaudalmente que altos dorsoventralmente, mientras que los centros 4 y 5 son más altos dorsoventralmente que largos craneocaudalmente (Fig. IV.8). Esta morfología se describe para el alvarezsáurido *Xixianykus* (Xu *et al.*, 2010). Todos los elementos están comprimidos transversalmente, con un contorno subcilíndrico (Fig. IV.8), como ocurre en otros alvarezsaurios (e.g., *Shishugounykus*, MPCN-PV 738, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Nemegtomykus*, *Parvicursor*; Chiappe *et al.*, 2002; Lee *et al.*, 2019; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022).

Ventralmente, el centro vertebral 2 es ligeramente convexo con un surco longitudinal casi imperceptible, mientras que en los centros restantes su compresión es tan fuerte que el elemento 5 desarrolla una quilla en su esquina craneoventral (Fig. IV.8), tal como ocurre en otros alvarezsáuridos (e.g., MPCN-PV 738, *Mononykus*, *Linhenykus*, *Parvicursor*; Perle *et al.*, 1994; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022).

En vista craneal se puede apreciar por la superficie de fractura el interior del centro, que parecería ser aneumático (Fig. IV.8), contrastando con los centros neumáticos de *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019) y MPCN-PV 738. La superficie articular caudal del elemento 5 es hemisférica (Fig. IV.8), con la parte convexa orientada caudodorsalmente, condición morfológica observada en MPCN-PV 738 y Parvicursorinae (e.g., *Mononykus*, *Linhenykus*, *Parvicursor*; Perle *et al.*, 1994; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022). En ambas caras laterales del elemento 5, se observa una lámina longitudinal corta en la porción dorsal media del centro (Fig. IV.8). Esta lámina subdivide al centro en dos mitades, una dorsal y otra ventral, ambas ligeramente cóncavas. Esta lámina se observa en MPCN-PV 738 y en *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994).

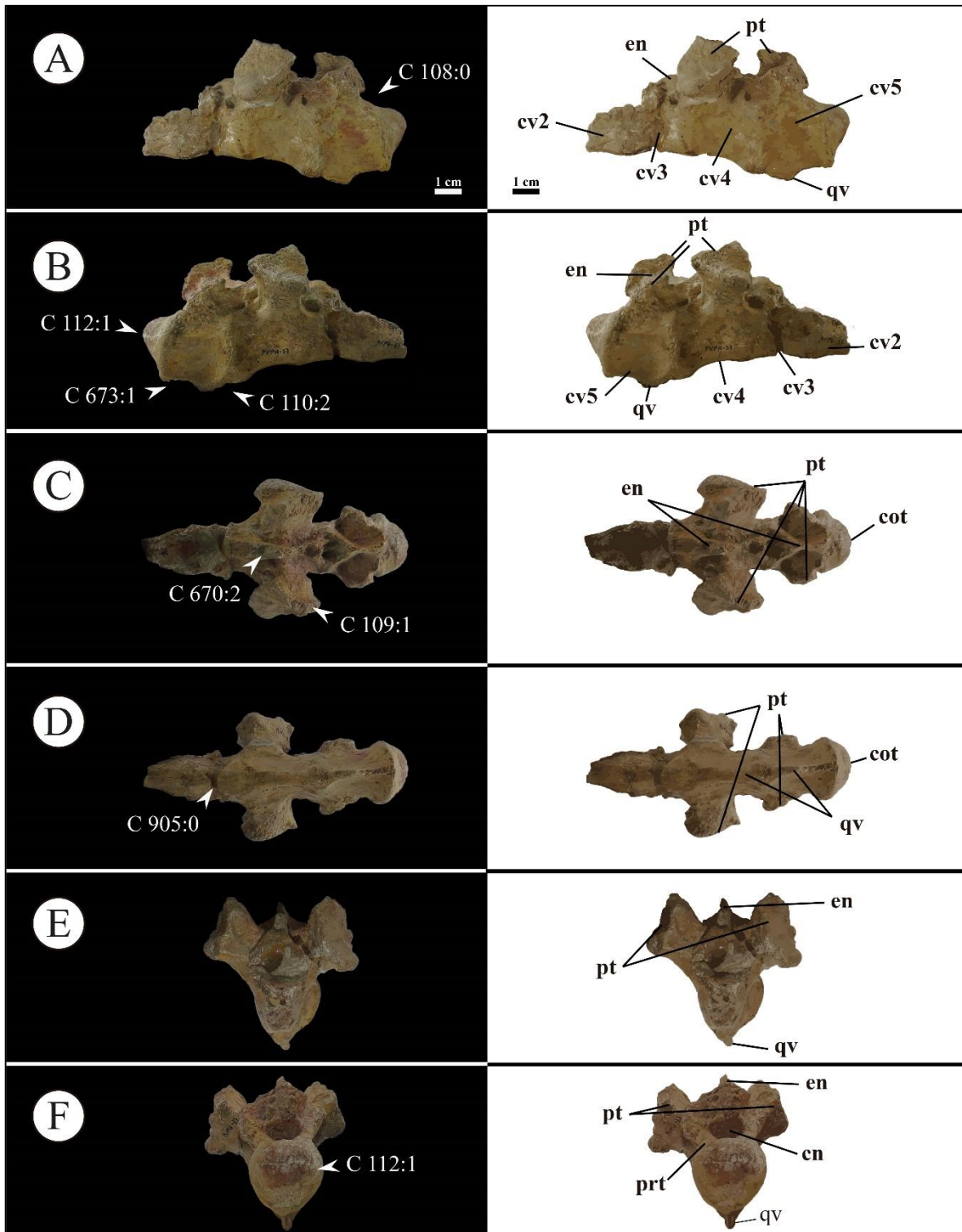


Figura IV.8. Vértebras sacras del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista lateral izquierda; B, vista lateral derecha; C, vista dorsal; D, vista ventral; E, vista craneal; F, vista caudal. Abreviaturas: cv2, vértebra sacra 2; cv3, vértebra sacra 3; cv4; vértebra sacra 4; cv5,

vértebra sacra 5; en, espina neural; pt, proceso transverso; qv, quilla ventral; cn, canal neural; cot, cótilo; prt, tubérculo. Escala equivalente a 1 cm.

4.1.7.2.3. Vértebras caudales

La serie caudal de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) se encuentra conformada por cuatro vértebras (Fig. IV.9-11). La primera es una vértebra caudal asignada por Novas (1996, 1997) como correspondiente a la primera en la serie, y se encuentra parcialmente completa en articulación con la prezigapófisis de la segunda vértebra caudal (Fig. IV.9). La segunda, como la cuarta de la serie según Novas (1996, 1997), se conserva en articulación con el sector más distal de la vértebra caudal 5° (Fig. IV.10). Además, se conservan dos fragmentos de vértebras caudales distales, posiblemente de diferentes sectores de la serie caudal (Fig. IV.11). Recientemente, Meso *et al.* (2021) publicaron un trabajo exhaustivo en el que se ofrece una descripción detallada de la serie caudal del clado Alvarezsauria, así como también una reconstrucción de su musculatura. Las observaciones y reconstrucciones que presentan Meso *et al.* (op. cit.) se basan en formas basales (*e.g.*, *Haplocheirus*, *Tugulusaurus*, *Aorun*, *Shishugounykus*, *Bannykus*, *Xiyunykus*), formas intermedias (*e.g.*, *Alvarezsaurus*, *Achillesaurus*, *Patagonykus*, MPCN-PV 738), y formas derivadas (*e.g.*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*). Cabe señalar que, al formar este trabajo uno de los capítulos que integran esta tesis de doctorado (ver **7.6. Cola**), la descripción de esos materiales no se incluye aquí.

A diferencia de las vértebras caudales de otros terópodos, los alvarezsáuridos se caracterizan por tener vértebras caudales procélicas, siendo la más larga con relación a la longitud corporal total, y la que más vértebras posee (Meso *et al.*, 2021).

Coincidiendo con la asignación efectuada por Novas (1997), la vértebra caudal más proximal de la serie preservada de *Patagonykus* (Fig. IV.9) es considerada como la primera caudal, no solo porque articula perfectamente con la última vértebra sacra, sino por sus proporciones (Meso *et al.*, 2021). Este elemento tiene una superficie articular caudal hemisférica con el centro desplazado dorsalmente, como sucede en otros alvarezsáuridos. Esto es interpretado como una evidencia anatómica a favor de una cola elevada, aunque

esta interpretación debería ser contrastada a partir de un estudio biomecánico (Novas, 2009; Meso *et al.*, 2021).

El centro vertebral de la caudal 1°, a pesar de ser corto craneocaudalmente y ancho transversalmente, se encuentra comprimido transversalmente en su sector más ventral (Fig. IV.9), tal como ocurre en MPCN-PV 738 y Parvicursorinae (Meso *et al.*, 2021; **3.2.4. General morphology of the centra**). Por el contrario, la vértebra caudal interpretada como 4°, es fuertemente comprimida, siendo más alta dorsoventralmente que ancha transversalmente, y se encuentra recorrida longitudinalmente por un surco ventral que se desarrolla en el margen ventral (Fig. IV.10), como sucede en otros alvarezsaurios. Ventral a los procesos transversos, sobre el margen dorsal del centro vertebral, se observa una excavación profunda (Fig. IV.9-10), como se denota en la serie proximal de Alvarezsauridae, la cual probablemente contribuyó al anclaje de la musculatura hipoaxial (Meso *et al.*, 2021; **4.2. Muscular reconstruction of the alvarezsaurian tail**).

En la base del arco neural de la 1° caudal, se observa una protuberancia distintiva y robusta en su margen caudal (Fig. IV.9), similar a la descrita anteriormente para las vértebras dorsales. Originalmente, Novas (1997) identificó estas protuberancias como una autapomorfía para esta especie; no obstante, este carácter se observa también en *Parvicursor* (Averianov y Lopatin, 2022) y en MPCN-PV 738. En el alvarezsáurido *Khulsanurus* (Averianov y Lopatin, 2021), también se observan unas protuberancias distintivas, pero a diferencia de *Patagonykus*, MPCN-PV 738 y *Parvicursor*, se desarrollan tanto en el margen caudal como craneal (Averianov y Lopatin, 2021). La presencia de protuberancias en el margen craneal en las caudales proximales de *Patagonykus*, MPCN-PV 738 y *Parvicursor* no puede ser confirmada, dada la naturaleza fragmentaria de estas. En este sentido, si se pudiera confirmar este carácter en el margen craneal de *Patagonykus*, MPCN-PV 738 y *Parvicursor*, este carácter podría representar una sinapomorfía de Patagonykinae + Parvicursorinae.

Respecto a los procesos transversos, estos son robustos transversalmente y orientados laterodorsalmente (Fig. IV.9-10), como ocurre en los elementos más proximales (Meso *et al.*, 2021; **3.2.6. Transverse process**). Las espinas neurales son craneocaudalmente estrechas y están orientadas anterodorsalmente (Fig. IV.9-10), aunque

posteriormente en la serie, pero antes del punto de transición, estas se vuelven largas craneocaudalmente e inclinadas caudalmente (Meso *et al.*, 2021; **3.2.5. Neural spine**). Lateralmente, sobre la base de la espina neural se observa una excavación profunda, la cual contribuye al anclaje del *M. longissimus* (Meso *et al.*, 2021; **4.2. Muscular reconstruction of the alvarezsaurian tail**).

En las vértebras caudales proximales, las prezigapófisis son craneodorsalmente alargadas, con la superficie articular orientada dorsomedialmente (Fig. IV.9-10). El ángulo de inclinación de estas sugiere que el *M. spinalis* fue prominente en volumen respecto al *M. longissimus* (Meso *et al.*, 2021; **4.2. Muscular reconstruction of the alvarezsaurian tail**). Respecto a las postzigapófisis, estas se colocan parcialmente por encima del nivel de los procesos transversos (Fig. IV.9-10). Las láminas espinoprezigapofiseal y espinopostzigapofiseal son prominentes, delimitando profundas fosas prespinal y postespinal, respectivamente.

En cuanto a las caudales distales, se conservan dos elementos procélicos bastante fragmentarios (Fig. IV.11), pero que sugieren topográficamente posiciones diferentes dentro de la serie. De las dos, la más proximal (Fig. IV.11A) es aproximadamente 30% más larga craneocaudalmente que alta dorsoventralmente, y fuertemente comprimida transversalmente (Fig. IV.11A). Al igual que en las vértebras caudales proximales, se observa aquí una protuberancia distintiva en el margen caudal sobre la base del arco neural (Fig. IV.11A). Si bien ninguno de estos dos elementos conserva arcos neurales, se aprecia la base de una prezigapófisis, indicando que estas surgían abruptamente de la esquina craneal del arco neural y se proyectaban lateral, ventral y cranealmente (Fig. IV.11A), tal como sucede en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Haplocheirus*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Linhenykus*; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2010; Lee *et al.*, 2019). Respecto al centro vertebral restante, este es transversalmente más ancho que alto dorsoventralmente, con las caras laterales planas y de contorno rectangular en sección transversal (Fig. IV.11B). Ventralmente, se observa un surco longitudinal, así como facetas para la articulación con el arco hemal sobre el borde caudoventral (Fig. IV.11B). En función de su morfología, esta caudal es semejante a aquellas observadas en las vértebras caudales distales de *Shuvuuia* (Suzuki *et al.*, 2002).

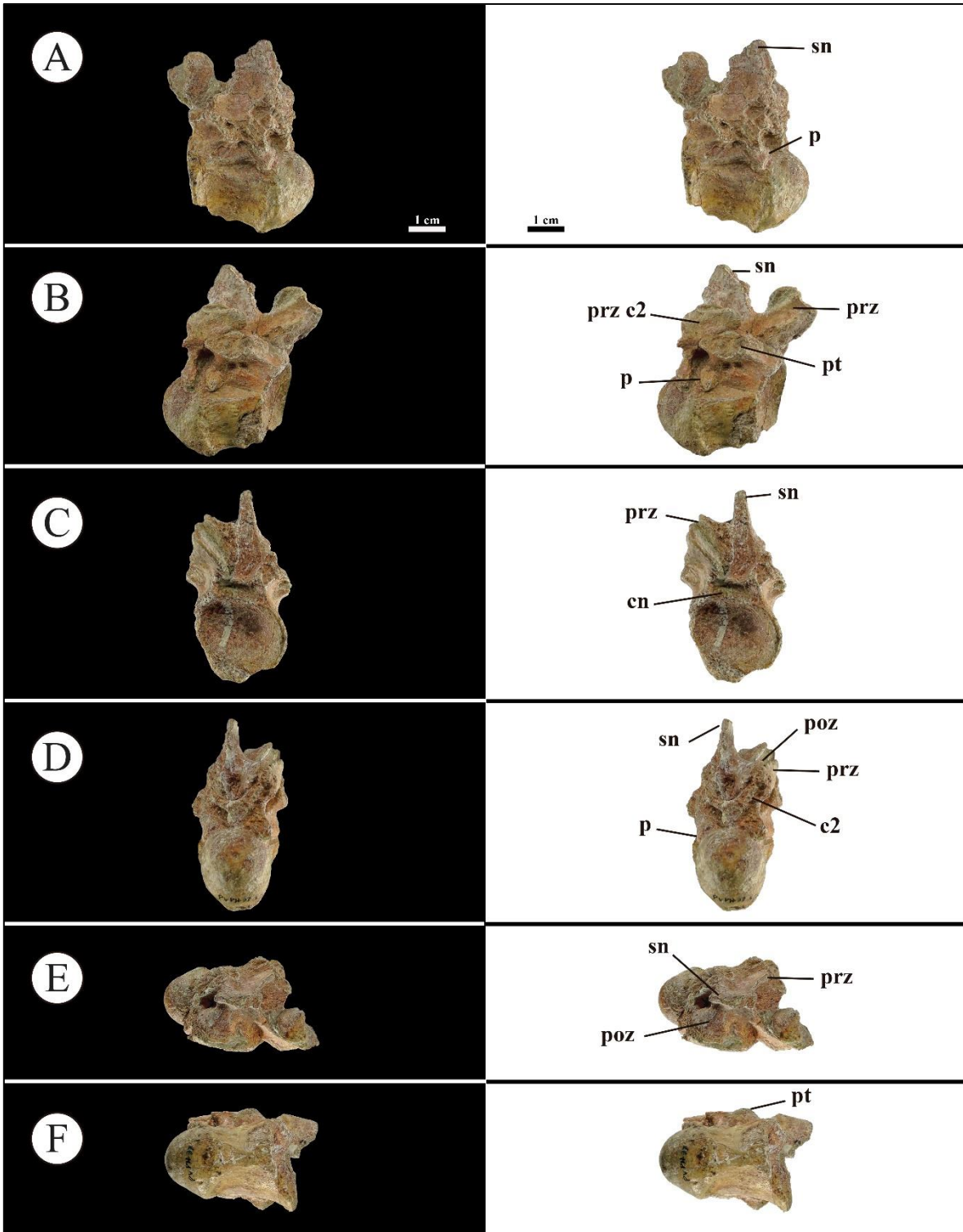


Figura IV.19. Vértebra caudal 1° del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista lateral izquierda; B, vista lateral derecha; C, vista craneal; D, vista caudal; E, vista dorsal; F, vista

ventral. Abreviaturas: prz, prezigapófisis; poz, postzigapófisis; pt, procesos transversos; sn, espina neural; c2, caudal 2; p, protuberancia. Escala equivalente a 1 cm.

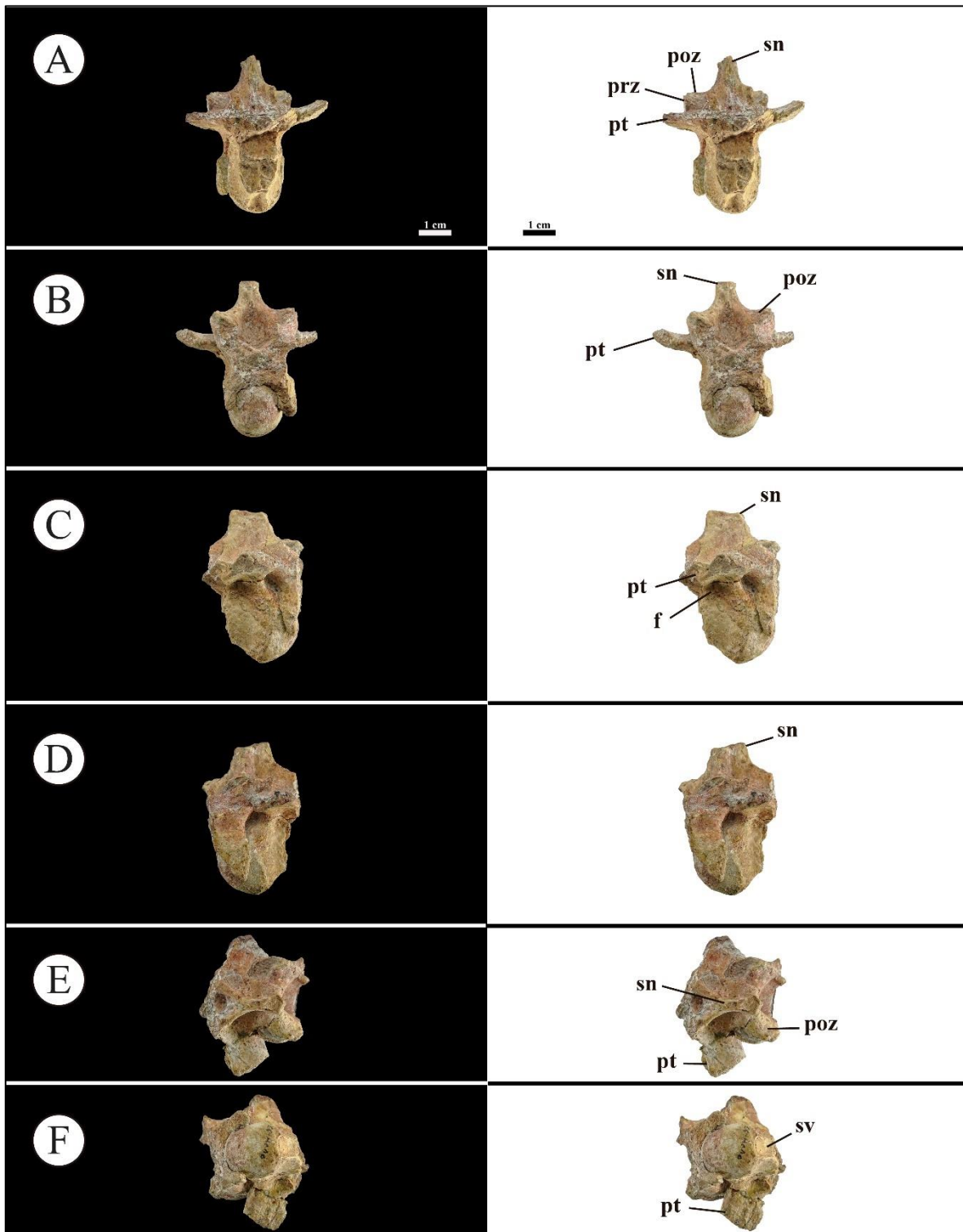


Figura IV.10. Vértebra caudal 4^o en articulación con la 5^o del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista craneal; B, vista caudal; C, vista lateral izquierda; D, vista lateral derecha; E, vista dorsal; F, vista ventral. Abreviaturas: prz, prezigapófisis; poz, postzigapófisis; pt, procesos transversos; sn, espina neural; p, protuberancia; f, fosa. Escala equivalente a 1 cm.

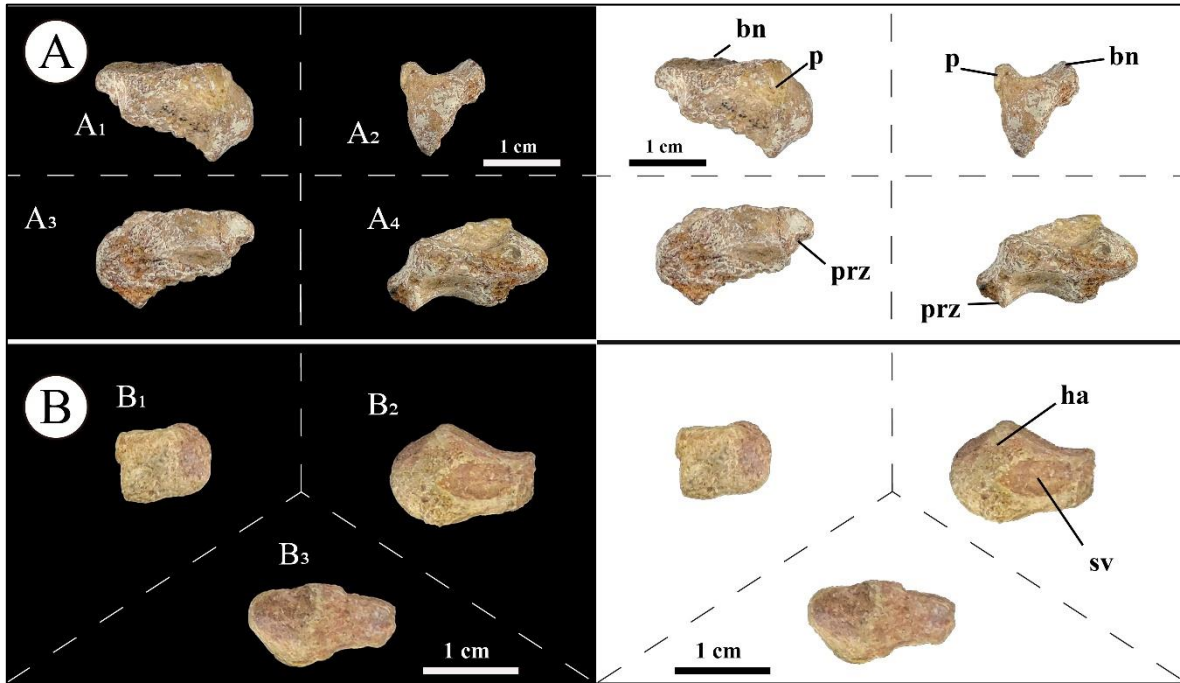


Figura IV.11. Vértebras caudales posteriores más proximales (A) y más distales (B) del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A₁, Vista lateral izquierda; A₂, vista caudal; A₃, vista lateral derecha; A₄, vista ventral; B₁, vista caudal; B₂, vista ventral; B₃, vista lateral derecho. Abreviaturas: prz, prezigapófisis; bn, base del arco neural; sv, surco ventral; p, protuberancia; ha, superficie articular para los arcos hemales. Escala equivalente a 1 cm.

4.1.7.3. ESQUELETO APENDICULAR

4.1.7.3.1. CINTURA ESCAPULAR

4.1.7.3.1.1. Coracoides

En el material tipo de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) se conservan ambos coracoides, aunque algo incompletos, careciendo de sectores correspondientes a las porciones ventral y caudal (Fig. IV.12-13). No obstante, los fragmentos conservados sugieren que la hoja

coracoidea tenía forma trapezoidal (Fig. IV.12-13). En este sentido, el coracoides es dorsoventralmente poco profundo y craneocaudalmente alargado (Fig. IV.12), tal como sucede en los alvarezsaurios *Haplocheirus*, *Alnashetri*, *Ceratonykus*, MPCN-PV 738.2, *Shuvuuia*, *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994, Novas, 1996, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018), y probablemente en el holotipo de *Alvarezsaurus* (MUCPv-54).

En vista lateral, caudalmente, el coracoides se vuelve dorsoventralmente bajo y termina en una proyección aguda, estando fuertemente comprimido transversalmente (Fig. IV.12). Una condición similar también se observa en *Bonapartenykus* (MPCA 1290) y MPCAN-PV 738.2. A lo largo del margen lateral del coracoides se desarrolla una cresta longitudinal robusta (Fig. IV.12-13), como ocurre en *Bonapartenykus* y MPCN-PV 738.2. El ángulo en que se dispone craneocaudalmente la cresta lateral es similar a MPCA 1290.1, y difiere de la observada en MPCA 1290.7 MPCN-PV 738.2. A diferencia de lo observado en MPCA 1290.1, la cresta lateral del coracoides de *Patagonykus* no culmina cranealmente en un gran proceso (Fig. IV.12). En este sentido, ésta se asemeja a la de los elementos MPCA 1290.7 y MPCN-PV 738.2.

Esta cresta longitudinal, que se desarrolla craneocaudalmente sobre la superficie lateral del coracoides, divide al elemento en dos zonas (Fig. IV.12-13). La cara dorsal de ambos elementos se caracteriza por ser convexa a ligeramente plana, tal como se observa en *Bonapartenykus* (MPCA 1290.1). Respecto a la cara ventral, esta es plana a ligeramente cóncava (Fig. IV.12) como sucede en MPCA 1290.1, y difiere de la condición convexa en MPCA 1290.7 y MPCN-PV 738.2. En ambos coracoides (Fig. IV.12-13) se observa cómo la superficie lateral está decorada con estrías y protuberancias anchas y profundas que se limitan a la cara ventral (Fig. IV.12). Esta morfología se observa también en los elementos MPCA 1290.7 y MPCN-PV 738.

Cranealmente el coracoides es de aspecto truncado (Fig. IV.12-13), tal como ocurre en Coelurosauria (Gauthier, 1986; Xu y Wang, 2003; Agnolin *et al.*, 2012; Turner *et al.*, 2012; Brusatte *et al.*, 2014).

El foramen coracoideo se sitúa cranealmente a la fosa glenoidea, condición presente en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010) y MPCA 1290.7, y que difiere de la observada en MPCA 1290.1, donde se ubica ventralmente a la fosa glenoidea.

Tanto en el coracoides derecho como en el izquierdo, no se observa un tubérculo bicipital (= tubérculo bicipital o tubérculo coracoideo; Agnolin *et al.*, 2012; Choiniere *et al.*, 2010), a diferencia de otros alvarezsaurios tales como *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Xiyunykus*, *Alnashetri* y *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994; Choiniere *et al.*, 2010; Makovicky *et al.*, 2016; Xu *et al.*, 2018) que sí poseen esta estructura.

En vista craneal o caudal, la mitad ventral de ambos elementos se encuentra fuertemente flexionada medialmente (Fig. IV.12-13), como sucede en *Ceratomykus*, *Patagonykus* y MPCN-PV 738.2. El ángulo de flexión en ambos coracoides es mayor a 110° como ocurre en *Ceratomykus*, MPCA 1290.7 y MPCN-PV 738.

El margen craneodorsal de ambos coracoides es transversalmente grueso, como ocurre en los alvarezsaurios *Haplocheirus*, *Xiyunykus*, *Alvarezsaurus* y *Bonapartenykus* (Bonaparte, 1991; Novas, 1997; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018).

Respecto a la fosa glenoidea, esta se encuentra incompleta (Fig. IV.12), siendo ligeramente cóncava (Fig. IV.12), diferente de la condición fuertemente cóncava de *Haplocheirus* (IVPP V15988), *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Bonapartenykus* (MPCA 1290). La fosa glenoidea es craneocaudalmente más larga que lateromedialmente ancha (Fig. IV.12), como también es apreciable en *Haplocheirus* (IVPP V15988), *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y MPCA 1290.7. Además, la fosa glenoidea está ligeramente orientada caudolateralmente (Fig. IV.12), al igual que en otros alvarezsaurios. La superficie articular de la escápula es alargada y triangular (Fig. IV.13).

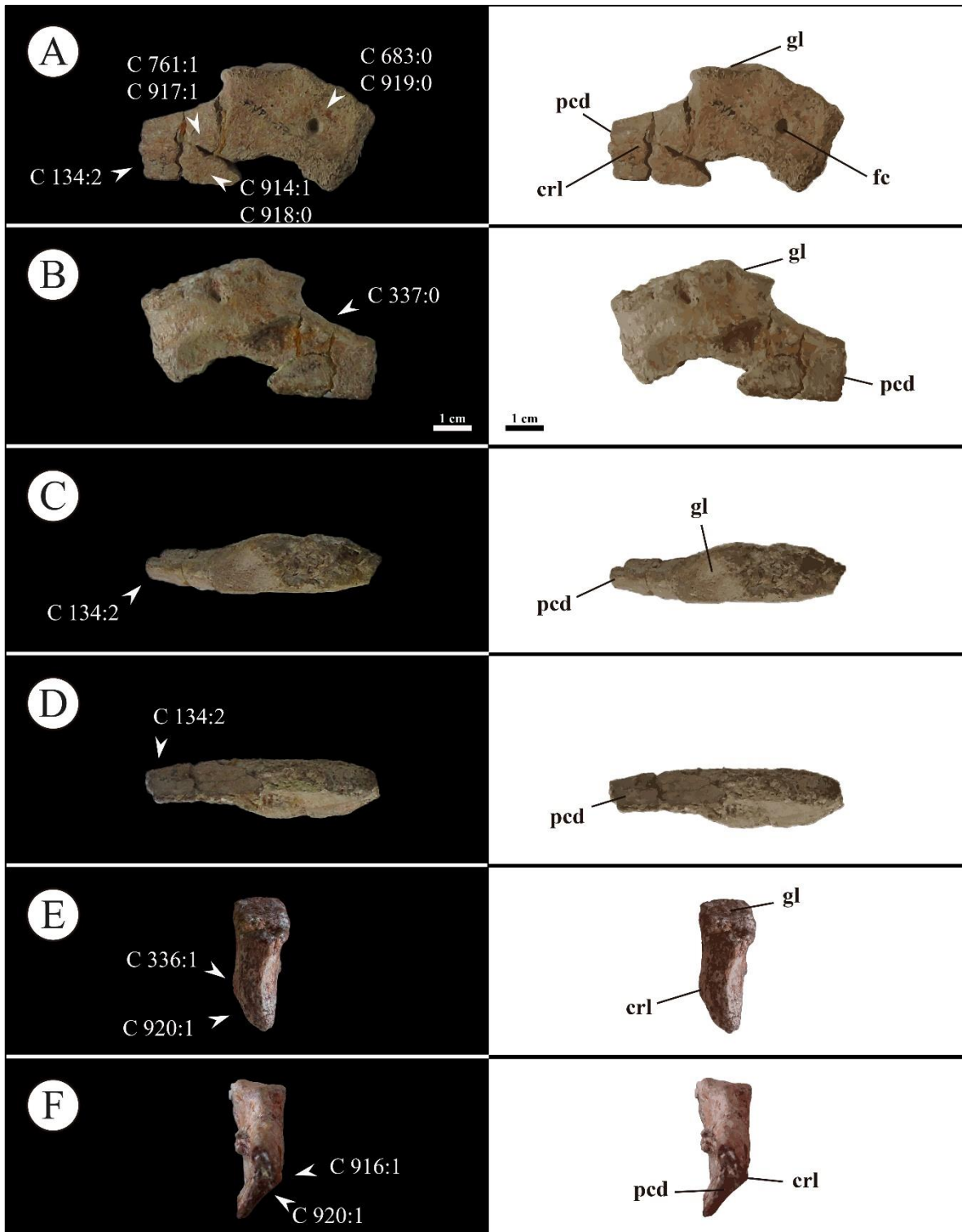


Figura IV.12. Coracoides derecho del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, en vista lateral; B, vista medial; C, vista craneal; D, vista caudal. Abreviaturas: fc, foramen coracoideo; mc, margen craneal; gl, glenoide; crl; cresta lateral; pcd, proceso caudal. Escala equivalente a 1 cm.

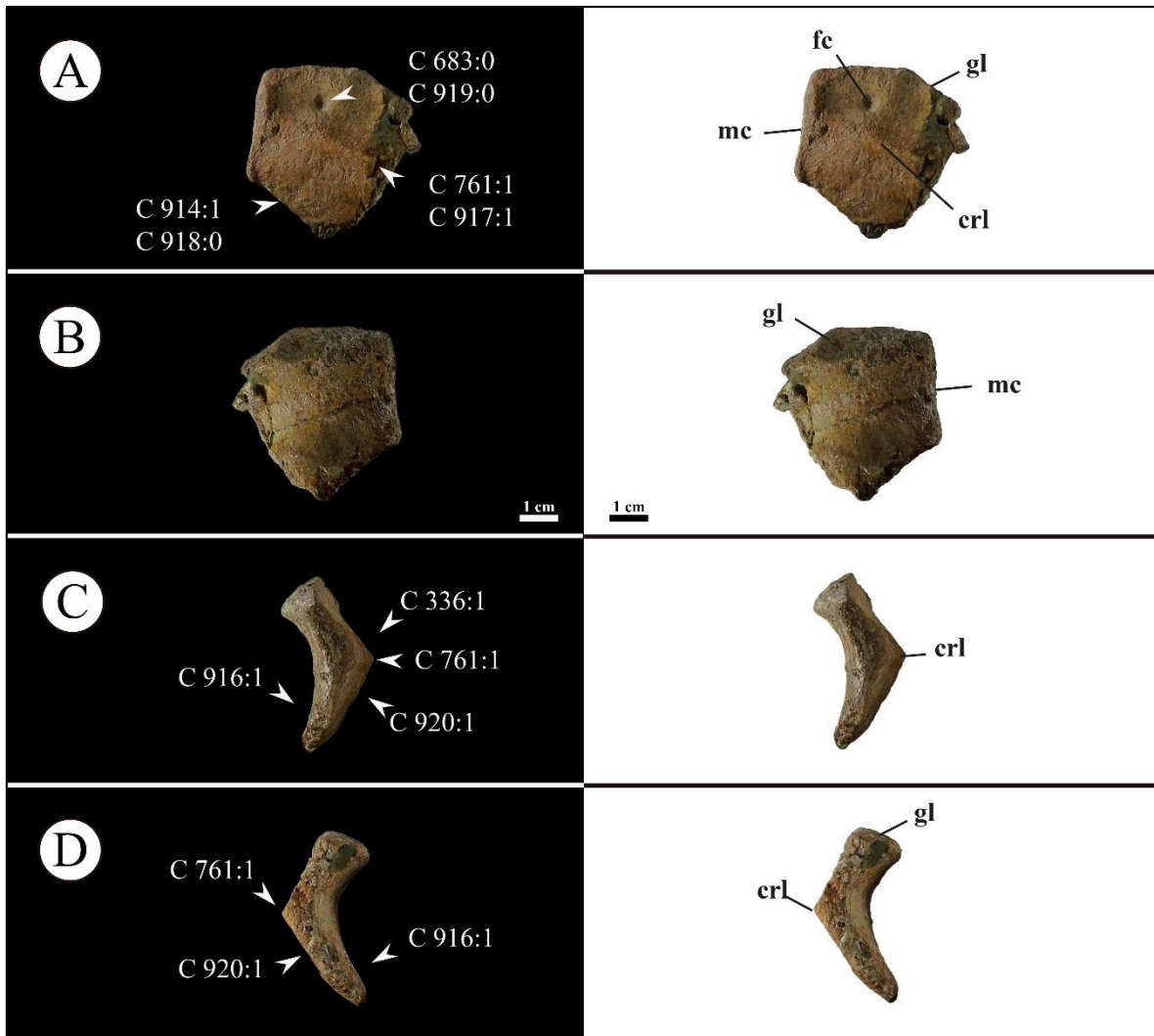


Figura IV.13. Coracoides izquierdo del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, en vista lateral; B, vista medial; C, vista craneal; D, vista caudal. Abreviaturas: fc, foramen coracoideo; mc, margen craneal; gl, glenoides; crl; cresta lateral. Escala equivalente a 1 cm.

4.1.7.3.2. MIEMBRO ANTERIOR

4.1.7.3.2.1. Húmero

El miembro anterior de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) se encuentra representado por ambos humeros (Fig. IV.14-15). Tanto el húmero derecho como el izquierdo, se encuentran representados por sus extremos proximales y distales, careciendo de gran parte de la diáfisis (Fig. IV-14-15). Originalmente, Novas (1997) interpretó a estos elementos como cortos y

robustos, similares a los de *Mononykus* (Novas, 1997). No obstante, en función de las partes conservadas y de los húmeros conocidos de formas basales (e.g., *Haplocheirus*, *Bannykus* y *Xiyunykus*; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018), es posible brindar una reconstrucción más precisa de estos elementos (Fig. IV.14-15). En este sentido, el húmero de *Patagonykus* habría sido relativamente largo, alcanzando una longitud total de aproximadamente 132 milímetros (Fig. IV.15). Este elemento habría sido más bien esbelto, proporcionalmente transicional entre las formas de ramificación temprana (*Haplocheirus*, *Bannykus* y *Xiyunykus*; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018) y tardía (e.g., *Mononykus*, *Shuvuuia*; Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002).

La cabeza humeral es grande y de forma cilíndrica, siendo cranealmente plana y caudalmente convexa (Fig. IV.15). Esta morfología es similar a *Xiyunykus* (IVPP V22783) y *Haplocheirus* (IVPP V15988), aunque en este último taxón, la cabeza humeral es más cilíndrica (Choiniere, 2010). Esta morfología difiere de la observada en *Mononykus* y *Shuvuuia* por ser cranealmente cóncava y caudalmente convexa (Chiappe *et al.*, 2002). La cabeza humeral de *Patagonykus* se proyecta medial y lateroventralmente, desde el extremo proximal del húmero y forma un labio rugoso en la superficie medial. Esta condición es observable en todos los alvarezsaurios conocidos hasta el momento (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018), aunque en las formas más derivadas (*i.e.*, Parvicursorinae) la proyección lateroventral se acentúa mucho más. La cabeza humeral está hipertrofiada en *Mononykus* y *Shuvuuia* en relación con *Haplocheirus*, *Xiyunykus* y *Patagonykus* (Novas, 1997; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018). Además, la cabeza es transversal y craneocaudalmente convexa, formando una amplia superficie para el movimiento del miembro anterior en la faceta humeral del escapulocoracoides (Fig. IV.15). Los márgenes de la cabeza son afilados y están decorados con ligeras depresiones para la inserción del cartílago (Fig. IV.15).

Lateralmente, la cabeza humeral parece continuar con la cresta deltopectoral (Fig. IV.15). En el lado medial, la cabeza humeral termina abruptamente, estando separada de la tuberosidad interna por una muesca profunda, asemejándose a la condición presente en *Haplocheirus*, *Mononykus* y *Shuvuuia* (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere, 2010).

La tuberosidad interna es elíptica en sección transversal, siendo casi tan ancha craneocaudalmente como la cabeza humeral (Fig. IV.15). A diferencia de la condición presente en *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Mononykus* y *Shuvuuia* (Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere, 2010; Xu *et al.*, 2018), en donde este tubérculo se estrecha distalmente, la tuberosidad interna en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) se ensancha (Fig. IV.14-15). En vista lateral se proyecta proximomedialmente, superando el nivel dorsal de la cabeza humeral, tal como ocurre en *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994). Esta condición contrasta con la descrita para *Haplocheirus*, en la que la tuberosidad interna se proyecta a nivel de la cabeza humeral (Choiniere, 2010). En *Haplocheirus* y *Mononykus*, la tuberosidad interna se proyecta fuertemente en sentido craneomedial, mientras que en MCF-PVPH-37 la proyección del tubérculo es ligeramente caudal con respecto al eje transversal de la cabeza humeral (Fig. IV.15). Las cicatrices musculares y ligamentarias están presentes proximalmente alrededor de todo el perímetro de la tuberosidad (Fig. IV.15), formando una cresta bien definida que bordea la superficie proximal, lisa y craneocaudalmente convexa de la tuberosidad interna (Fig. IV.15).

La cresta deltopectoral se encuentra rota cerca de su base, pero parece tratarse de una lámina fuertemente comprimida craneocaudalmente, a diferencia de la cresta deltopectoral robusta en *Haplocheirus*, *Shuvuuia* y *Mononykus* (*n.b.*, la cresta deltopectoral es casi tan ancha como la tuberosidad interna). La base de la cresta deltopectoral preservada en *Patagonykus*, indica que esta se habría dirigido en sentido laterocraneal, tal como ocurre en *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Mononykus* y *Shuvuuia* (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010).

La diáfisis no se encuentra totalmente completa, aunque parece ser sigmoidea en vista lateral, tal como sucede en *Haplocheirus* (IVPP V15988), *Bannykus* (IVPP V25026), *Xiyunykus* (IVPP V22783) y *Mononykus* (MPC 107/6). El eje humeral de *Patagonykus* es considerablemente más delgado que el de los Parvicursorinae (Chiappe *et al.*, 2002), incluso de *Bannykus* (IVPP V25026) y *Xiyunykus* (IVPP V22783). En este sentido, el eje femoral es morfológicamente semejante a *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010). De hecho, en vista proximal, el eje femoral es retorcido a lo largo de su eje longitudinal (Fig. IV.15), tal como se observa en *Bannykus* (IVPP V25026). Esta última morfología contrasta con la

observada en *Haplocheirus* (IVPP V15988), *Xiyunykus* (IVPP V22783) y *Mononykus* (MPC 107/6).

Al igual que en otros alvarezsaurios, el extremo distal del húmero de *Patagonykus* se expande lateromedialmente (Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere, 2010; Xu *et al.*, 2018). En la superficie caudal del extremo distal, se observa una fosa olecraneana de contorno subtriangular, poco profunda (Fig. IV.14-15), lateromedialmente ancha y proximalmente extensa tal como se observa en *Haplocheirus* (IVPP V15988), *Bannykus* (IVPP V25026) y *Xiyunykus* (IVPP V22783). Esta fosa se encuentra fuertemente desarrollada en Parvicursorinae (*e.g.*, *Mononykus*, Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002).

Distalmente, sobre la superficie craneal, se observan dos fosas levemente marcadas, separadas entre sí por una pequeña cresta que surge desde el cóndilo distal, y que discurre proximalmente (Fig. IV.14-15). La primera fosa se encuentra posicionada craneolateralmente entre el entepicóndilo y el cóndilo distal, mientras que la segunda se ubica proximal al ectepicóndilo (Fig. IV.14-15).

A diferencia de otros grupos de terópodos, en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) se observan tres proyecciones condilares prominentes del extremo distal del húmero (Fig. IV.14-15). Originalmente, Novas (1997) los interpretó como: ectepicóndilo, cóndilo distal (*i.e.*, cóndilo ulnar + cóndilo radial) y entepicóndilo. Esta morfología difiere de la observada en *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994), en la que solo se reconoce el ectepicóndilo, y un gran y masivo cóndilo distal. Esta morfología también difiere de la que presentan *Bannykus* y *Xiyunykus*, en donde se pueden ver los cuatro cóndilos (Xu *et al.*, 2018). Sin embargo, en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010) se observa una morfología similar a la presente en *Patagonykus*.

El cóndilo distal es esférico y forma una superficie craneocaudalmente ancha para la flexión y extensión de la ulna y el radio (Fig. IV.14-15). Proporcionalmente, el cóndilo distal es mucho más grande que el ectepicóndilo, condición contraría a la observada en *Haplocheirus* (IVPP V15988). El cóndilo distal está separado del entepicóndilo por un surco poco profundo (Fig. IV.15), mientras que el ectepicóndilo y el cóndilo distal se encuentran separados por un surco profundo (Fig. IV.15), como sucede en *Haplocheirus*

(Choiniere *et al.*, 2010). El entepicóndilo forma un proceso cónico diferenciado, dirigido medialmente y colocado por encima del nivel del cóndilo distal (Fig. IV.14-15). Por su parte, el ectepicóndilo constituye un fuerte proceso dirigido casi distalmente, con cicatrices musculares bien marcadas. Estos últimos dos cóndilos se diferencian morfológicamente de la condición descrita para *Haplocheirus*, donde ambos se encuentran hipertrofiados y de contorno subcircular (Choiniere, 2010).

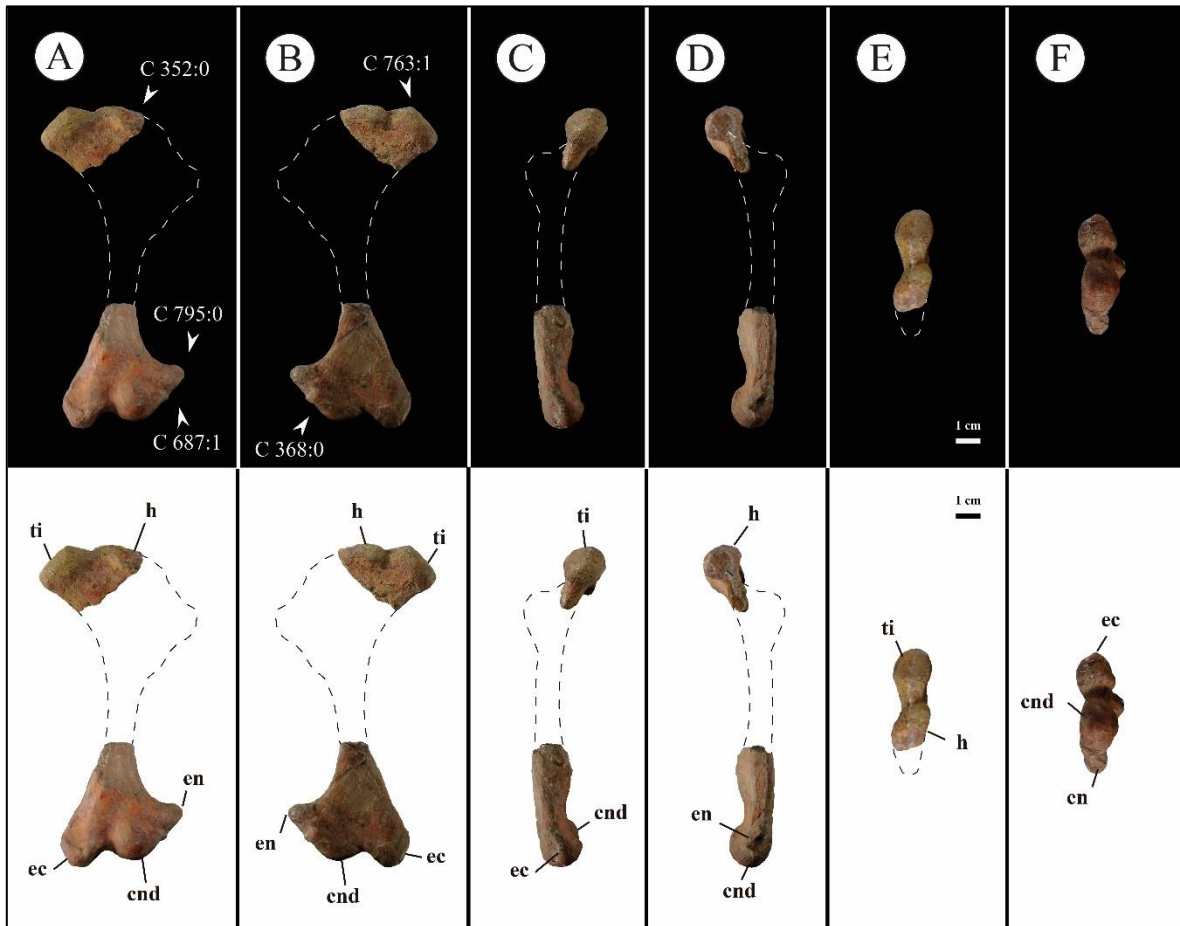


Figura IV.14. Húmero derecho del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, en vista caudal; B, vista craneal; C, medial; D, lateral; E, proximal; F, distal. Abreviaturas: h, cabeza humeral; ti, tuberosidad interna; cresta deltopectoral; en, entepicóndilo; cnd, cóndilo distal; ec, ectepicóndilo. Escala equivalente a 1 cm.

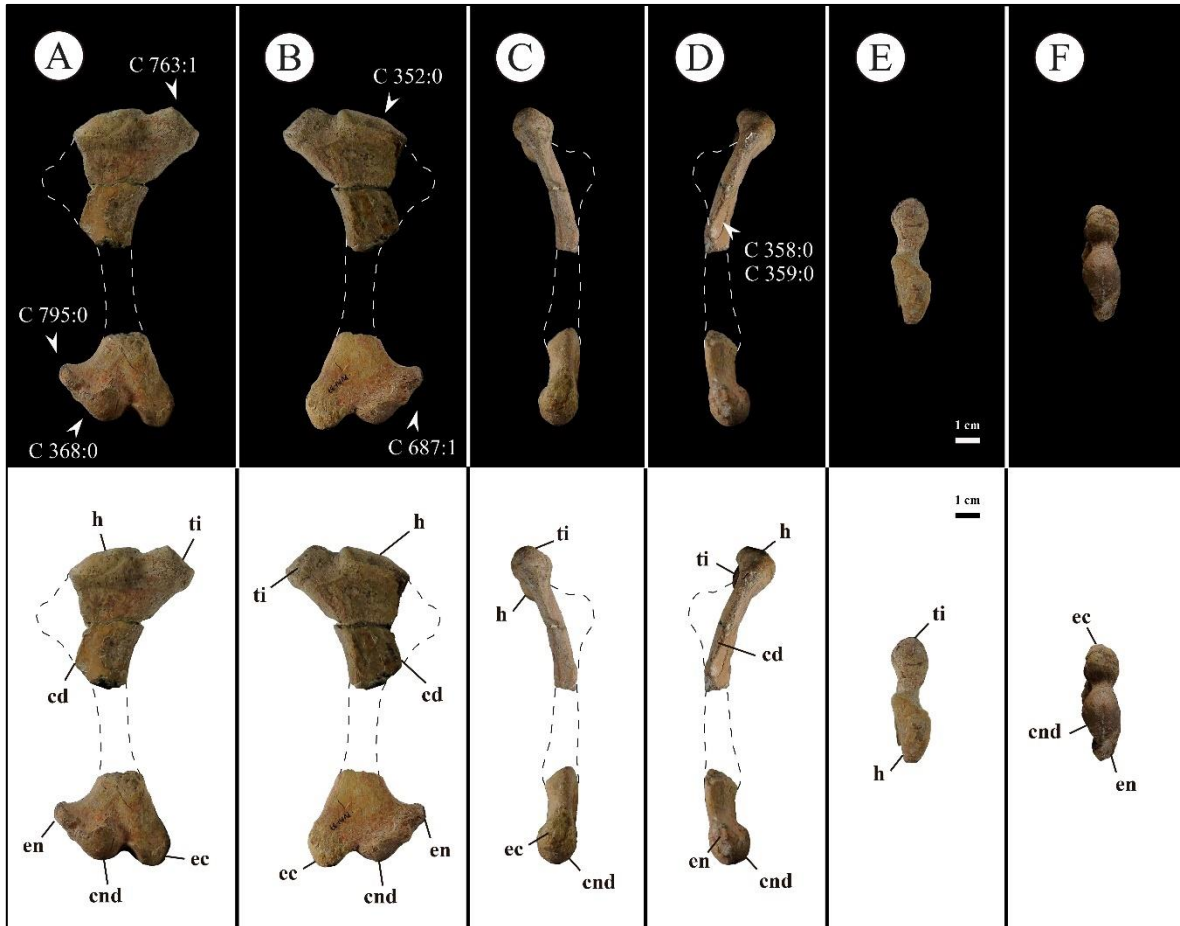


Figura IV.15. Húmero izquierdo del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, en vista caudal; B, vista craneal; C, medial; D, lateral; E, proximal; F, distal. Abreviaturas: h, cabeza humeral; ti, tuberosidad interna; cresta deltopectoral; en, entepicóndilo; cnd, cóndilo distal; cc, ectepicóndilo. Escala equivalente a 1 cm.

4.1.7.3.2.2. Ulna

La ulna del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) se encuentra representada por la porción proximal del lado derecho (Fig. IV.16) y la extremidad distal del izquierdo (Fig. IV.17). Como sucede en otros alvarezsáuridos derivados (*e.g.*, *Mononykus*, *Albertonykus*; Perle *et al.*, 1994; Longrich y Currie, 2009), la ulna parece ser corta proximodistalmente y robusta transversalmente (Fig. IV.16-17). En las formas basales (*e.g.*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Xiyunykus*; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018), la ulna es más larga y robusta en su sector más proximal (*n.b.*, en su sector de articulación). Al igual que

en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Xiyunykus*, *Mononykus*, *Albertonykus*; Perle *et al.*, 1994; Longrich y Currie, 2009; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018), la ulna de *Patagonykus* tiene un proceso de olécranon alargado y bien desarrollado (Fig. IV.16). Si bien no es posible determinar el porcentaje de la longitud del proceso de olécranon respecto a la longitud total de la ulna, éste habría sido más semejante a las formas derivadas (*i.e.*, *Mononykus*, *Albertonykus*; Perle *et al.*, 1994; Longrich y Currie, 2009), que a las formas de ramificación temprana (*i.e.*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Xiyunykus*; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018). En las formas tales como *Haplocheirus* (IVPP V15988), *Bannykus* (IVPP V25026), *Xiyunykus* (IVPP V23567), este porcentaje es semejante al 20% respecto a la longitud total de la ulna (*n.b.*, definida aquí como la longitud desde el extremo distal de la cavidad glenoidea hasta el extremo distal de proceso del olécranon), mientras que en las formas como *Albertonykus* (Longrich y Currie, 2009) es equivalente al 50%. El proceso de olécranon es subtriangular en sección transversal (Fig. IV.16), con un extremo proximal robusto y redondeado. Esta morfología es semejante a *Albertonykus* (Longrich y Currie, 2009) y diferente a la condición de espolón descrita para *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994; Longrich y Currie, 2009). Este proceso está orientado proximocaudalmente con respecto a la diáfisis del elemento (Fig. IV.16).

En vista proximal, el extremo proximal de la ulna tiene forma de T, con su superficie articular craneal cóncava y dispuesta sobre la superficie craneal (Fig. IV.16), tal como ocurre en *Mononykus* y *Albertonykus*. Esta condición difiere de la forma en L con una superficie craneal cóncava y desplazada lateralmente que ocurre en las formas de ramificación temprana (*e.g.*, *Haplocheirus*; Choiniere *et al.*, 2010).

En este sentido, en vista craneal, el cótilo humeral de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) es ligeramente cóncavo con un contorno elíptico (Fig. IV.16), y los márgenes laterales y mediales están bien expandidos como en *Mononykus* y *Albertonykus* (Perle *et al.*, 1994; Longrich y Currie, 2009). Distal al cótilo humeral existe una depresión craneal delimitada a ambos lados por crestas longitudinales afiladas (Fig. IV.16), en las que probablemente se insertan músculos pronadores y supinadores del antebrazo (ver la reconstrucción miológica en **7.4.1. Observaciones generales en el miembro anterior de Alvarezsauria**).

Las superficies lateral y medial son ligeramente cóncavas cranealmente y planas distalmente (Fig. IV.16-17), tal como sucede en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Xiyunykus*, *Mononykus*, *Albertonykus*; Perle *et al.*, 1994; Longrich y Currie, 2009; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018).

El eje de la ulna es recto (Fig. IV.16-17), como en todos los alvarezsaurios (*i.e.*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Xiyunykus*, *Mononykus*, *Albertonykus*; Perle *et al.*, 1994; Longrich y Currie, 2009; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018), y difiere de la condición arqueada de la mayoría de los maniraptores (Gauthier, 1986; Choiniere *et al.*, 2010).

La tróclea del carpo es fuertemente convexa distalmente, formando una gran superficie articular distal convexa (Fig. IV.17), tal como se aprecia en *Mononykus* y *Albertonykus* (Perle *et al.*, 1994; Longrich y Currie, 2009). Existe una faceta articular triangular pequeña pero distinta en la esquina caudomedial de la tróclea del carpo (Fig. IV.17). Esta superficie, que también se observa en *Mononykus* y *Albertonykus* (Perle *et al.*, 1994; Longrich y Currie, 2009), tiene un ángulo de casi 90° con respecto a la tróclea carpal restante.

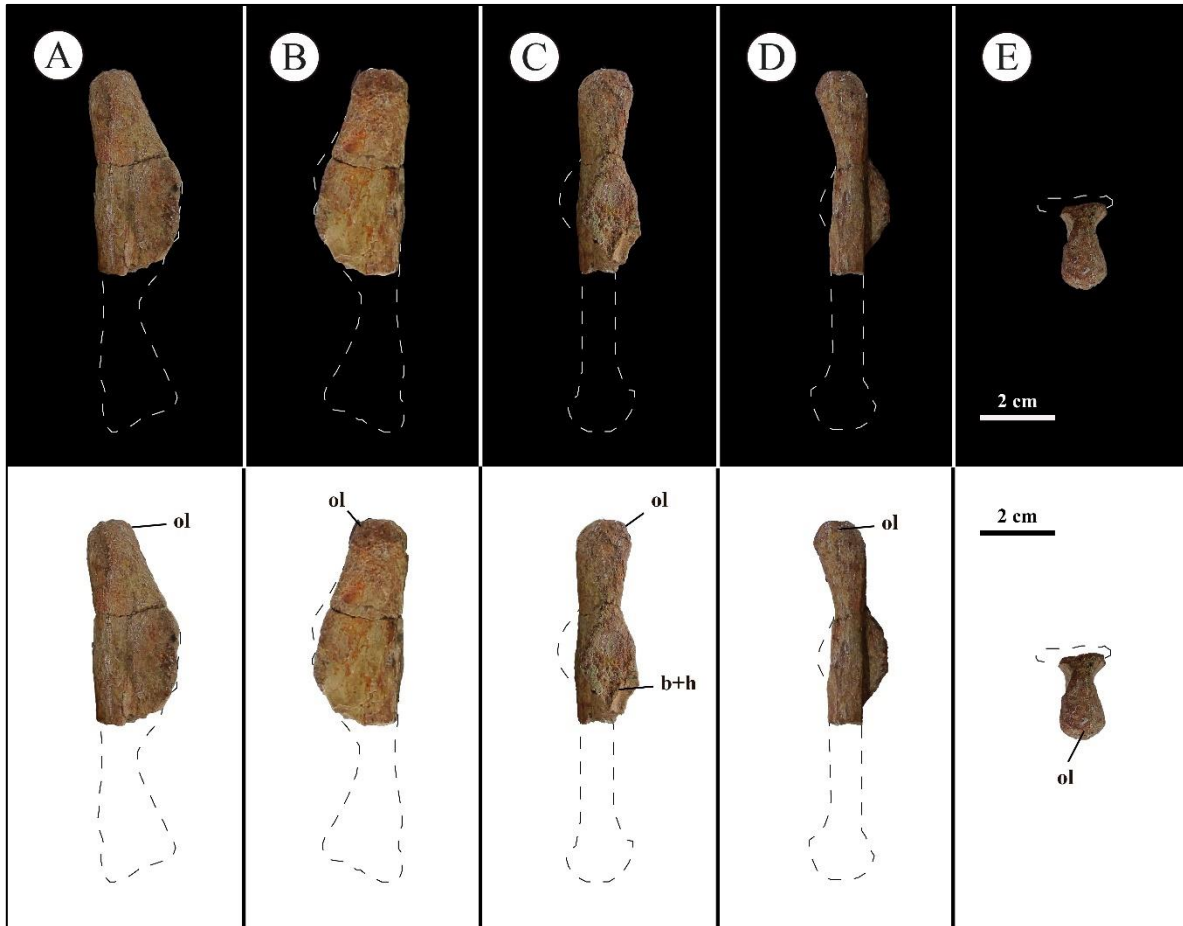


Figura IV.16. Ulna derecha del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista lateral; B, vista medial; C, craneal; D, vista caudal; E, vista proximal. Abreviaturas: ol, proceso de olécranon; b+h, área de inserción para el *M. brachialis* y *M. humeroradialis*. Escala equivalente a 2 cm.

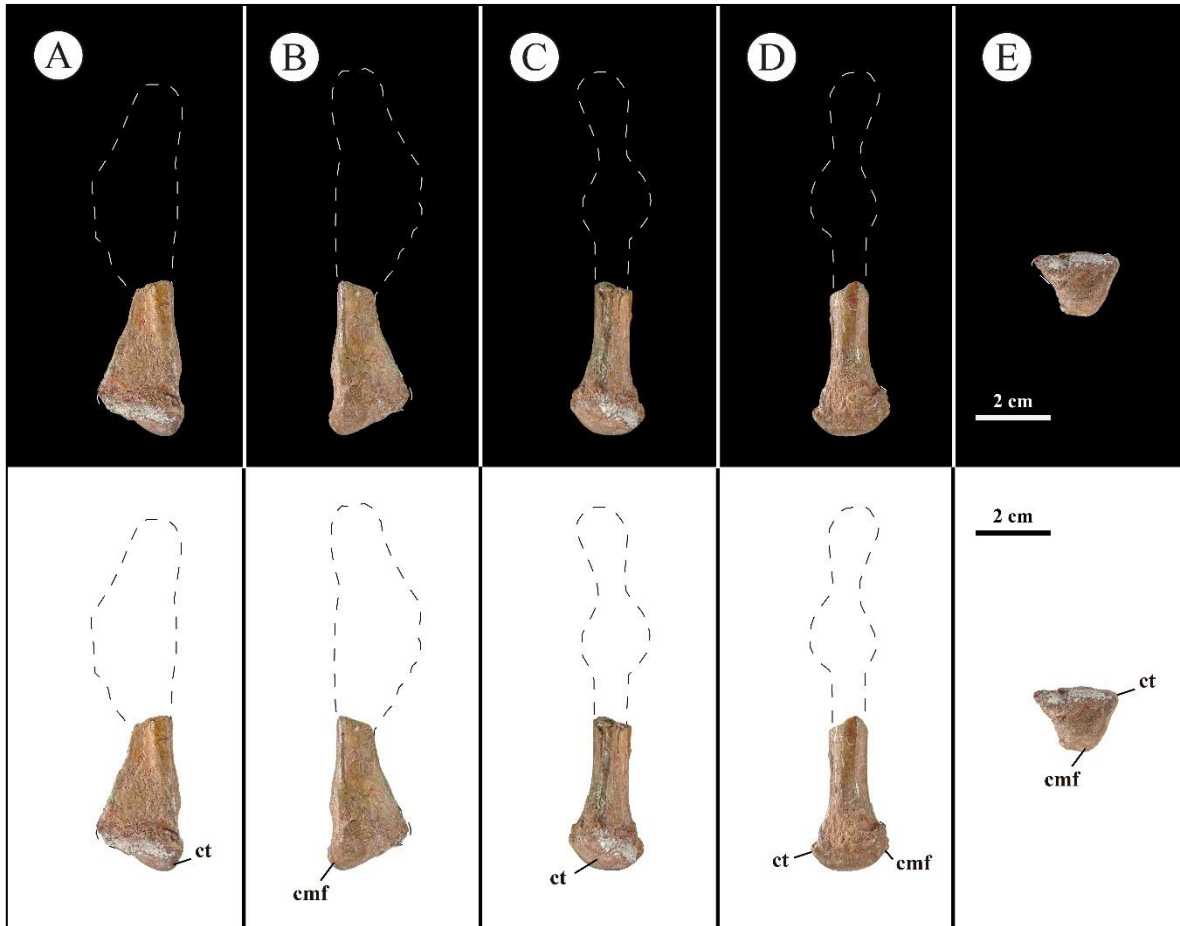


Figura IV.17. Ulna izquierda del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista lateral; B, vista medial; C, craneal; D, vista caudal; E, vista distal. Abreviaturas: ct, tróclea carpal; cmf, faceta caudomedial de la tróclea carpal. Escala equivalente a 2 cm.

4.1.7.3.2.3. Radio

Novas (1996, 1997) menciona que el holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) comprende una porción proximal de radio derecho (Novas, 1997; pg. 141). Sin embargo, se logró identificar un extremo proximal de un radio izquierdo, aunque más erosionado que el anterior (Fig. IV.18B). Lamentablemente, no es posible comparar las proporciones del radio con las de la ulna, pero se infiere que el primer elemento habría sido más corto que el segundo, ya que en las formas basales (*e.g.*, *Haplocheirus*; Choiniere *et al.*, 2010) el radio representa el 95% de la longitud de la ulna, mientras que en las formas derivadas representa el 50% (*e.g.*, *Mononykus*; Perle *et al.*, 1994). La diáfisis de este elemento sugiere que no era

robusto como en los Parvicursorinae (*e.g.*, Chiappe *et al.*, 2002), sino delgado como ocurre en *Haplocheirus* (IVPP V15988).

En vista proximal, el radio de *Patagonykus puertai* posee un aspecto subtriangular (Fig. IV.18AB), ligeramente semejante a *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010). Al igual que en este último taxón, el extremo proximal se expande transversalmente, y el ápice se orienta craneoproximalmente (Fig. IV.18AB), como también se observa en el Parvicursorinae *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994). El cótilo humeral es cóncavo y está orientado craneoproximalmente (Fig. IV.18AB), a diferencia de *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994) en donde el cótilo humeral se orienta casi proximalmente y ligeramente caudalmente (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002). Proximocaudalmente, se observan dos facetas para la articulación con la ulna orientadas oblicuamente caudal y proximalmente (Fig. IV.18). Esta condición difiere de la presente en *Mononykus* (MPC 107/6), donde se observa una única superficie articular para la ulna, la cual es aproximadamente tan grande como el cótilo humeral (Perle *et al.*, 1994). Al igual que en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010), no hay indicios de una faceta articular radiocarpal hipertrofiada como se describe para *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994).

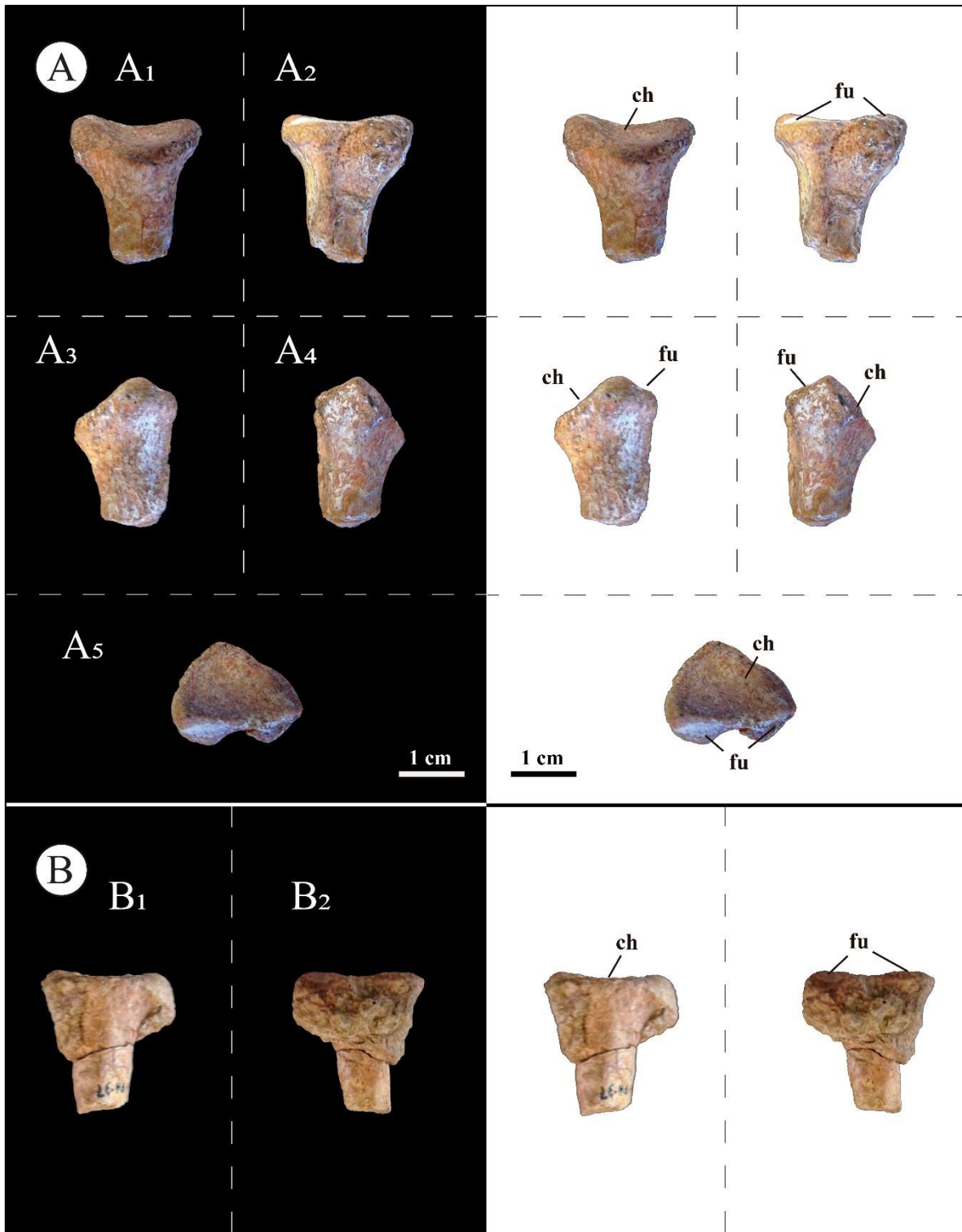


Figura IV.18. Porción proximal del radio derecho (A) e izquierdo (B) del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A₁, vista craneal; A₂, vista caudal; A₃, vista lateral; A₄, vista medial; A₅,

vista proximal; B₁, vista craneal; B₂, vista caudal. Abreviaturas: fu, faceta articular para la ulna; ch, cótilo humeral. Escala equivalente a 1 cm.

4.1.7.3.2.4. Carpometacarpo

El holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) se encuentra representado por un carpometacarpo derecho parcial integrado por el metacarpal II, el carpal semilunar y probablemente el metacarpal III (Fig. IV.19).

Entre los alvarezsáuridos, el carpometacarpo ha sido descrito para *Mononykus olecranus*, *Linhenykus monodactylus*, y el alvarezsáurido indeterminado de la Formación Bissekty (Perle *et al.*, 1994; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017). Este elemento también se conoce en *Shuvuuia deserti*, pero aún no se ha descrito en detalle (Chiappe *et al.*, 2002).

El carpometacarpo es deprimido en sentido dorsoventral (Fig. IV.19), tal como sucede en todos los alvarezsáuridos conocidos que conservan un carpometacarpo (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017). En vista dorsal o ventral, este elemento es subcuadrangular, siendo transversalmente más ancho que craneocaudalmente largo (Fig. IV.19). El carpometacarpo de los Parvicursorinae se destaca por ser rectangular, siendo su anchura transversal casi el doble que su longitud craneocaudal (*e.g.*, *Mononykus*, *Linhenykus*; Perle *et al.*, 1994; Xu *et al.*, 2013). La superficie articular proximal tiene un contorno triangular y se estrecha medialmente (Fig. IV.19), condición semejante a la observada en un alvarezsáurido (indeterminado) del Turoniano de Uzbekistan (Averianov y Sues, 2017). El carpometacarpo parece ser ligeramente retorcido a lo largo de su eje craneocaudal (Fig. IV.19).

La superficie dorsal del carpometacarpo es convexa, mientras que la ventral es cóncava como en el alvarezsáurido de Bissekty (Averianov y Sues, 2017). En vista dorsal, el carpometacarpo muestra una cresta longitudinal (Fig. IV.19), la cual está débilmente desarrollada en el alvarezsáurido de Uzbekistan (Averianov y Sues, 2017), pero ausente en *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994) y *Linhenykus* (Xu *et al.*, 2013).

En vista proximal, hay dos superficies articulares distintas, identificadas como las facetas central y medial (Fig. IV.19). La cara medial es triangular y convexa (Fig. IV.19) tal como sucede en el alvarezsáurido del Turoniano de Uzbekistan (Averianov y Sues, 2017).

La faceta articular distal es gínglimoide, y está claramente definida por sus márgenes (Fig. IV.19). La superficie distal se encuentra más expuesta en la superficie dorsal del elemento que en la ventral (Fig. IV.19), como sucede en *Linhenykus* (Xu *et al.*, 2013). Tanto en *Mononykus* como en el alvarezsáurido Bissekty, las superficies articulares dorsal y ventral de la tróclea distal están casi igualmente expuestas (Perle *et al.*, 1994; Averianov y Sues, 2017). El cóndilo lateral de la tróclea distal se proyecta más distalmente que el cóndilo medial (Fig. IV.19), condición que también se observa en *Linhenykus* (Xu *et al.*, 2013). Por el contrario, en *Mononykus* como en el alvarezsáurido Bissekty, ambos cóndilos se proyectan distalmente por igual (Perle *et al.*, 1994; Averianov y Sues, 2017). Además, en *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37), a diferencia del alvarezsáurido del Turoniano de Uzbekistan, el cóndilo lateral de la tróclea distal no es globular, y su eje mayor no se extiende perpendicular al plano dorsoventral (Averianov y Sues, 2017).

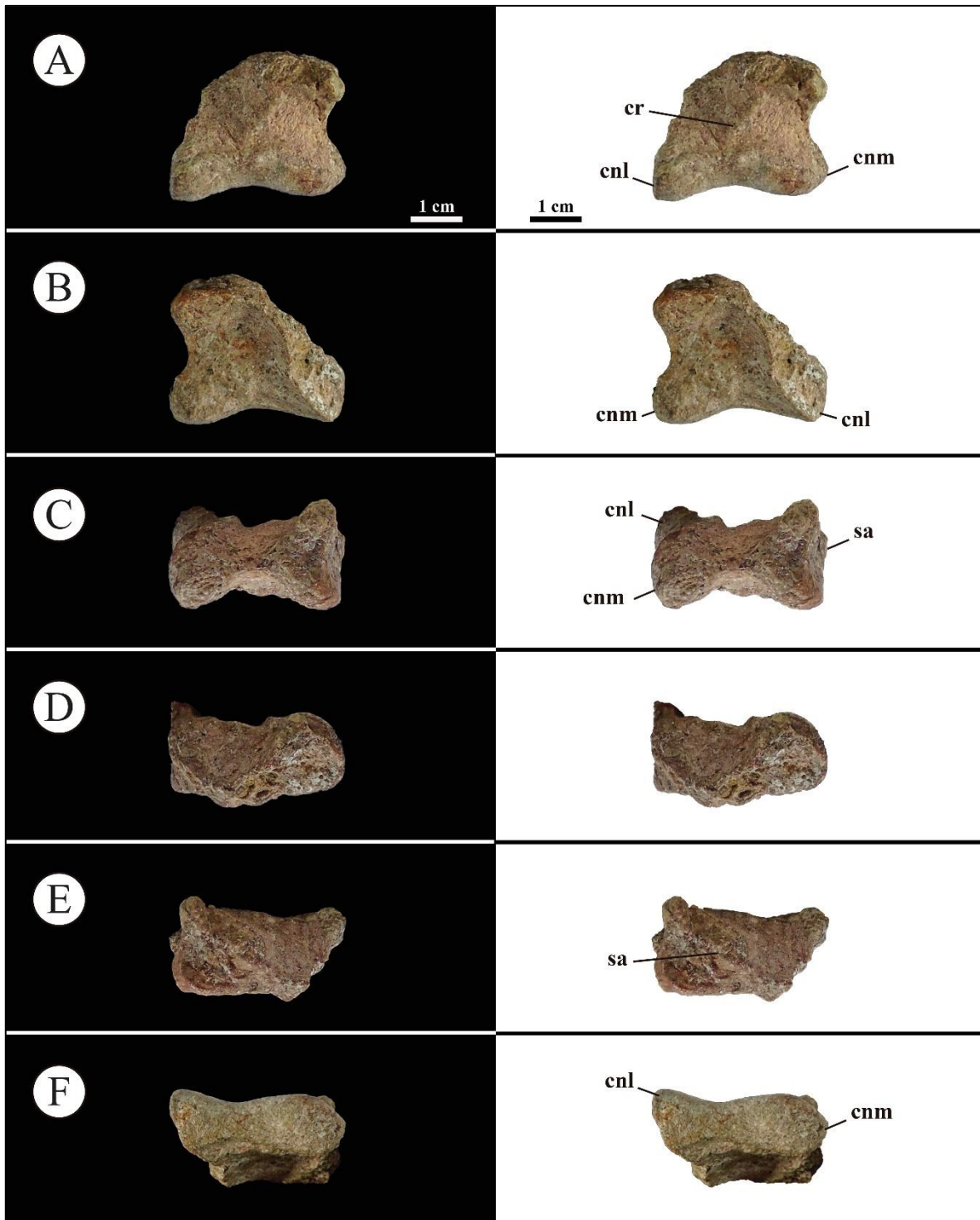


Figura IV.19. Carpometacarpo derecho del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista medial; D, vista lateral; E, vista proximal; F, vista distal. Abreviaturas: cnl, cóndilo lateral; cnm, cóndilo medial; sa, superficie articular. Escala equivalente a 1 cm.

4.1.7.3.2.5. Falanges manuales

En el espécimen tipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) solo se preservan dos falanges manuales, tratándose de una falange manual no ungueal (pre-ungueal) y una falange ungueal (Figs. IV.20 y IV.22). La falange pre-ungueal es la más completa, conservándose sin distorsiones, pero careciendo de varias partes mínimas del lado medial. Esta es interpretada como la falange II-1 por su robustez y dimensiones, tal como ocurre en los alvarezsaurios *Shishugouonykus* (Qin *et al.*, 2019), *Aorun* (Choiniere *et al.*, 2013), *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010), *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018) y *Shuvuuia* (MPD 100/120), cuyos dígitos III y IV son los más delgados de la mano. Además, articula perfectamente con el carpometacarpo derecho.

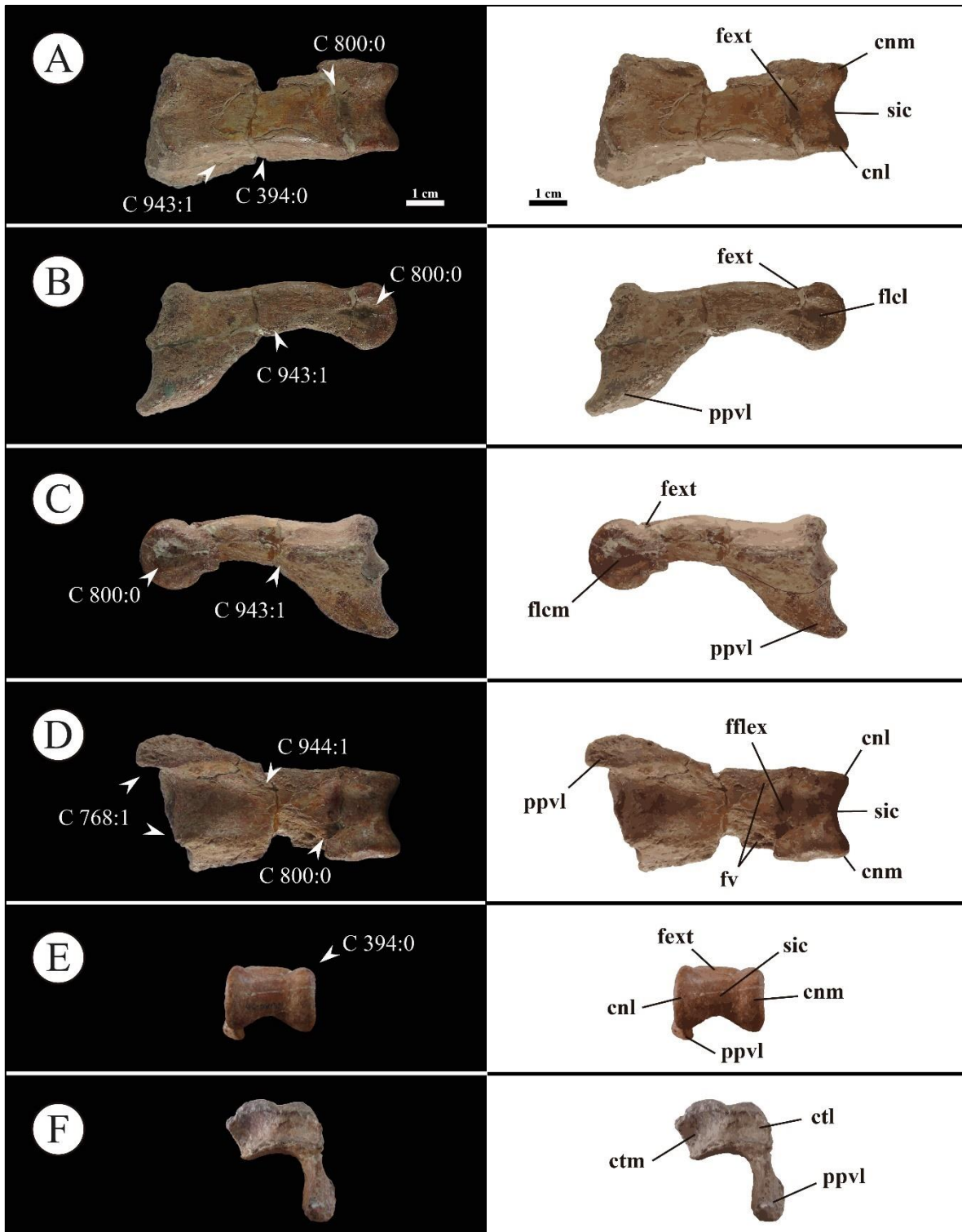


Figura IV.20. Falange manual derecha II-1 del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista dorsal; B, vista lateral; C, vista medial; D, vista ventral; E, vista caudal; F, vista craneal. Abreviatura: cnl, cóndilo lateral; cnm, cóndilo medial; ctl, cótilo lateral; ctm, cótilo medial; fext,

fosa extensora; fflex, fosa flexora; flcl, fosa de ligamento colateral lateral; flcm, fosa de ligamento colateral medial; fv, foramen ventral; ppvl, proceso ventral; sic, surco intercondilar. Escala equivalente a 1 cm.

Esta falange es larga y robusta, siendo 2,5 veces más larga craneocaudalmente que ancha lateromedialmente (Fig. IV.20), y 3,75 veces más larga craneocaudalmente que alta dorsoventralmente. En las formas de ramificación temprana tales como *Shishugounykus* (IVPP V23567), *Aorun* (IVPP V15709), *Haplocheirus* (IVPP V15988), y *Tugulusaurus* (IVPP V4025), el radio entre la longitud craneocaudal y el ancho lateromedial varía entre 4 a 4,5, mientras que en *Bannykus* (IVPP V25026) dicha dimensión es de aproximadamente 2,7. Respecto al radio entre la longitud craneocaudal y la altura dorsoventral, en el alvarezsaurio *Shishugounykus* es de 6, mientras que en *Aorun*, *Haplocheirus*, *Tugulusaurus* y *Bannykus*, varía entre 4,5 a 5. En las formas de ramificación tardía tales como *Linhenykus* (Xu *et al.*, 2011), *Mononykus* (Perle *et al.*, 1993), *Shuvuuia* (MPD 100/120) y el espécimen ZIN PH 2444/16, el radio entre la longitud craneocaudal y el ancho lateromedial varía entre 3 a 3,1; mientras que el radio entre la longitud craneocaudal y la altura dorsoventral varía entre 2 a 2,8.

La diáfisis de esta falange se curva ventralmente en su extremo caudal tal como sucede en *Aorun* y *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010, 2013), a diferencia de la diáfisis recta de los demás alvarezsaurios (Perle *et al.*, 1993; Suzuki *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2011, 2018; Qin *et al.*, 2019). Esta curvatura también se observa en ornitomimosaurios (*e.g.*, *Harpymimus*, GIN960910KD; Kobayashi, 2004), por lo que este carácter podría representar una homología primaria entre algunos alvarezsaurios y los ornitomimosaurios.

La diáfisis de la falange II-1 del holotipo de *Patagonykus* es subtriangular en sección transversal, siendo más ancha lateromedialmente en su mitad ventral, tal como ocurre en *Aorun* (IVPP V15709), *Haplocheirus* (IVPP V15988), *Bannykus* (IVPP V25026), *Tugulusaurus* (IVPP V4025) y el espécimen ZIN PH 2444/16. En este sentido, la cara medial se inclina dorsomedialmente, mientras que la cara lateral lo hace dorsolateralmente. En el caso de *Shishugounykus* (IVPP V23567), el eje de la diáfisis tiene forma de trapecio rectángulo en sección transversal, donde la cara medial se inclina en sentido dorsomedial,

mientras que la cara lateral es vertical. En cuanto a los Parvicursorinae tales como *Linhenykus*, *Shuvuuia* y *Mononykus*, el eje en sección transversal es subcuadrangular con ambas caras verticales.

Las caras medial y lateral de la falange II-1 de *Patagonykus* son cóncavas, tal como se observa en *Aorun*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Tugulusaurus* y el parvicursorino sin nombre de la Formación Bissekty (Averianov y Sues, 2017). Respecto a *Shishugounykus*, la cara medial es ligeramente cóncava en su mitad craneal y recta en su mitad caudal, mientras que su cara lateral es completamente recta a débilmente convexa. En cuanto a los alvarezsáuridos de ramificación tardía (e.g., *Linhenykus*, *Shuvuuia* y *Mononykus*), ambas caras son rectas a ligeramente convexas (Perle *et al.*, 1993; Suzuki *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2011).

Sobre la cara lateral de la falange II-1 de *Patagonykus*, se desarrolla un gran proceso, similar a un gancho, orientado en sentido craneoventral. En sección transversal, este proceso se ensancha en su extremo más ventral, siendo éste fuertemente robusto.

La cara medial se encuentra levemente dañada, por lo que no puede saberse si existe un proceso craneoventral. No obstante, es posible visualizar que en el extremo craneoventral de la cara medial se desarrollaba un proceso igual en función de su base fragmentada. Novas (1997) interpretó que este proceso no conservado pudo ser de igual tamaño al que se desarrolla en su cara lateral, en función de la extensión craneocaudal de la base del proceso. En los alvarezsaurios basales (e.g., *Aorun* y *Haplocheirus*) y ornitomimosaurios se observan pequeñas crestas en ambas caras. Un desarrollo mayor de estas crestas también se observa en Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1993; Suzuki *et al.*, 2002; Averianov y Sues, 2017), aunque no son tan desarrolladas como en el holotipo de *Patagonykus*. La gran extensión craneocaudal de la base de los procesos, la robustez de las bases de dichos procesos, y probablemente su gran profundidad dorsoventral, podrían ser características propias de *Patagonykus puertai* (i.e., autapomorfía), o bien una homología secundaria del clado Patagonykinae (i.e., sinapomorfía).

En vista dorsal, la falange es ligeramente simétrica, tal como ocurre en otros alvarezsaurios, con excepción de *Bannykus*, *Linhenykus* y *Mononykus*. En los dos primeros

taxones, la falange pre-ungueal II-1 es menos asimétrica que en *Mononykus*. Cranealmente, la falange se expande en sección transversal con respecto a su articulación distal. Esta morfología también se observa en *Shishugounykus*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*, *Linhenykus*, *Shuvuuia* y en el alvarezsáurido de la Formación Bissekty. En *Mononykus*, su extremo craneal es casi tan ancho como su extremo caudal, tal como se observa en el alvarezsáurido inédito (HGM L08-59) de la Formación de Qiupa.

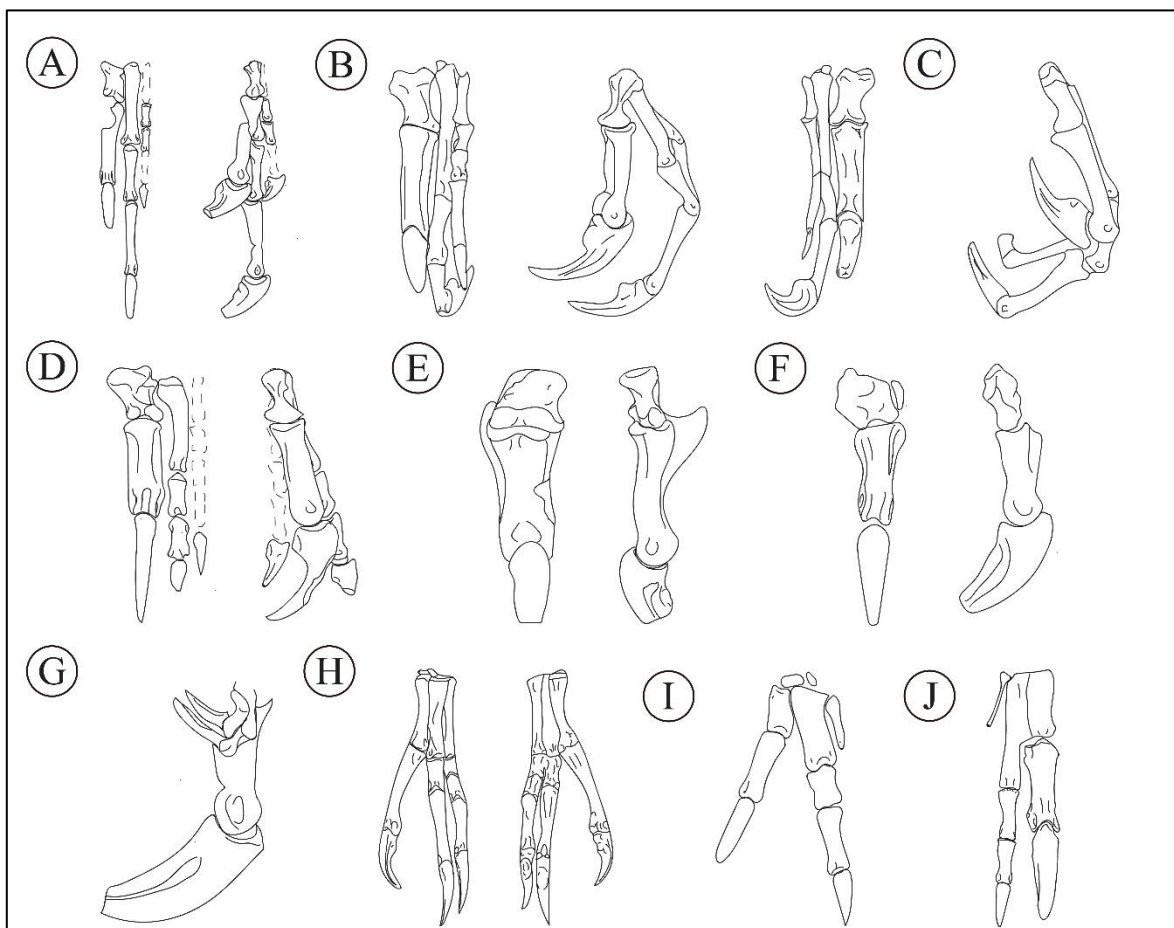


Figura IV.21. Mano de A, *Shishugounykus* en vista dorsal y medial; B, *Haplocheirus* en vista dorsal, medial y ventral; C, *Aorun* en vista medial; D, *Bannykus* en vista dorsal y medial; E, *Patagonykus* en vista dorsal y medial; F, *Linhenykus* en vista dorsal y medial; G, *Shuvuuia* en vista lateral; H, *Gallimimus* en vista dorsal y ventral; I, *Tyrannosaurus* en vista dorsal; J, *Gualicho* en vista dorsal. Sin escala.

Sobre el sector más craneal de la falange pre-ungueal de *Patagonykus*, se observa en vista dorsal una fosa ligeramente cóncava seguida de un sector convexo, que en vista lateral

o medial es la que define la curvatura caudoventral de la diáfisis. La extensión craneocaudal de esta fosa representa aproximadamente entre el 20 a 25% de la longitud total de la falange en las formas de ramificación temprana, mientras que en los Parvicursorinae representa aproximadamente entre el 40 a 45%. En *Patagonykus*, dicha longitud representa aproximadamente el 32% de la longitud total. Aparentemente, la superficie de anclaje para el músculo *Extensor digitorum brevis* fue mucho mayor en las formas del Cretácico Tardío, lo que tendría que ver con que dicho músculo desempeñaba, en esos dinosaurios, un papel más relevante al momento de extender el dígito manual II. Proximal a esta fosa, se observa una emarginación en forma de labio robusto, dorsal a la superficie articular proximal y que se desarrolla en sentido craneodorsal. Además, la superficie es irregular, dejando evidencia del anclaje para el músculo *Extensor digitorum longus* (Fig. IV.20). Este labio se encuentra menos desarrollado en otros alvarezsaurios de ramificación temprana y tardía (Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2011; Choiniere *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Qin *et al.*, 2019). Los únicos especímenes que presentan un desarrollo mucho mayor al observado en *Patagonykus* son *Mononykus* (Perle *et al.*, 1993) y HGM L08-59 (obs. pers.). Estos dos últimos se caracterizan por presentar un proceso dorsal que se proyecta desde la esquina dorsolateral de esta faceta, el cual, probablemente, restringía severamente el movimiento dorsal de la falange II-1, aunque con un anclaje de musculatura mucho mayor. En el caso del holotipo de *Patagonykus*, el desarrollo de este labio probablemente no influía en la restricción del movimiento, aunque probablemente contribuía al movimiento de la articulación carpometacarpo-falangeal, evitando posibles dislocaciones, y permitiendo que ambos segmentos (carpometacarpo y falanges) funcionaran más eficientemente como una unidad.

Proximal a la superficie articular caudal, en vista dorsal, se desarrolla una fosa profunda y de forma subtriangular para el ligamento extensor. Una fosa profunda para el ligamento extensor también se observa en *Bannykus* (IVPP V25026) y *Tugulusaurus* (IVPP V4025). No obstante, la forma de este carácter varía, siendo ovoide en IVPP V25026 y subrectangular en IVPP V4025, ésta última recordando la condición presente en Parvicursorinae. En *Shishugouonykus*, esta fosa es débilmente cóncava y de forma subcircular; mientras que en *Aorun* y *Haplocheirus* dicha condición no es mencionada en la literatura y es indistinguible en las fotos cedidas por Jonah Choiniere. En el parvicursorino

ZIN PH 2444/16, la fosa para el ligamento extensor y el surco intercondilar son tan profundos y continuos, que no se observa una fosa, tal como ocurre en otros alvarezsaurios.

La superficie articular caudal está bien desarrollada y es de tipo ginglimoide, con un surco intercondilar ancho lateromedialmente, y fuertemente cóncavo, aunque dicha concavidad es más profunda en su sector ventral. Esta condición es similar a la observada en los alvarezsaurios basales (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Bannykus* y *Tugulusaurus*). En cuanto a los Parvicursorinae (*e.g.*, *Mononykus*, ZIN PH 2444/16), el surco intercondilar se encuentra mucho más excavado, siendo más marcado en su aspecto ventral. Tanto el cóndilo lateral como el medial, no se proyectan mucho caudalmente, y alcanzan el mismo nivel. Además, tanto en vista lateral como medial, los cóndilos tienen el mismo tamaño y forma (*i.e.*, subcircular). Esta combinación de caracteres solo se observa en el alvarezsaurio *Shishugounykus* (IVPP V23567). En otros alvarezsaurios tales como *Bannykus*, *Tugulusaurus*, *Linhenykus*, ZIN PH 2444/16 y *Mononykus*, el cóndilo lateral es el que posee una proyección más caudal, incluso ventralmente. Lamentablemente, este carácter no es posible de observar en los especímenes tipo de *Aorun* y *Shuvuuia*. En vista dorsal, caudal y ventral, el cóndilo medial es ligeramente más ancho que el cóndilo lateral, condición que contrasta con la observada en Parvicursorinae, siendo el cóndilo lateral el más ancho de los dos. Respecto a las fosas de ligamentos colaterales, éstas están presentes, siendo fuertemente cóncavas y con forma de lágrima, condición compartida con los alvarezsaurios de ramificación temprana, pero que difiere de la condición subcircular presente en Parvicursorinae (Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013; Qin *et al.*, 2019).

La fosa de ligamento colateral medial se encuentra posicionada centralmente, mientras que la lateral se ubica más dorsalmente. Esta condición se observa en los alvarezsaurios de ramificación temprana tales como *Haplocheirus* y *Bannykus*, y difiere de la condición observada en *Linhenykus* y ZIN PH 2444/16, donde ambas fosas colaterales se encuentran centralmente ubicadas (Xu *et al.*, 2011; Averianov y Sues, 2017). En cuanto a *Shishugounykus* y *Aorun*, ambas se encuentran posicionadas dorsalmente (Choiniere *et al.*, 2013; Qin *et al.*, 2019).

La superficie articular craneal es fuertemente cóncava, y su forma en vista craneal posee un contorno que puede describirse como una “B” horizontal. Esta condición es muy

similar a la observada en ZIN PH 2444/16 (ver Averianov y Sues, 2017; 4B). En MCF-PVPH-37, el cótilo medial es mucho más grande que el cótilo lateral, tal como ocurre en *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994; 13A, 14C). No obstante, en los parvicursorinos *Linhenykus* y ZIN PH 2444/16, el cótilo lateral es el de mayor tamaño. Dicha condición no solo se observa en la falange pre-ungueal, sino que también es visible en el tamaño de los cóndilos del carpometacarpo (Xu *et al.*, 2013, Fig. 9; Averianov y Sues, 2017, Fig. 3). El cótilo lateral de la falange pre-ungueal de *Patagonykus* se encuentra más excavado que el cótilo medial, condición contraria a la observada en *Linhenykus* y ZIN PH 2444/16 (Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017). Además, ambos cótilos se encuentran separados por una cresta dorsoventral (Fig. IV.20), la cual se halla presente en otros alvarezsaurios. El cótilo lateral tiene un contorno en forma sub-ovoidal, con su eje mayor orientado casi horizontalmente; mientras que el cótilo medial tiene forma elipse, con su eje mayor oblicuo (Fig. IV.20).

La superficie ventral de la diáfisis es cóncava, y se encuentra recorrida longitudinalmente por un surco axial hasta su mitad craneal (Fig. IV.20). Este surco se extiende craneocaudalmente, aproximadamente al mismo nivel que los procesos flexores mencionados anteriormente (*i.e.*, proceso en forma de gancho; Fig. IV.20). Esta condición contrasta con la observada en *Shishugounykus*, *Aorun*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*, *Linhenykus*, ZIN PH 2444/16 y *Mononykus*, en donde el surco se extiende longitudinalmente sobre toda la diáfisis (*n.b.*, más allá de los procesos flexores limitando con la fosa flexora ubicada cranealmente con respecto a la superficie articular caudal). Caudal al surco axial, la diáfisis se encuentra comprimida lateromedialmente (*n.b.*, en forma de pellizco), originando dos fosas prominentes para el anclaje de algún paquete muscular flexor importante. Lamentablemente, este carácter únicamente se observa en *Patagonykus puertai*, por lo que genera cierta incertidumbre a la hora de su reconstrucción miológica. Cranealmente a su articulación caudal, se observa la fosa flexora ligeramente cóncava, con un contorno subelipsoidal. Esta morfología es compartida por los alvarezsaurios de ramificación temprana, con excepción de *Bannykus*, *Tugulusaurus* y Parvicursorinae, cuya morfología se destaca por ser subcircular y fuertemente cóncava.

Como se mencionó anteriormente, se preserva un fragmento de falange ungueal (Fig. IV.22). Aquí se identifica a dicho elemento como una falange ungueal manual perteneciente al dígito II, en función de su robustez (Fig. IV.22). En sección transversal es elíptica, tal como ocurre en otros alvarezsaurios (*e.g.*, Perle *et al.*, 1994; Novas, 1996, 1997; Suzuki *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Longrich y Currie, 2009; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019; Fowler *et al.*, 2020; Freimuth y Wilson, 2021). Tanto la curvatura externa e interna de la falange II-2 de *Patagonykus*, indican que este elemento carecía de una curvatura fuertemente pronunciada, tal como sucede en los alvarezsaurios basales (*i.e.*, *Shishugouonykus*, *Aorun*, *Haplocheirus*, *Bannykus*; *Tugulusaurus*; Rauhut y Xu, 2005; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019). Por el contrario, la curvatura de esta falange ungueal es similar a la observada en *Alvarezsaurus*, *Linhenykus*, *Albertonykus*, *Trierarchuncus*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, y ZIN PH 2444/16 (Perle *et al.*, 1994; Novas, 1996; Suzuki *et al.*, 2002; Longrich y Currie, 2009; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Fowler *et al.*, 2020; Freimuth y Wilson, 2021).

En vista dorsal, el eje del elemento es ligeramente asimétrico, tal como ocurre en Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Longrich y Currie, 2009; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Fowler *et al.*, 2020), siendo la cara medial ligeramente recta y la lateral ligeramente convexa (Fig. IV.22). Ambas caras se encuentran recorridas por una ranura longitudinal, tal como se observa en otros alvarezsaurios (Perle *et al.*, 1994; Novas, 1996, 1997; Suzuki *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Longrich y Currie, 2009; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019; Fowler *et al.*, 2020).

Su porción ventral es ligeramente cóncava craneocaudalmente, y convexa lateromedialmente. Craneal a su curvatura caudoventral, su superficie se encuentra expandida transversalmente recordando la morfología de un proceso flexor (Fig. IV.22). Un proceso flexor se encuentra presente en los alvarezsaurios de ramificación temprana (Rauhut y Xu, 2005; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019). La falange ungueal II-2 de *Alvarezsaurus* se caracteriza por llevar una cresta en forma de quilla en lugar de un proceso flexor (Novas, 1996), mientras que los Parvicursorinae (Perle

et al., 1994; Suzuki *et al.*, 2002; Longrich y Currie, 2009; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Fowler *et al.*, 2020; Freimuth y Wilson, 2021) carecen de este tipo de estructura.

En sección transversal, el elemento tiene un contorno elíptico (Fig. IV.22), tal como ocurre en otras falanges ungueales manuales de Alvarezsauria (Perle *et al.*, 1994; Novas, 1996, 1997; Suzuki *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Longrich y Currie, 2009; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019; Fowler *et al.*, 2020; Freimuth y Wilson, 2021).

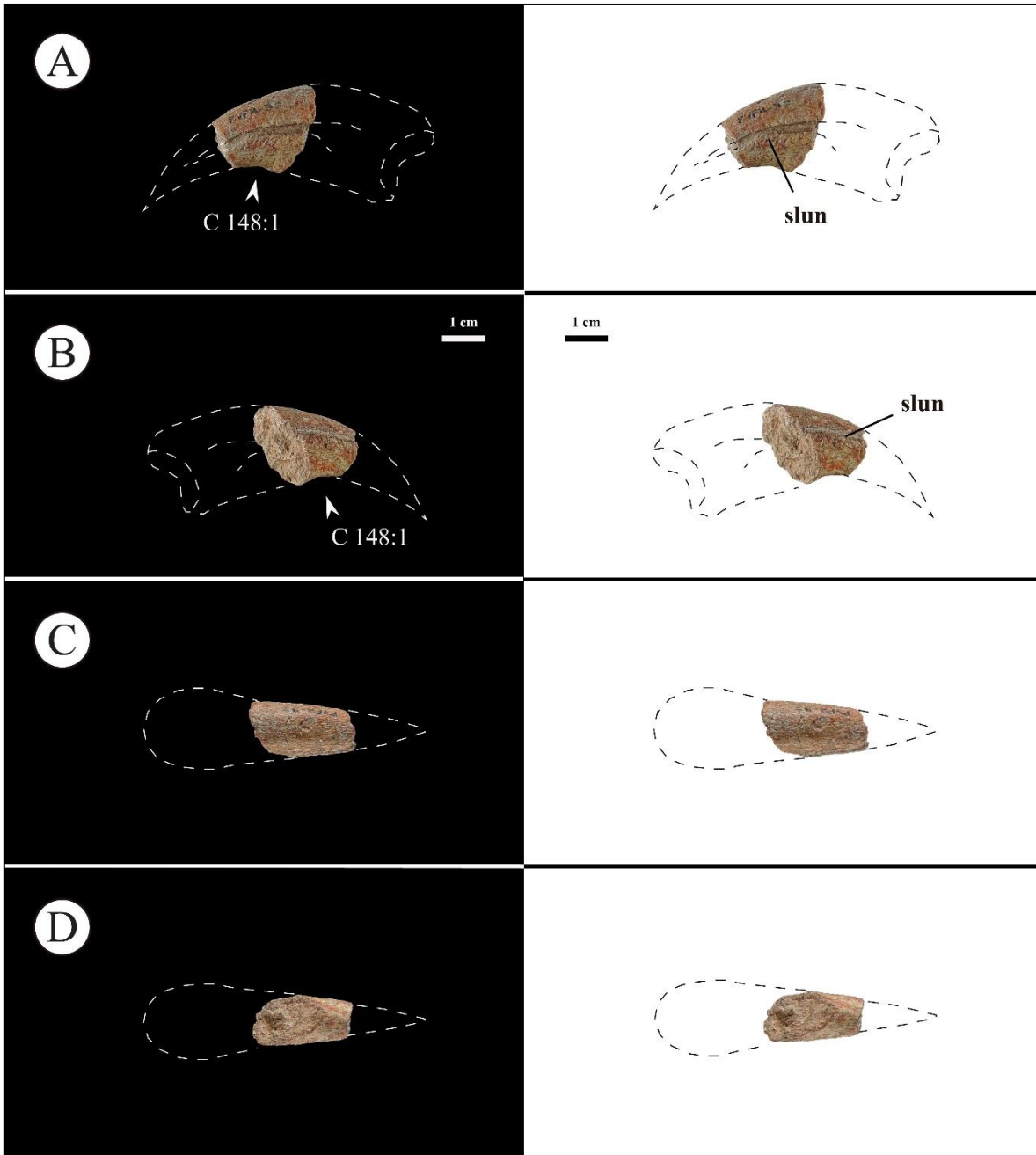


Figura IV.22. Falange ungual derecha II-2 de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37), en A, vista medial; B, vista lateral; C, vista dorsal; D, vista ventral. Abreviaturas: slun, surco longitudinal de la falange ungual. Escala equivalente a 1 cm.

4.1.7.3.3. CINTURA PÉLVICA

4.1.7.3.3.1. Ilion

El ilion de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) se encuentra representado por un fragmento del pedúnculo púbico del ilion derecho, y la región acetabular del izquierdo. Este último incluye el pedúnculo púbico e isquiático y parte del techo acetabular (Fig. IV.23). El pedúnculo púbico es de contorno subtriangular en sección transversal, y es más largo craneocaudalmente que ancho lateromedialmente (*n.b.*, 1,5 veces más largo). Un pedúnculo más largo craneocaudalmente que ancho transversalmente, también se menciona para *Haplocheirus* (IVPP V15988) y Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010), aunque en sección transversal son de contorno rectangular. El pedúnculo púbico se caracteriza por ser más largo que el pedúnculo isquiático (Fig. 23). Lamentablemente, en formas tales como *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019), *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010), *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), *Alvarezsaurus* (Bonaparte, 1991) y *Achillesaurus* (Martinelli y Vera, 2007) no se conoce la proyección de éste respecto al pedúnculo isquiático. No obstante, en los Parvicursorinae (*e.g.*, *Mononykus*; Perle *et al.*, 1994), ambos pedúnculos se proyectan al mismo nivel. Al igual que en los Parvicursorinae (*e.g.*, Chiappe *et al.*, 2002), el pedúnculo púbico de *Patagonykus* se orienta craneoventralmente (Fig. IV.23). La superficie lateral del pedúnculo púbico es rugosa, mientras que la superficie medial es lisa (Fig. IV.23). Por su parte, el pedúnculo isquiático es casi tan largo craneocaudalmente como el pedúnculo púbico (Fig. IV.23). Este es proporcionalmente robusto, dorsoventralmente bajo, y triangular en sección transversal y lateral (Fig. IV.23). El pedúnculo isquiático exhibe dos facetas articulares bien definidas, la primera correspondiente a un antitrocánter elevado, orientado craneolateralmente (Fig. IV.23), mientras que la segunda consta de una superficie articular triangular, orientada medial y ventralmente (*n.b.*, presumiblemente para el isquion). La superficie medial del pedúnculo isquiático tiene cicatrices profundas (Fig. IV.23), tal como se observa en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116), que probablemente representen la inserción de las costillas sacras.

Hay una cresta supracetabular (Fig. IV.23) que, al igual que en *Shishugounykus* (IVPP V23567), *Bannykus* (IVPP V25026), *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), se caracteriza por

estar fuertemente desarrollada (Fig. IV.23). En los Parvicursorinae (e.g., *Mononykus*; Perle *et al.*, 1994) la cresta está fuertemente desarrollada lateralmente, siendo más prominente que en *Patagonykus*. En *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116), esta cresta está débilmente desarrollada. En *Patagonykus*, la cresta supracetabular está casi restringida a la porción dorsal de la abertura acetabular, y no se continúa anteriormente con el borde lateral del pedicelo púbico y/o isquiático. Esta morfología difiere de la observada en *Bannykus* (IVPP V25026), donde dicha cresta se extiende hasta la base del pedúnculo isquiático, y presumiblemente hasta el púbico (Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019).

El techo acetabular es plano a ligeramente cóncavo, y transversalmente estrecho (Fig. IV.23), especialmente a nivel del pedúnculo púbico. En la cara medial, la abertura acetabular tiene un contorno subtriangular, como en *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019), *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019) y *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994).

La superficie lateral de la lámina preacetabular ilíaca es fuertemente convexa dorsoventralmente (Fig. IV.23), y a diferencia de lo mencionado por Novas (1997), se preserva la base de una cresta, presumiblemente aquella que limita dorsalmente la fosa *cuppediticus* (Fig. IV.23). La lámina postacetabular, rota caudalmente al nivel del pedúnculo isquiático, posee amplias cavidades internas como las que se describen para *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019).

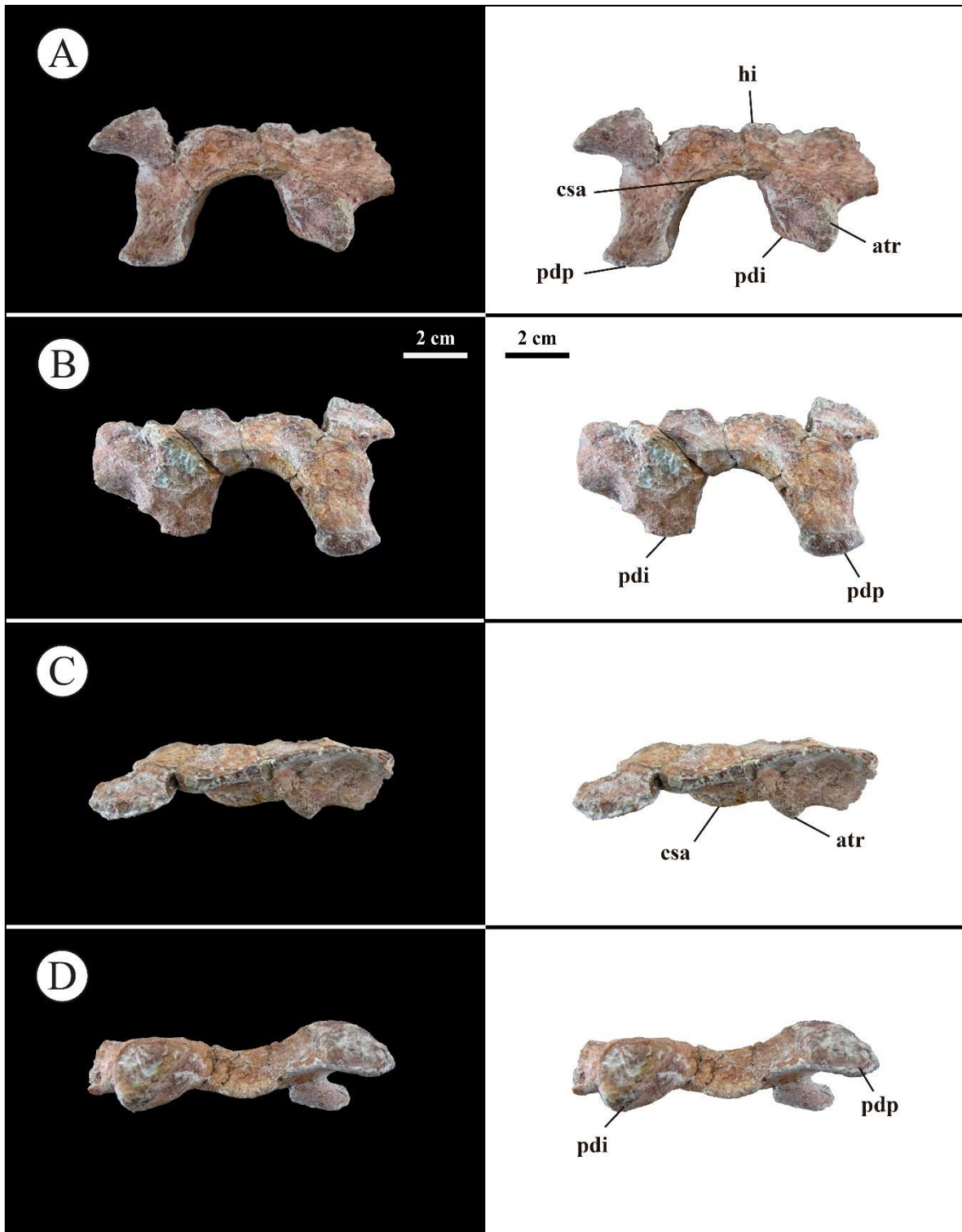


Figura IV.23. Fragmento del ilion del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista lateral; B, vista medial; C, vista dorsal; D, vista ventral. Abreviaturas: pdp, pedúnculo púbico; pdi,

pedúnculo isquiático; csa, cresta supracetabular, atr, antitrocánter; hi, hola ilíaca. Escala equivalente a 2 cm.

4.1.7.3.3.2. Pubis

Novas (1997) menciona que el pubis se encuentra representado por la porción proximal del izquierdo y la mayor parte del eje y el extremo distal del derecho (Novas, 1997; pg. 150). Sin embargo, cuando se visitó la colección en el museo “Carmen Funes” de Plaza Huincul, se observó un pubis derecho completo (Fig. IV.24). Aquí remitimos ambos elementos originalmente referidos como porciones derecha e izquierda por Novas (1997), como un solo elemento derecho en función de su articulación perfecta y natural.

El eje del pubis es largo y delgado como ocurre en *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290) y MPCN-PV 738, y está levemente orientado caudoventralmente con respecto al pedicelo púbico del ilion (condición mesopúbica) (Fig. IV.24). Esta condición contrasta con lo que observa en los Parvicursorinae, donde el eje tiene forma de varilla y se encuentra apresado contra el isquion (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Hutchinson y Chiappe, 1998; Chiappe *et al.*, 2002, Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022).

La superficie articular del ilion tiene un contorno elíptico y ocupa casi las tres cuartas partes del extremo proximal (Fig. IV.24). La superficie acetabular es craneocaudalmente cóncava e inclinada lateroventralmente (Fig. IV.24). La superficie articular del isquion es rugosa y transversalmente estrecha (Fig. IV.24). El eje vertical de esta superficie se inclina ventromedialmente con respecto al eje longitudinal del eje púbico (Fig. IV.24).

Proximal y distalmente, el eje en sección transversal tiene forma ovoide (Fig. IV.24), asemejándose a la condición observada en *Bonapartenykus* (MPCA 1290) y en MPCN-PV 738.

La superficie medial de la porción proximal del pubis de MCF-PVPH-37 es craneocaudalmente convexa y proximalmente cóncava, condición descrita para MPCN-PV 738 (Salgado *et al.*, 2009; anteriormente designado como MGPIFD-GR 194). Esta convexidad se debe a un pequeño tubérculo que se desarrolla en esta zona y que se dirige en sentido oblicuo. Esta prominencia o tubérculo se encuentra poco desarrollado al

compararse con la condición observada en MPCN-PV 738. En *Bonapartenykus*, este es débilmente visible dada su naturaleza fragmentaria en este sector. La superficie proximal lateral del pubis es casi plana a débilmente convexa (Fig. IV.24), tal como se observa en *Bonapartenykus* (MPCA 1290). La diáfisis púbica es sigmoidea en vista craneal o caudal y está orientada ventromedialmente (Fig. IV.24). En vista lateral, está arqueado craneocaudalmente, con su margen anterior convexo y su margen posterior cóncavo (Fig. IV.24), como ocurre en *Bonapartenykus* y MPCN-PV 738.

La superficie medial tiene una cresta longitudinal no articular (*i.e.*, “*pubic apron*” o sínfisis púbica), aunque la sínfisis púbica parece estar restringida al pie distal (Fig. IV.24). El pubis se encuentra fuertemente desarrollado, siendo transversalmente macizo y craneocaudalmente más ancho que el extremo proximal del hueso. Esta morfología es una plesiomorfía que también se observa en *Bonapartenykus* y MPCN-PV 738, y que está ausente en la mayoría de las especies de alvarezsáuridos derivados (Novas, 1997; Xu *et al.*, 2010; Agnolin *et al.*, 2012).

Distalmente, el pie púbico se expande mucho caudalmente y apenas cranealmente (Fig. IV.24). El proceso anterior del pie púbico presumiblemente era pequeño, en base a las proporciones conservadas, representando entre el 10 a 40% en relación a la proyección del proceso posterior del pie púbico, condición que sí se observa en MPCN-PV 738. La superficie medial del pie es plana, con finas estrías y rugosidades distales (Fig. IV.24).

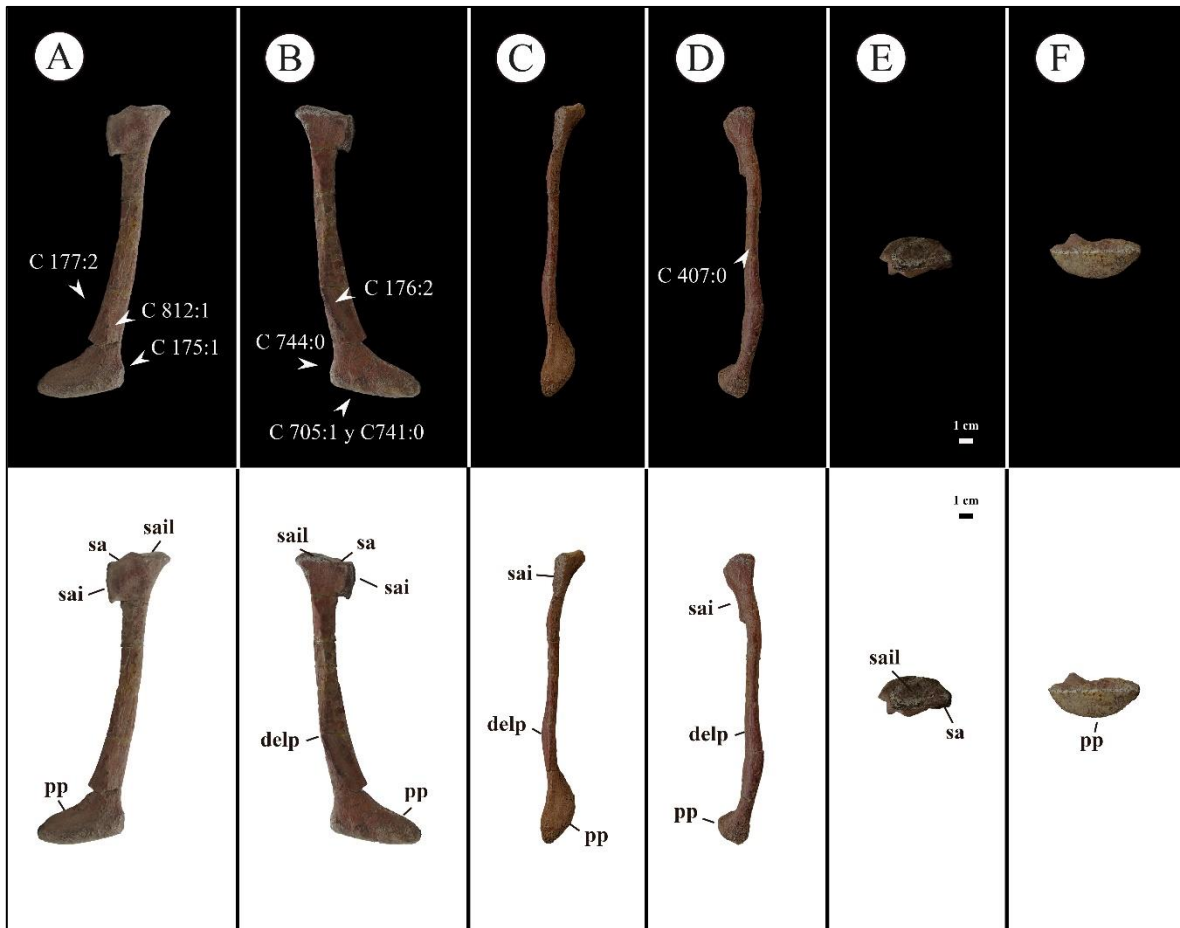


Figura IV.24. Pubis derecho del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, en vista lateral; B, vista medial; C, vista caudal; D, vista craneal; E, vista proximal; F, vista caudal. Abreviaturas: sa, superficie acetabular; sai, superficie articular del isquion; sail, superficie articular para el ilion; delp, sínfisis púbica; pp, pie púbico. Escala equivalente a 1 cm.

4.1.7.3.3.3. Isquion

La cintura pélvica de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) también está representada por fragmentos proximales del isquion izquierdo y derecho (Fig. IV.25).

El pedúnculo púbico del isquion es dorsoventralmente largo respecto al pedúnculo ilíaco (*n.b.*, 20% más largo). Esto sugiere que, al igual que en las formas basales (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Haplocheirus*; Choiniere *et al.*, 2010; Qin *et al.*, 2019) y derivadas (*Xixianykus*; Xu *et al.*, 2010), el pedúnculo púbico del isquion formó una extensa articulación a tope con el pedúnculo isquiático del pubis. Sin embargo, el pedúnculo púbico

es craneocaudalmente corto (Fig. IV.25) en comparación con *Shishugounykus* (IVPP V23567), reflejando una región acetabular craneocaudalmente reducida. Esta condición se asemeja a la observada en Parvicursorinae (e.g., *Xixianykus*; Xu *et al.*, 2010). En vista craneal, la superficie articular del pedúnculo púbico del isquion es rectangular, con márgenes bien definidos (Fig. IV.25), morfología que dista de la superficie articular de contorno subcircular que se observa en *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019). Inmediatamente por debajo del proceso púbico, hay una pequeña muesca en el margen ventral del elemento (Fig. IV.25), tal como se describe *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010).

La superficie articular del pedúnculo ilíaco es subtriangular, siendo lateromedialmente tan ancho como craneocaudalmente largo (Fig. IV.25). Tal como menciona Novas (1997), en vista craneal, el isquion y el ilion describen un ángulo de 120° cuando están articulados. La porción isquiática del antitrocánter es prominente y está orientada laterocraneal y dorsalmente (Fig. IV.25). El margen caudal del isquion es grueso, mientras que el craneal es delgado (Fig. IV.25), condición descrita para *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019) y *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010).

Si bien, la diáfisis del isquion no se conservó, esta habría sido de aspecto laminar, delgada y probablemente alargada como en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010) y *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019) (Fig. IV.25). Respecto al proceso obturador, este se encuentra ausente en la porción conservada, lo que sugiere que se habría localizado más distalmente, como sucede en *Haplocheirus* (IVPP V15988), o habría estado ausente, como en Parvicursorinae (e.g., *Shuvuuia*, *Xixianykus*; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010).

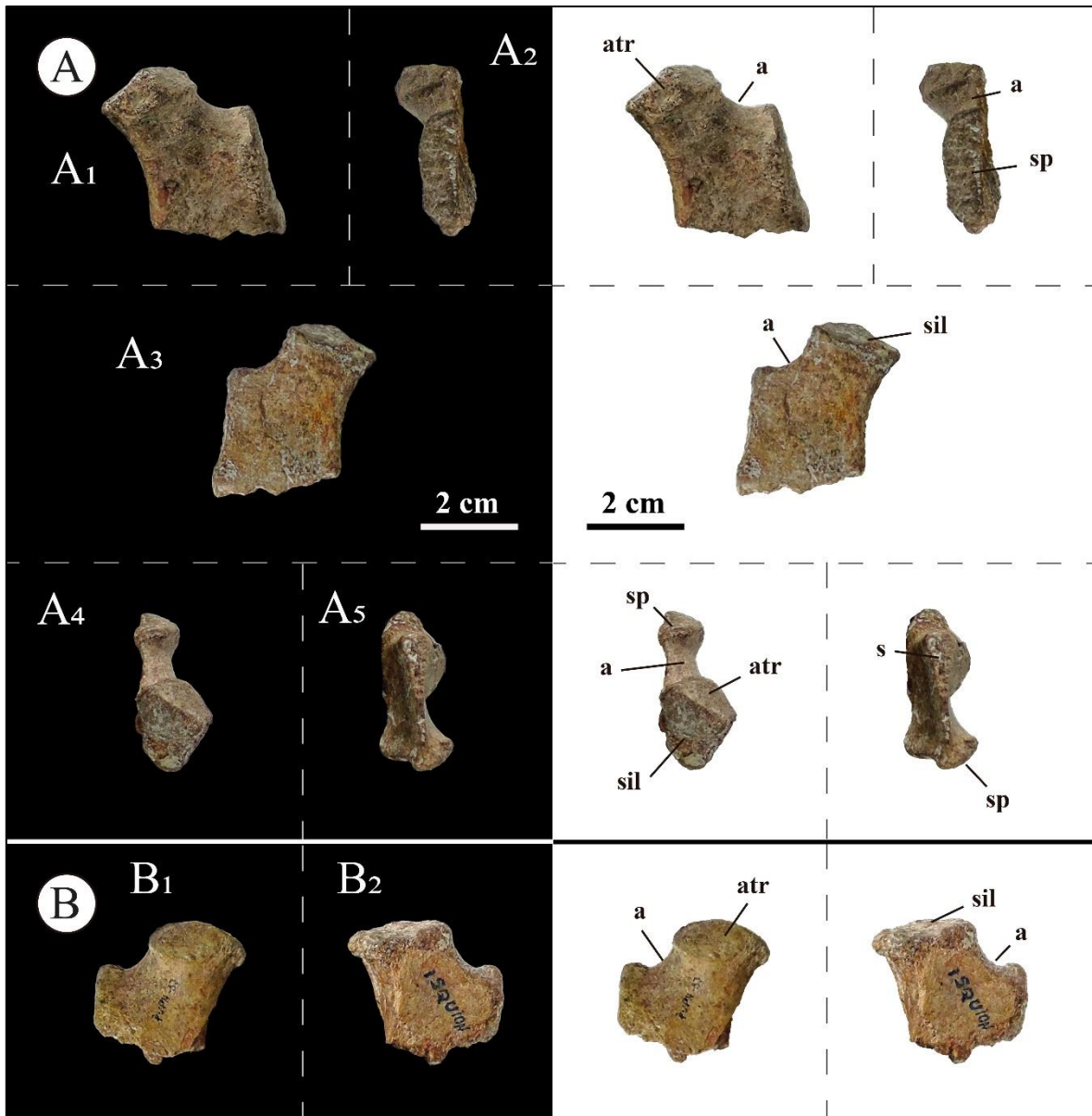


Figura IV.25. Porciones proximales del isquion derecho (A) e izquierdo (B) del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A₁, vista lateral; A₂, vista craneal; A₃, vista medial; A₄, vista proximal; A₅, vista distal. Abreviaturas: a, superficie acetabular; atr, antitrocánter; s, diáfisis del isquion; sil, superficie articular para el ilion; sp, superficie articular para el pubis. Escala equivalente a 2 cm.

4.1.7.3.4. MIEMBRO POSTERIOR

4.1.7.3.4.1. Fémur

MCF-PVPH-37 está representado por las porciones proximal y distal del fémur derecho (Fig. IV.26), y la distal del izquierdo (Fig. IV.27). Originalmente, Novas (1997) calculó la longitud total del fémur de *Patagonykus* a partir del espécimen tipo de *Mononykus olecranus* (Perle *et al.*, 1994), obteniendo un rango que oscilaría entre 270 y 300 milímetros. A partir de comparaciones y medidas obtenidas en las formas basales (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*) y tardías (*e.g.*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*, *Linhenykus*), aquí se interpreta que la longitud total del fémur de *Patagonykus* habría rondado los 320 milímetros.

Aunque no se conserva la cabeza femoral, su base indica una proyección en sentido medial, tal como ocurre en Alvarezsauria (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Martinelli y Vera, 2007; Xu *et al.*, 2013, 2018; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022). Lamentablemente, no es posible discernir si la cabeza femoral se proyectaba estrictamente medialmente como en *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019), *Haplocheirus* (Choiniere, 2010), *Tugulusaurus* (Rauhut y Xu, 2005), *Alvarezsaurus* (Bonaparte, 1991) y el subclado Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022), o en sentido dorsomedial como en *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116) y en MPCN-PV 738.

En base a la porción proximal del cuello femoral preservado, no es posible distinguir si el cuello es robusto como en las formas de ramificación temprana (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*), o si estaba comprimido transversalmente como ocurre en el subclado Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2013). El cuello femoral constituye un contrafuerte robusto y afilado, que confluye con el margen caudomedial de la diáfisis femoral (Fig. IV.26). Esta condición está presente en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116), MPCN-PV 738), y probablemente en *Bonapartenykus* (MPCA 1290).

Caudal a la cabeza femoral y separado de la base de ésta por una hendidura profunda, se encuentran los trocánteres mayor y anterior (Fig. IV.26). La superficie medial del trocánter mayor forma una superficie articular lisa (*i.e.*, fosa trocantérica) que se extiende sobre la porción proximal de la superficie caudal del fémur (Fig. IV.26). Esta fosa trocantérica solo se observa en *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116).

El trocánter anterior del fémur de MCF-PVPH-37 se proyecta proximalmente, alcanzando casi el margen craneal del trocánter mayor (Fig. IV.26). En función de la morfología y disposición de las bases preservadas de ambos trocánteres observados en MPCA 1290 y MPCN-PV 738, esta condición podría ser exclusiva del subclado Patagonykinae. En *Achillesaurus*, la proyección más proximal del trocánter anterior no habría superado el margen ventral de la cabeza femoral, tal como ocurre en las formas basales (*e.g.*, *Shishugounykus*; Qin *et al.*, 2019), mientras que en *Alvarezsaurus* (Bonaparte, 1991) y *Alnashetri* (Makovicky *et al.*, 2012) podría ocurrir de manera intermedia, como sucede en *Tugulusaurus* y *Bannykus*. Ambos trocánteres se encuentran separados por una hendidura estrecha y fuertemente profunda que culmina medialmente formando una fosa inter-trocantérica caracterizada por ser ancha, profunda y distalmente larga (Fig. IV.26). A diferencia de lo mencionado por Novas (1997), ambos trocánteres no se encuentran colocados en el mismo plano craneocaudal, sino que la posición relativa del trocánter anterior es más medial que el trocánter mayor (Fig. IV.26), carácter que se acentúa más en las formas basales (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*, Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019). Además, el trocánter anterior se orienta en sentido craneomedial, como sucede en *Shishugounykus* (IVPP V23567), *Alvarezsaurus* (MUCPV-54), *Alnashetri* (MPCA 477), y probablemente en MACN-PV-RN 1116.

En el fémur de *Patagonykus* no se observa el trocánter posterolateral que suele posicionarse distal al trocánter mayor sobre la superficie caudolateral del fémur, en todas las formas basales (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*; Rauhut y Xu, 2005; Choiniere, 2010; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019). En su lugar, se observa una pequeña superficie ligeramente cóncava con pequeñas rugosidades (Fig. IV.26) para la inserción del *M. iliofemoralis*. Esta última, también es observable en las formas patagónicas (*e.g.*, *Alvarezsaurus*, *Achillesaurus*, *Alnashetri*, *Bonapartenykus* y MPCN-PV 738).

Proximalmente, el fémur se expande craneocaudalmente como resultado del desarrollo del trocánter mayor y anterior (Fig. IV.26), presente en *Shishugouonykus* (IVPP V23567), *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), y *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116). En este sentido, la diáfisis femoral está comprimida lateromedialmente y tiene una sección transversal subtriangular al nivel del cuarto trocánter (Fig. IV.26). Esta morfología también se observa en *Alvarezsaurus* (Bonaparte, 1991) y probablemente en *Achillesaurus* (Martinelli y Vera, 2007). Distalmente, la diáfisis se vuelve elíptica, con la superficie caudal plana y muy separada de las superficies lateral y medial (Fig. IV.26).

Al igual que en *Shishugouonykus*, *Haplocheirus*, *Bannykus* y *Tugulusaurus* (Rauhut y Xu, 2005; Choiniere, 2010; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019), el cuarto trocánter está representado por una cresta longitudinal baja, convexa en vista lateral y que discurre distalmente a lo largo del margen caudomedial del fémur (Fig. IV.26). En este sentido, el margen laterocaudal de la diáfisis es afilado, observándose un pequeño agujero cerca del nivel del cuarto trocánter (Fig. IV.26). Este foramen también se ha reportado en *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994) y en *Alnashetri* (Makovicky *et al.*, 2012), aunque la posición de este foramen en estos dos taxones es más medial. En la superficie medial, a nivel del cuarto trocánter, el fémur presenta una ligera depresión para la inserción de *M. caudifemoralis longus*, como en *Shishugouonykus* (Qin *et al.*, 2019), *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), *Parvicursor* (Karhu y Rautian, 1996; Averianov y Lopatin, 2022), *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994).

Distalmente, sobre la superficie craneal de la diáfisis femoral, hay un surco longitudinal poco profundo que se continúa como una muesca, la cual puede ser observada en vista distal (Fig. IV.26-27). Este surco también se encuentra presente *Bannykus* (IVPP V25026), *Xiyunykus* (IVPP V22783) y *Tugulusaurus* (IVPP V4025), aunque se halla ausente en *Shishugouonykus* (IVPP V23567).

La superficie caudal es cóncava transversalmente y posee una depresión subtriangular profunda (*i.e.*, fosa poplítea) delimitada por las crestas lateral y medial que emanan del tubérculo ectocondíleo y el cóndilo distal medial, respectivamente (Fig. IV.26-27). Una fosa poplítea subdesarrollada se observa en IVPP V23567, mientras que en IVPP V22783 y IVPP V4025 es profunda, aunque lateromedialmente más ancha que en MCF-

PVPH-37. Respecto a las crestas que delimitan la fosa poplítea, en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) son robustas y cortas proximodistalmente, como sucede en *Shishugounykus* (IVPP V23567), *Xiyunykus* (IVPP V22783) y *Tugulusaurus* (IVPP V4025). Esta condición difiere de la presente en Parvicursorinae, cuyas crestas son robustas y largas proximodistalmente (Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022). Además, la fosa poplítea se abre distalmente, como en *Shishugounykus*, *Xiyunykus* y *Tugulusaurus* (Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2005; Qin *et al.*, 2019), pero difiere de la condición cerrada distalmente, como ocurre en Parvicursorinae (Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022). Por su parte, las superficies lateral y medial se caracterizan por ser lisas y transversalmente convexas como en otros alvarezsaurios.

El cóndilo medial del fémur es rectangular en su aspecto distal, y craneocaudalmente convexo, como ocurre en *Shishugounykus*, *Xiyunykus* y *Tugulusaurus* (Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2005; Qin *et al.*, 2019). Su margen lateral está interrumpido por una muesca pequeña pero profunda (Fig. IV.26-27). El cóndilo medial está más desarrollado en la superficie caudal que en la craneal del fémur (Fig. IV.26-27). Además, tal como ocurre en las formas de ramificación temprana, el cóndilo medial ocupa una posición más baja con respecto al tubérculo ectocondíleo, lo que puede observarse en vista caudal (Fig. IV.26-27).

El tubérculo ectocondíleo es proximodistalmente alargado, transversalmente estrecho y orientado verticalmente en vista caudal (Fig. IV.26-27), en contraste con *Shishugounykus*, *Xiyunykus* y *Tugulusaurus* (Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2005; Qin *et al.*, 2019) en el que es subhemisférico, con la superficie media convexa y la superficie lateral plana. El tubérculo está separado del cóndilo lateral por una muesca profunda como ocurre en otros alvarezsaurios.

El cóndilo lateral tiene forma de cono y se proyecta distalmente, alcanzando una posición más distal que el resto de la superficie articular distal (Fig. IV.26-27). Esta morfología se observa en *Xiyunykus* (IVPP V22783), *Tugulusaurus* (IVPP V4025) y *Shishugounykus* (IVPP V23567).

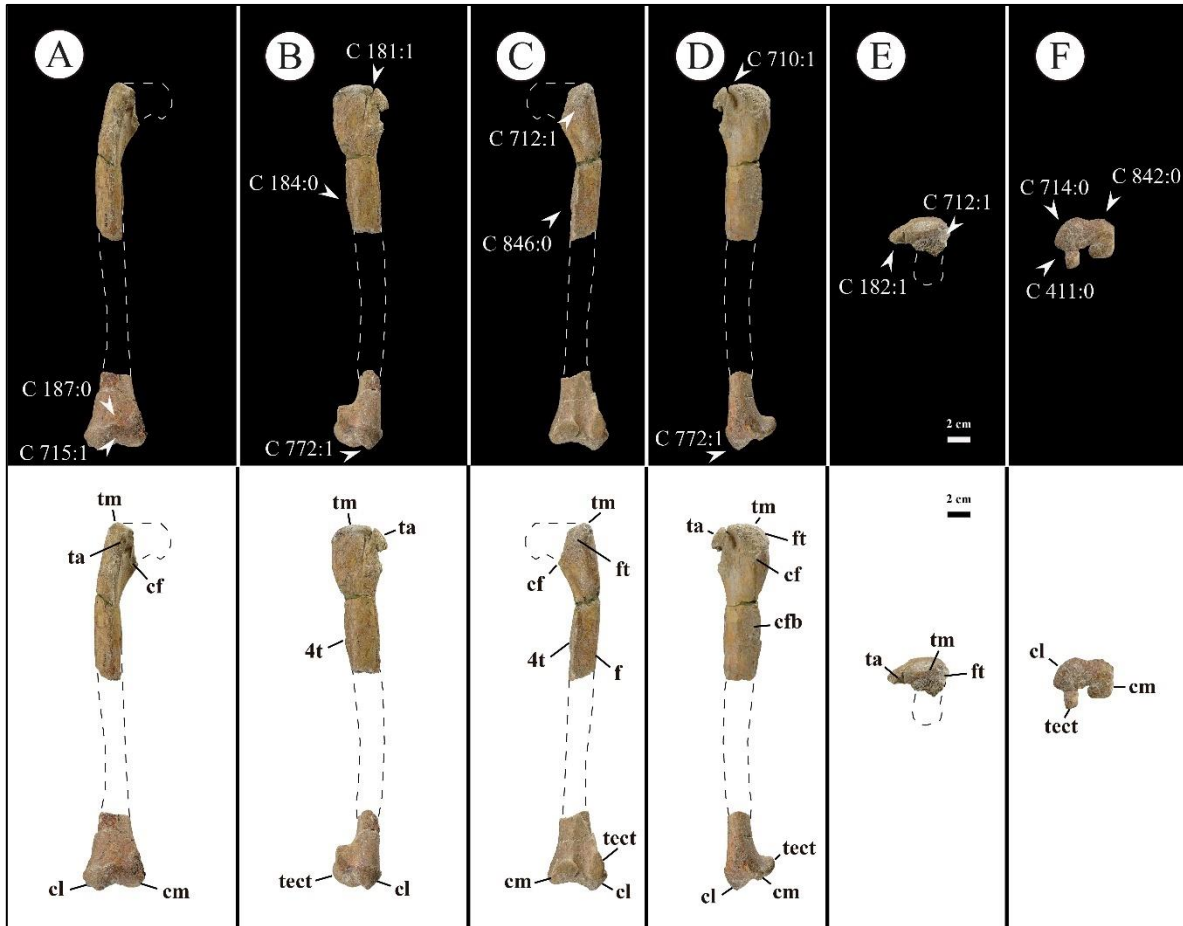


Figura IV.26. Fémur derecho del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, en vista craneal; B, en vista lateral; C, vista caudal; D, vista medial; E, vista proximal; F, vista dista. Escala equivalente a 2 cm. Líneas punteadas representan la reconstrucción del elemento.

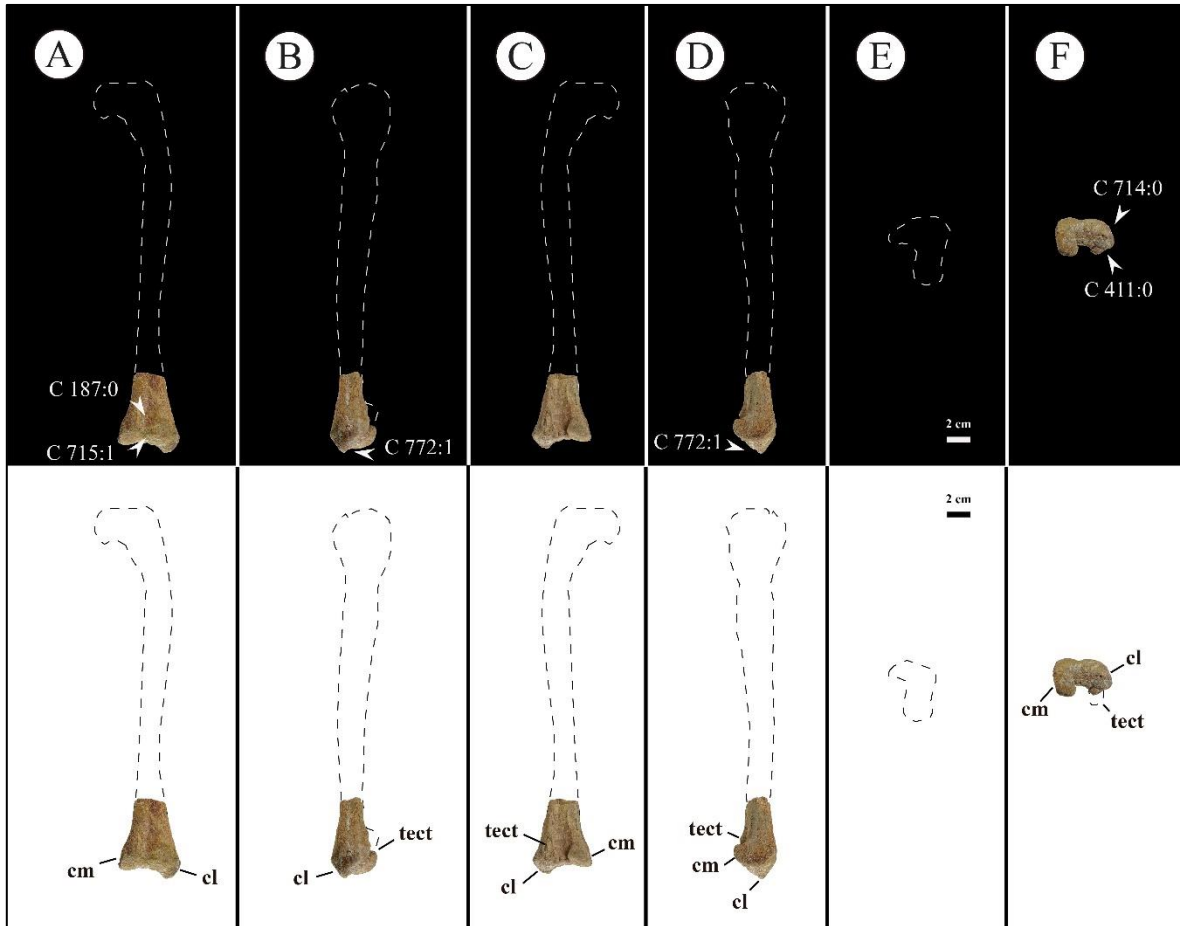


Figura IV.27. Fémur izquierdo del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, en vista craneal; B, en vista lateral; C, vista caudal; D, vista medial; E, vista proximal; F, vista dista. Escala equivalente a 2 cm. Líneas punteadas representan la reconstrucción del elemento.

4.1.7.3.4.2. Tibia

Se han preservado ambas tibias, de las cuales la izquierda es la más completa (Fig. IV.28-29). De la tibia derecha solo se han conservado el extremo proximal y distal del elemento (Fig. IV.28), mientras que el elemento izquierdo solo carece del sector distal de la diáfisis (Fig. IV.29). Originalmente, Novas (1997) calculó la longitud total de este elemento a partir de las formas del Cretácico superior de Asia (*e.g.*, *Mononykus*), estimando esa cifra en 340 milímetros. A partir de las formas basales (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Xiyunykus*, *Tugulusaurus*) fue posible reconstruir el elemento y estimar una longitud total que rondaría

los 352-400 milímetros (Fig. IV.28-29), el cual se ajusta a la longitud estimada para el fémur en función de las variaciones en las proporciones de este elemento.

La superficie articular proximal de la tibia es robusta, con el eje principal del extremo proximal orientado craneolateralmente, y un margen craneomedial semicircular (Fig. IV.28), como ocurre en *Haplocheirus* (Choiniere, 2010) y *Shishugounykus* (IVPP V23567). La superficie articular proximal de la tibia es casi plana a ligeramente cóncava e inclinada laterodistalmente, estando el punto más alto en posición caudal y medial (Fig. IV.28). Esta morfología es similar a la observada en IVPP V23567, pero no es apreciable en IVPP V15988 ya que se encuentra oscurecida por la matriz (Choiniere, 2010). En vista proximal, la cresta cnemial es prominente (Fig. IV.28), siendo similar en longitud craneocaudal a la de *Shishugounykus* y *Haplocheirus* (Choiniere, 2010; Qin *et al.*, 2019) y muchos otros celurosaurios. En este sentido, la cresta cnemial de *Patagonykus*, al igual que las formas basales, y difiere de la cresta cnemial robusta y craneocaudalmente corta de los Parvicursorinae (*Mononykus*, *Parvicursor*; Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Averianov y Lopatin, 2022). En sentido longitudinal, la cresta cnemial es corta, proyectándose unos pocos milímetros desde la diáfisis, tal como ocurre en *Tugulusaurus* (IVPP V4025), y diferente de la cresta cnemial relativamente extensa en *Shishugounykus* (IVPP V23567). Proximalmente, la cresta cnemial se proyecta al nivel de los cóndilos tibiales proximales tal como sucede en *Shishugounykus* (IVPP V23567), *Haplocheirus* (IVPP V15988) y *Tugulusaurus* (IVPP V4025), en lugar de más allá de ellos como en algunos ornitomimosaurios (Makovicky *et al.*, 2004), tiranosáuridos (Holtz, 2004) y ceratosaurios (Carrano y Sampson, 2008).

Lateralmente, la cresta cnemial se encuentra separada del cóndilo fibular (*i.e.*, cóndilo externo *sensu* Novas, 1996) por una muesca lateral (Fig. IV.28). Esta morfología está presente en las formas de ramificación temprana (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Tugulusaurus*, *Xiyunykus*; Rauhut y Xu, 2005; Choiniere, 2010; Qin *et al.*, 2019) y en Parvicursorinae (Chiappe *et al.*, 2002; Averianov y Lopatin, 2022). En estos últimos, la muesca es amplia craneocaudalmente, y profundamente cóncava (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Averianov y Lopatin, 2022).

El cóndilo fibular de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) es grande y forma una prominencia piramidal craneal y una porción caudal voluminosa, fuertemente convexa en sección transversal (Fig. IV.28). Esta morfología es apreciable en los especímenes *Xiyunykus* (IVPP V22783) y *Tugulusaurus* (IVPP V4025), difiriendo de la condición intumesciente y orbicular observada en *Shishugounykus* (IVPP V23567). En vista lateral, la porción voluminosa del cóndilo fibular de *Patagonykus* tiene forma de cilindro, con su eje mayor inclinado craneoventralmente y la superficie convexa orientada craneodorsalmente. El eje mayor del sector caudal del cóndilo fibular también se encuentra inclinado craneoventralmente en las formas de ramificación temprana (e.g., Qin *et al.*, 2019).

Medialmente, el cóndilo fibular se encuentra separado del cóndilo posterior (cóndilo interno *sensu* Novas, 1997; cóndilo medial *sensu* Choiniere, 2010) por una muesca estrecha y profunda, tal como en *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019). Esta morfología difiere de una muesca ligeramente más ancha y poco profunda observada en *Shishugounykus* (IVPP V23567), *Haplocheirus* (IVPP V15988) y *Tugulusaurus* (IVPP V4025). En Parvicursorinae (e.g., Perle *et al.*, 1994; Averianov y Lopatin, 2022) este surco es transversalmente más ancho y mucho más profundo que en los taxones mencionados previamente.

El cóndilo posterior es triangular en vista proximal y su superficie se inclina caudodistalmente (Fig. IV.28) como ocurre en *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019), *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019), *Tugulusaurus* (Rauhut y Xu, 2005) y en Parvicursorinae (e.g., *Parvicursor*; Karhu y Rautian, 1996; Averianov y Lopatin, 2022). Tal como menciona Choiniere (2010), el cóndilo posterior no se encuentra bien conservado, por lo que no es posible realizar comparaciones.

Distal al cóndilo fibular, a unos 15 milímetros por debajo de este, se extiende longitudinalmente la cresta fibular (Fig. IV.28). Esta extensión es similar a la condición observada en *Shishugounykus*, *Xiyunykus*, MPCN-PV 738 y Parvicursorinae (Chiappe *et al.*, 2002; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022), aunque difiere de la condición observada en *Haplocheirus* (IVPP V15988) y *Aorun* (IVPP V15709) cuya cresta fibular conecta con el extremo proximal de la fibula.

El eje de la tibia es delgado y presumiblemente alargado (Fig. IV.28). Proximalmente, el eje de la tibia es subtriangular, con la superficie lateral y medial convexas que convergen caudalmente; mientras que la superficie craneal es ligeramente cóncava. El modelo 3D de la tibia del espécimen de *Shishugouonykus* IVPP V23567 permite observar una morfología similar. Respecto al eje de la tibia de *Bonapartenykus* (MPCA 1290), está mal conservado y fuertemente distorsionado, pero parece haber tenido un aspecto similar al descrito aquí. Distalmente, el eje se comprime fuertemente craneocaudalmente, y se expande lateromedialmente (Fig. IV.28). En este sentido, el eje femoral tiene forma triangular en vista distal, y está fuertemente adherido al astrágalo y al calcáneo (Fig. IV.28-29). Esta morfología del eje tibial se observa en todos los alvarezsaurios (*e.g.*, *Shishugouonykus*, *Haplocheirus*, *Aorun*, *Tugulusaurus*, *Alvarezsaurus*, *Achillesaurus*, *Alnashetri*, *Bonapartenykus*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*, *Xixianykus*, *Linhenykus*; Bonaparte, 1991; Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Martinelli y Vera, 2007; Xu *et al.*, 2010; Agnolin *et al.*, 2012; Makovicky *et al.*, 2012; Choiniere *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2013, 2018; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Xu, 2022).

Distalmente, sobre la superficie craneal, hay un área triangular y suavemente cóncava que contacta con el proceso ascendente del astrágalo. Esta área se observa en todas las formas de ramificación temprana, mientras que en Parvicursorinae la misma se vuelve fuertemente cóncava (*e.g.*, *Mononykus*, *Parvicursor*, *Xixianykus*, *Linhenykus*; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010, 2013). Lateral a esta área, se observa una superficie longitudinal angosta, orientada craneolateralmente, para la articulación con la fíbula (Fig. IV.28-29). Esto sugiere que, en las formas patagónicas, la fíbula no se reduce distalmente como sucede en Parvicursorinae (Xu *et al.*, 2010, 2013; Averianov y Lopatin, 2022). Esta idea se basa en que *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Alnashetri* (MPCA 477) conservan fragmentos de fíbula articulados. El borde lateral de la tibia es afilado y separa la faceta fibular de la superficie caudal de la tibia (Fig. IV.28-29). El maléolo tibial externo está engrosado craneocaudalmente y se articula con una muesca dorsocaudal del calcáneo (Fig. IV.28). En vista caudal, la sutura entre la tibia y el astrágalo se inclina laterodistalmente (Fig. IV.28-29). La superficie distal caudal de la tibia es transversalmente

cóncava (Fig. IV.28-29), tal como ocurre en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), *Alnashetri* (MPCA 477) y *Bonapartenykus* (MPCA 1290).

4.1.7.3.4.3. Ástragalo y calcáneo

El ástragalo y calcáneo se encuentran fuertemente fusionados entre sí (Fig. IV.28). La morfología general del cuerpo astragalar es de aspecto similar al de *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116), con una superficie craneal cóncava y un cóndilo medial conspicuo y que se proyecta cranealmente (Fig. IV.28). El proceso ascendente del astrágalo es laminar, ancho y cóncavo transversalmente tal como ocurre en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116). Por debajo de la base del proceso ascendente, se observan forámenes profundos para la unión de ligamentos (Fig. IV.28), como ha sido descrito en *Alvarezsaurus* y *Achillesaurus* (Bonaparte, 1991; Martinelli y Vera, 2007). Se observa un contrafuerte laterocraneal prominente que se extiende desde el proceso ascendente del astrágalo hacia la faceta articular del calcáneo (Fig. IV.28), delimitando una cavidad en la que se articula el extremo distal de la fíbula tal como ocurre en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y posiblemente en *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116). El proceso ascendente está mal conservado, pero hay indicios en la tibia de su prolongación proximal, tal como ocurre en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116) y *Alnashetri* (MPCA 477). La sutura con el calcáneo está mal definida y es casi recta craneocaudalmente. Las superficies craneal, distal y caudal del cuerpo del astrágalo son transversalmente cóncavas, excepto el cóndilo medial del astrágalo (Fig. IV.28).

El calcáneo está comprimido transversalmente y proximalmente más profundo que el cóndilo astragalar medial (Fig. IV.28). El calcáneo es craneocaudal y transversalmente convexo, con la superficie lateral cóncava (Fig. IV.28). En el margen dorsal del calcáneo existen dos concavidades, una para la recepción del extremo distal de la fíbula y otra posterodorsal para el contacto con el maléolo tibial externo (Fig. IV.28).

En vista caudal, el borde distal de la tibia es recto con ambos maléolos ubicados a un mismo nivel como ocurre en *Alnashetri* (MPCA 477) y *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116), pero difiere de *Alvarezsaurus* (MUCPv-54).

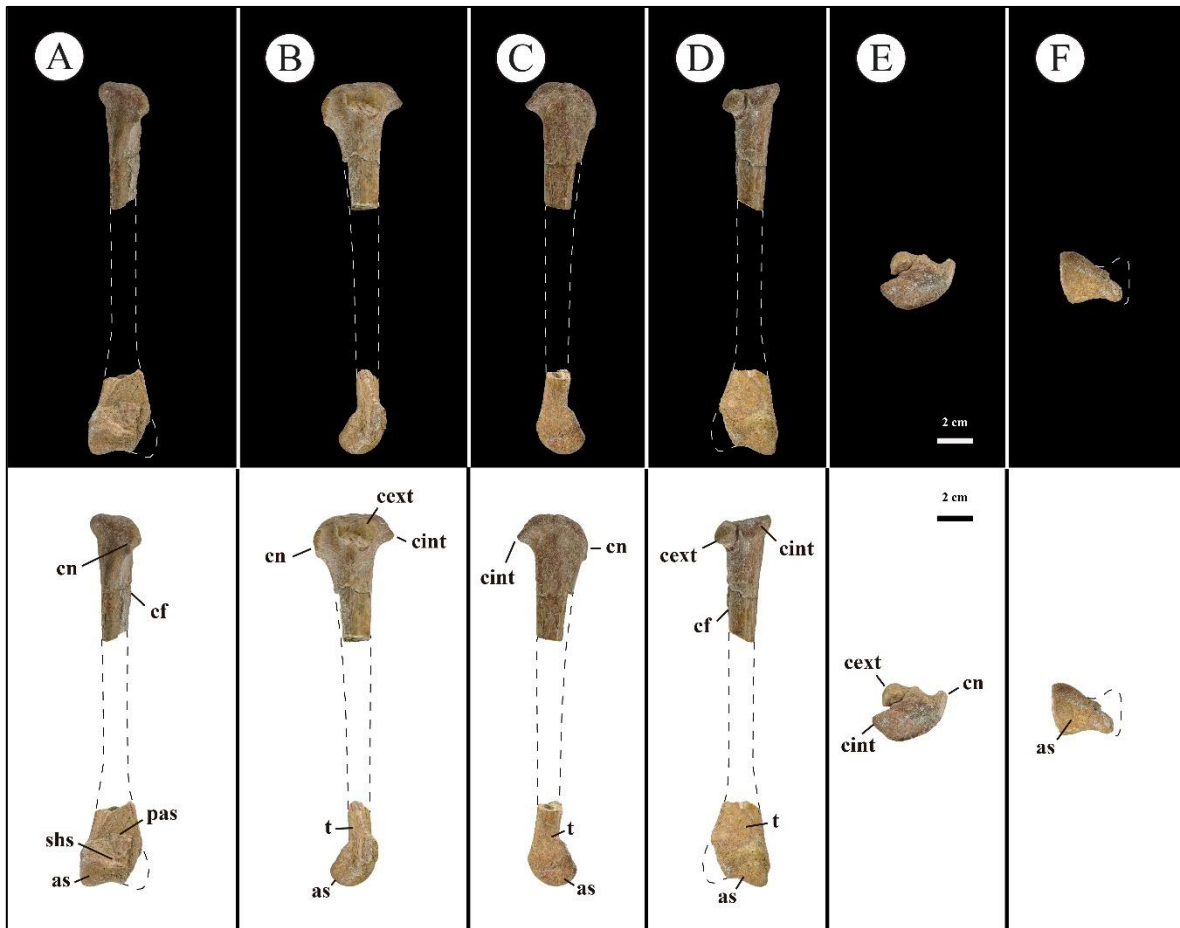


Figura IV.28. Tibia y astrágalo izquierdos del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista craneal; B, vista lateral; C, vista medial; D, vista caudal; E, vista proximal; F, vista caudal. Abreviaturas: cn, cresta cnemial; cf, cresta fibular; pas, proceso ascendente del astrágalo; shs, surco horizontal; as, astrágalo; t, tibia, cext, cóndilo externo (cóndilo fibular); cint, cóndilo interno (cóndilo posterior). Escala equivalente a 2 cm.

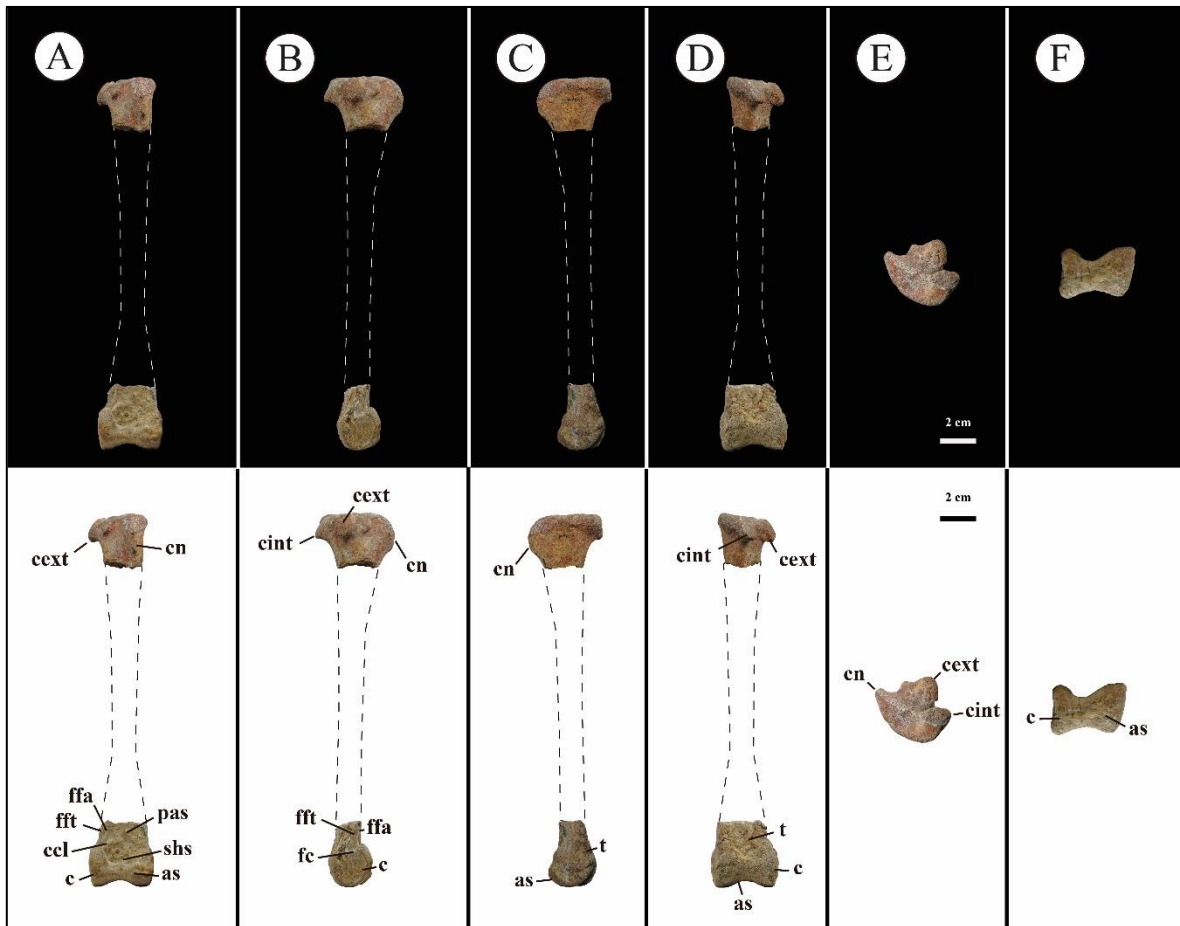


Figura IV.29. Tibia y tarso derechos del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista craneal; B, vista lateral; C, vista medial; D, vista caudal; E, vista proximal; F, vista caudal. Abreviaturas: cn, cresta cnemial; cf, cresta fibular; pas, proceso ascendente del astrágalo; shs, surco horizontal; as, astrágalo; t, tibia, cext, cóndilo externo (cóndilo fibular); cint, cóndilo interno (cóndilo posterior). Escala equivalente a 2 cm.

4.1.7.3.4.3. Fíbula

La fíbula de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) se encuentra representada por las porciones proximales de los elementos derecho (Fig. IV.30) e izquierdo, este último mucho más fragmentado.

Proximalmente, el eje de la fíbula se expande craneocaudalmente y se comprime lateromedialmente (Fig. IV.30), adelgazándose distalmente, como se presenta en otros

alvarezsaurios (Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2010; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022), a diferencia de la condición presente en MPCN-PV 738.

En vista proximal, la fíbula presenta un contorno semilunar (Fig. IV.30), siendo menos comprimida cranealmente que caudalmente (Fig. IV.30), tal como ocurre en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Shishugouonykus*, *Haplocheirus*, MPCN-PV 738, *Mononykus*, *Parvicursor*, *Xixianykus*; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2010; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022).

La superficie articular proximal es convexa e inclinada caudalmente, como se observa en *Shishugouonykus* (IVPP V23567) y MPCN-PV 738. La cara lateral es fuertemente convexa, al igual que en *Shishugouonykus* (Qin *et al.*, 2019), *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018), *Patagonykus* (MCF-PVPH 37) y Parvicursorinae (Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022). Por su parte, la cara medial es cóncava (Fig. IV.30), como en otros alvarezsaurios (Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2010, 2018; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022), y a diferencia de MPCN-PV 738 en donde la cara medial es plana.



Figura IV.30. Fragmento proximal de la fíbula derecha del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista lateral; B, vista craneal; C, vista medial; D, vista caudal; E, vista proximal. Escala equivalente a 2 cm.

4.1.7.3.4.4. Tarsales distales y metatarsales

Formando parte del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) se encuentra un fragmento de hueso en forma de disco que cubre parcialmente la porción proximal de los metatarsales II y III (Fig. IV.31). La morfología y la disposición de este fragmento, sugieren que se trata del tarsal distal III, en función de lo observado para *Haplocheirus* (IVPP V15988). En *Shishugounykus* (IVPP V23567), solo se preserva un fragmento aislado y de forma lameliforme (Qin *et al.*, 2019). En el espécimen juvenil de *Shuvuuia* (MPC 100/99) y *Kol* (MPC 100/2011), se conserva un único tarsal distal plano que se articula principalmente con la superficie proximal del metatarsal IV. *Parvicursor* (PIN 4487/25)

conserva dos tarsales distales, uno articulado sobre la superficie proximal del metatarsal II, y el otro sobre el metatarsal IV (Averianov y Lopatin, 2022). El tarsal distal de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) es un elemento que se estrecha cranealmente, terminando muy por detrás del margen craneal del metatarsal III (Fig. IV.31), y que parece estar fuertemente fusionado con la superficie proximal del metatarsal II, aunque sus márgenes no son discernibles a simple vista (Fig. IV.31). Esta condición difiere de la descrita para *Haplocheirus* (IVPP V15988), *Shishugounykus* (IVPP V23567), *Shuvuuia* (MPC 100/99) y *Parvicursor* (PIN 4487/25), donde los tarsales distales no se encuentran fusionados.

Los metatarsales se limitan a las porciones proximales del metatarsal derecho II y III (Fig. IV.31). En vista proximal, la articulación proximal de ambos metatarsales se expande en relación con la diáfisis, como ocurre en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010), *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), *Alvarezsaurus* (Bonaparte, 1991), *Achillesaurus* (Martinelli y Vera, 2007), *Alnashetri* (Makovicky *et al.*, 2012) y Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022).

Proximalmente, el metatarsal II es ligeramente cóncavo en sentido craneocaudal, subrectangular, y es transversalmente más ancho que el metatarsal III (Fig. IV.31). La morfología de este elemento difiere de la condición ovalada en MPCN-PV 738, y de la condición subtriangular observada en Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022). Si bien el metatarsal III no se encuentra preservado su sector más lateral (Fig. X), en función de los márgenes craneal y caudal habría tenido una forma subtriangular, como en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116), *Alnashetri* (MPCA 477) y Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022).

La superficie craneal de ambos metatarsales es ligeramente plana proximalmente (Fig. IV.31), y distalmente convexa como en otros alvarezsaurios basales (*e.g.*, *Bannykus*, *Alvarezsaurus*, Bonaparte, 1991; Xu *et al.*, 2018). Esta morfología también está presente en los metatarsales II y IV de los Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996;

Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022; *n.b.*, el metatarsal III se reduce proximalmente en este subclado). La superficie medial del metatarsal II es ligeramente convexa, al igual que en *Haplocheirus* (IVPP V15988) y MPCN-PV 738, y a diferencia de *Alvarezsaurus* (MUCPv 54), *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116) y *Alnashetri* (MPCA 477), donde es fuertemente convexa. La superficie caudal de ambos metatarsales es plana a ligeramente convexa (Fig. IV.31) y exhibe una prominencia cuadrangular caudoproximal distintiva (Fig. IV.31). Esta morfología se observa en el metatarsal II y IV de *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116) y *Alvarezsaurus* (MUCPv-54).

Las diáfisis de los metatarsales II y III están inclinadas craneodistalmente con respecto a la superficie proximal de los metatarsales (Fig. IV.31), y se presumen que habrían sido largas como en *Alvarezsauria*.

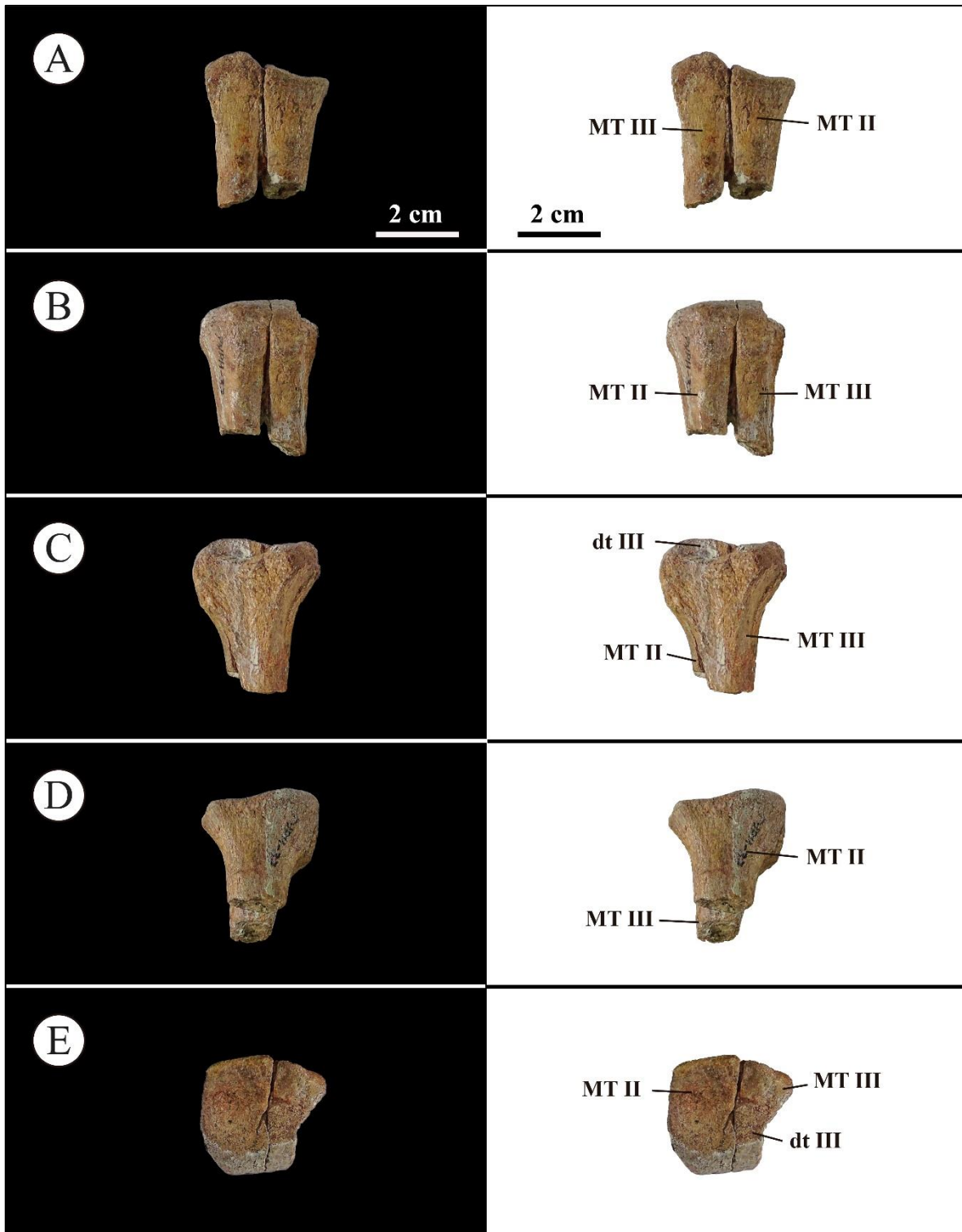


Figura IV.31. Tarsal distal III y metatarsales II y III del pie derecho de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista craneal; B, vista caudal; C, vista lateral; D, vista medial; E, vista proximal.

Abreviaturas: MTII, metatarsal II; MT III, metatarsal III; dtIII, tarsal distal III. Escala equivalente a 2 cm.

4.1.7.3.4.5. Falanges pedales

Originalmente, Novas (1997) identificó seis falanges pedales (Novas, 1997; pg. 159). Aquí se describen ocho falanges pedales, de las cuales dos se reconocen como pertenecientes al dígito II del pie derecho (Fig. IV.32-33), cuatro falanges pedales no ungueales del dígito IV (Fig. IV.34-37) del pie izquierdo, una falange ungueal indeterminada presumiblemente del pie derecho (Fig. IV.38), y una falange no ungueal indeterminada bastante fragmentaria (Fig. IV.39).

Falanges del dígito II

La primera falange se identifica como una falange pedal II-1 sobre la base de su morfología esbelta y la torsión distal del eje (Fig. IV.32), tal como se observa en *Aorun* (Choiniere *et al.*, 2013), *Kol* (Turner *et al.*, 2009), *Parvicursor* (Karhu y Rautian, 1996; Averianov y Lopatin, 2022). Al igual que la falange II-1 de otros alvarezsaurios, este elemento se caracteriza por ser largo y estrecho lateromedialmente (Fig. IV.32). Craneoventralmente, se observan crestas bien desarrolladas, como en la falange II-1 típica de los alvarezsaurios (Fig. IV.32). Respecto a la cara articular craneal, la misma es alta dorsoventralmente, cóncava y lisa; mientras que la superficie articular caudal exhibe una morfología gínglimoide (Fig. IV.32). La fosa extensora es levemente cóncava, pero amplia, como en *Aorun* (Choiniere *et al.*, 2013). Además, distalmente se observan las fosas de ligamento colateral bien desarrollados (Fig. IV.32).

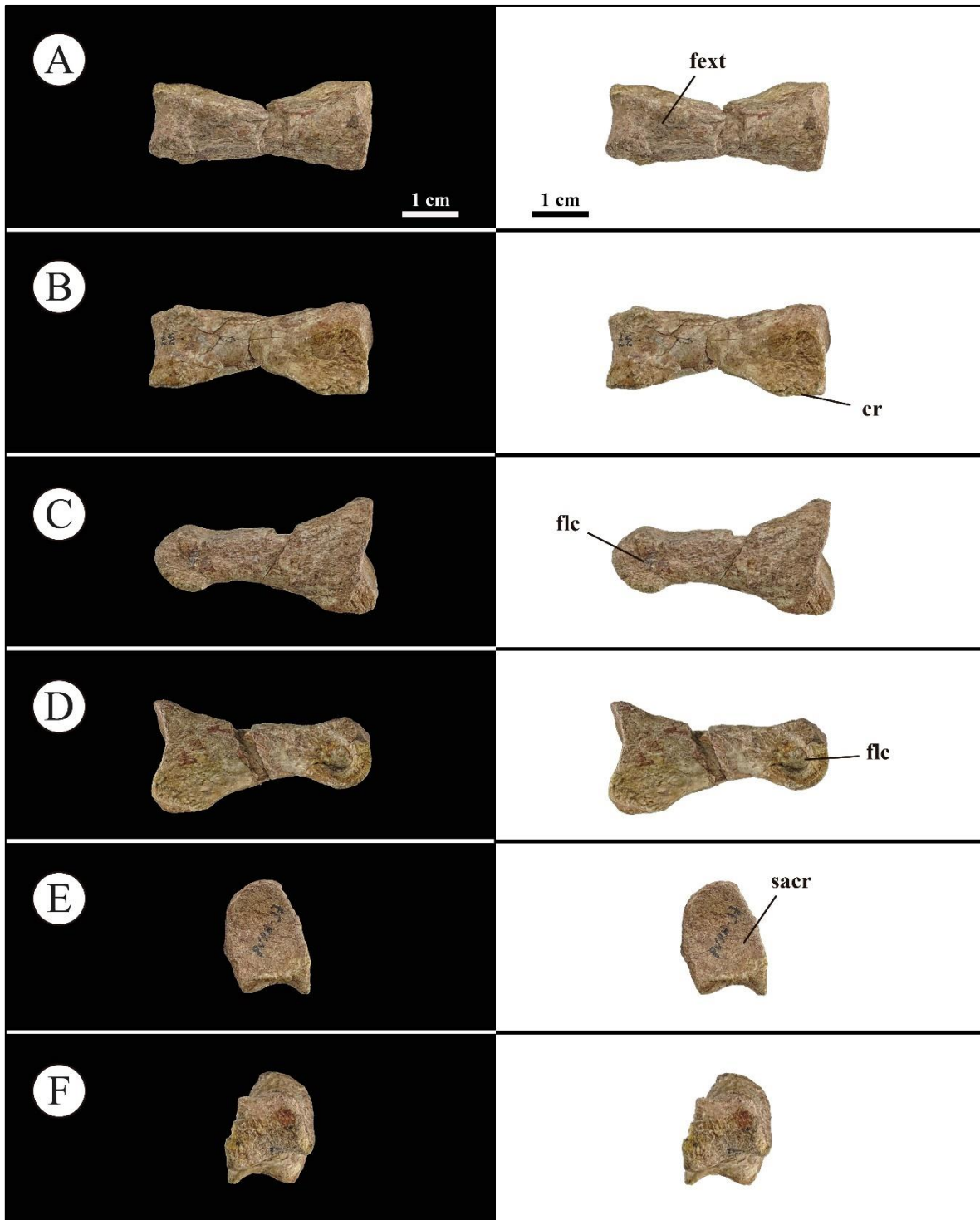


Figura IV.32. Falange pedal II-1 del pie derecho del holotipo *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral; D, vista medial; E, vista craneal; F, vista caudal. Abreviaturas: sacr, superficie articular craneal; flc, fosa de ligamento colateral; fext, fosa extensora. Escala equivalente a 1 cm.

Sobre la base de la morfología general de los especímenes de *Aorun*, *Parvicursor*, *Mononykus*, *Shuvuuia* y *Kol* (Chiappe *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Choiniere *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022), el segundo elemento es interpretado como una falange ungueal derecha perteneciente al dedo II del pie (Fig. IV.33). Este elemento se encuentra parcialmente completo, careciendo de su extremo más distal (Fig. IV.33). Al igual que en otras falanges ungueales pedales, esta es comprimida transversalmente y ligeramente curvada caudalmente (Fig. IV.33). El eje del elemento se curva medialmente en vista dorsal (Fig. IV.33), y la superficie lateral es mucho más convexa que la superficie medial, como ocurre en otros alvarezsáuridos (Chiappe *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Choiniere *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022). Craneoventralmente, se presenta un tubérculo moderadamente desarrollado (Fig. IV.33). Además, la superficie lateral y medial tienen surcos longitudinales (Fig. IV.34), aunque la externa (= lateral) es mucho más profunda y bifurcada como en otros alvarezsaurios (Chiappe *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Choiniere *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022).

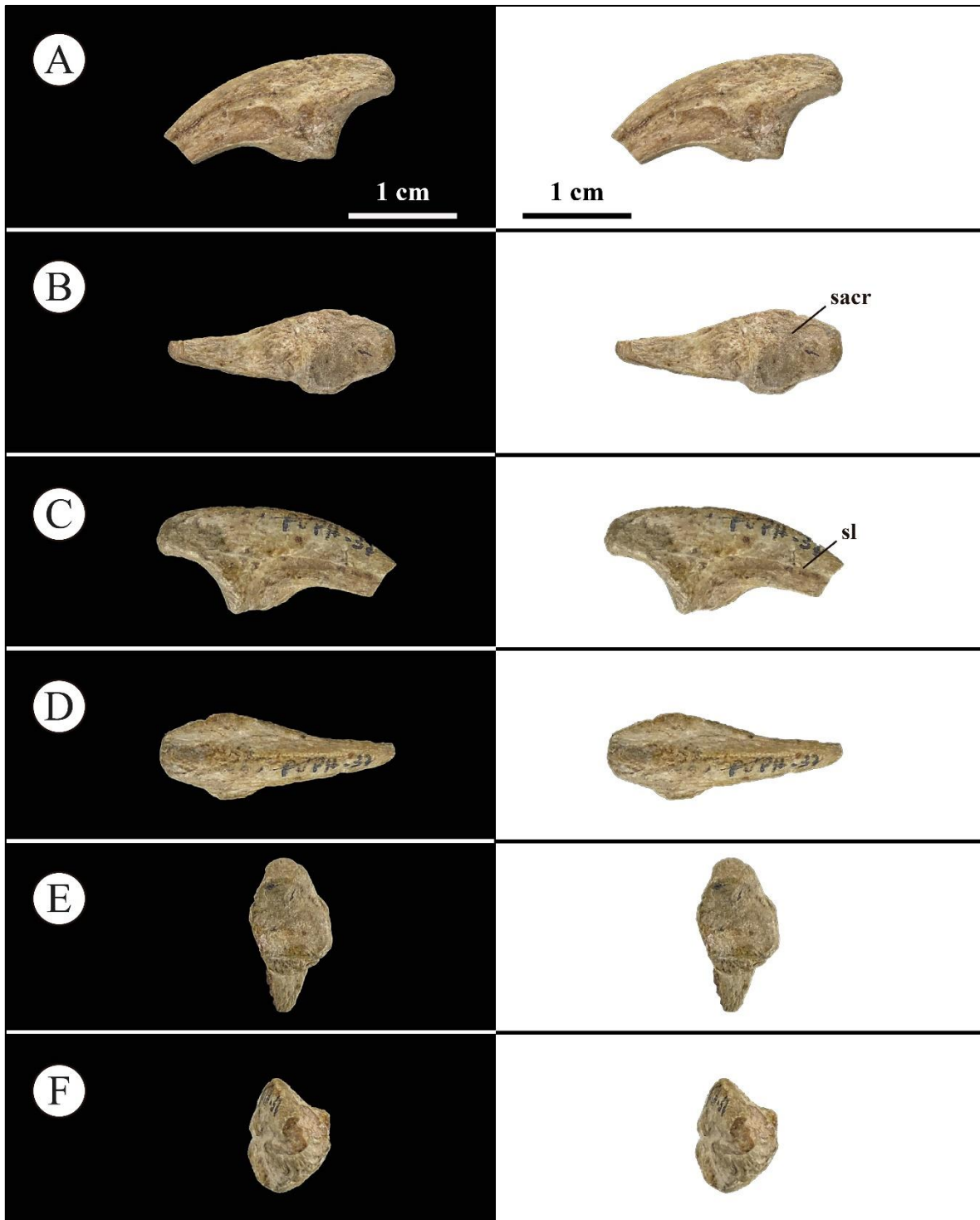


Figura IV.33. Falange pedal ungual del pie derecho del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista medial; B, vista ventral; C, vista lateral; D, vista dorsal; E, vista craneal; F, vista caudal. Abreviaturas: sacr, superficie articular craneal; sl, surco longitudinal. Escala equivalente a 1 cm.

Falanges del dígito IV

Las falanges del dígito IV son fuertemente asimétricas en vista dorsal (Fig. IV.34-37), robustas y transversalmente estrechas caudalmente (Fig. IV.34-37). Craneocaudalmente, se van acortando bruscamente a lo largo del dígito, y su superficie articular es alta dorsoventralmente (Fig. IV.34-37). Las fosas extensoras profundas bordeadas por crestas longitudinales están presentes en IV-1 a IV-3, pero están ausentes en la falange IV-4 (Fig. IV.34-37). Las fosas de los ligamentos son más pronunciadas medialmente que lateralmente (Fig. IV.34-37). Todas estas características constituyen una morfología típica del dígito pedal IV de los alvarezsaurios (*e.g.*, Chiappe *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Choiniere *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022).

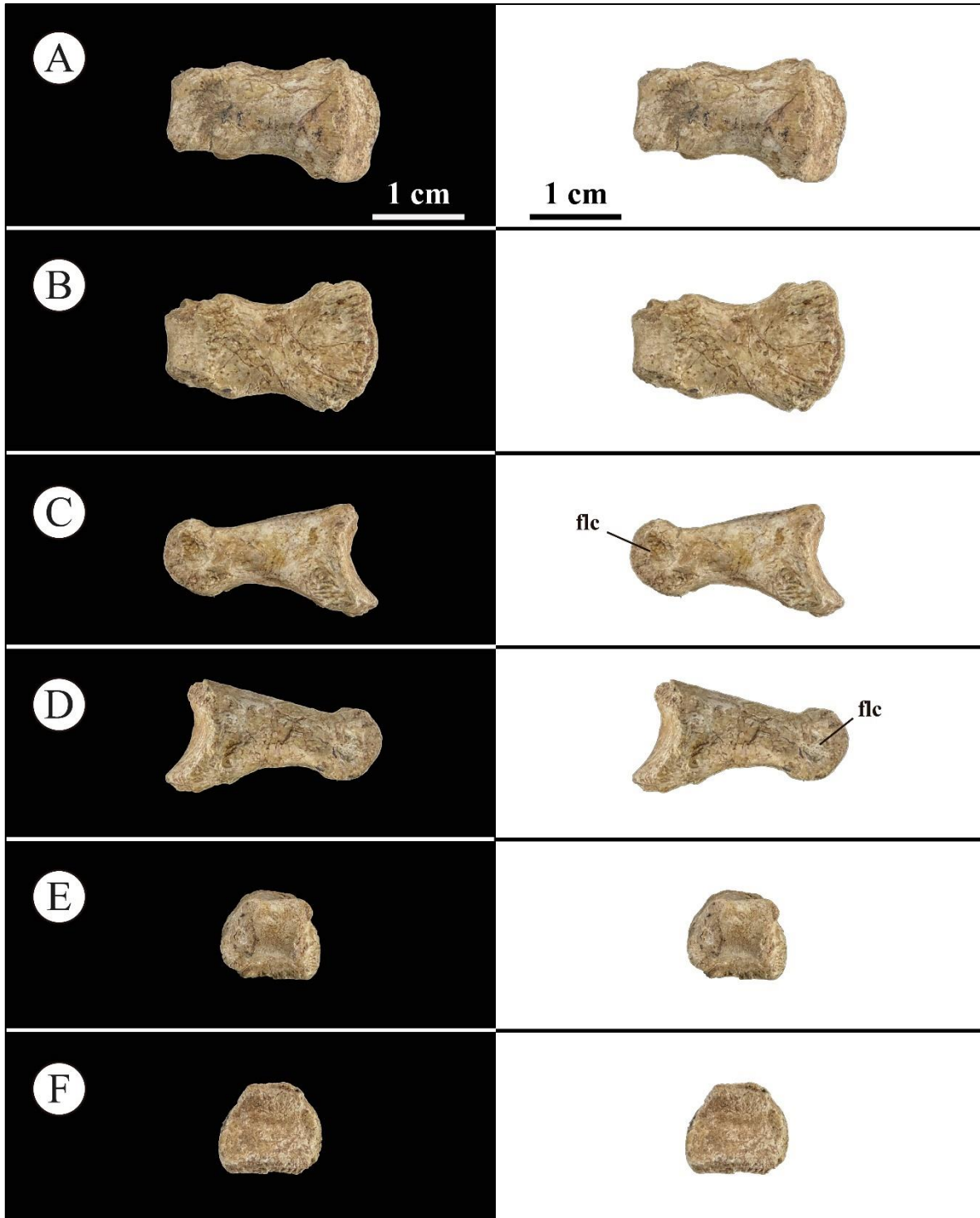


Figura IV.34. Falange pedal IV-1 del pie izquierdo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral; D, vista medial; E, vista craneal; F, vista crameal. Abreviaciones: flc, fosa de ligamento colateral. Escala equivalente a 1 cm.

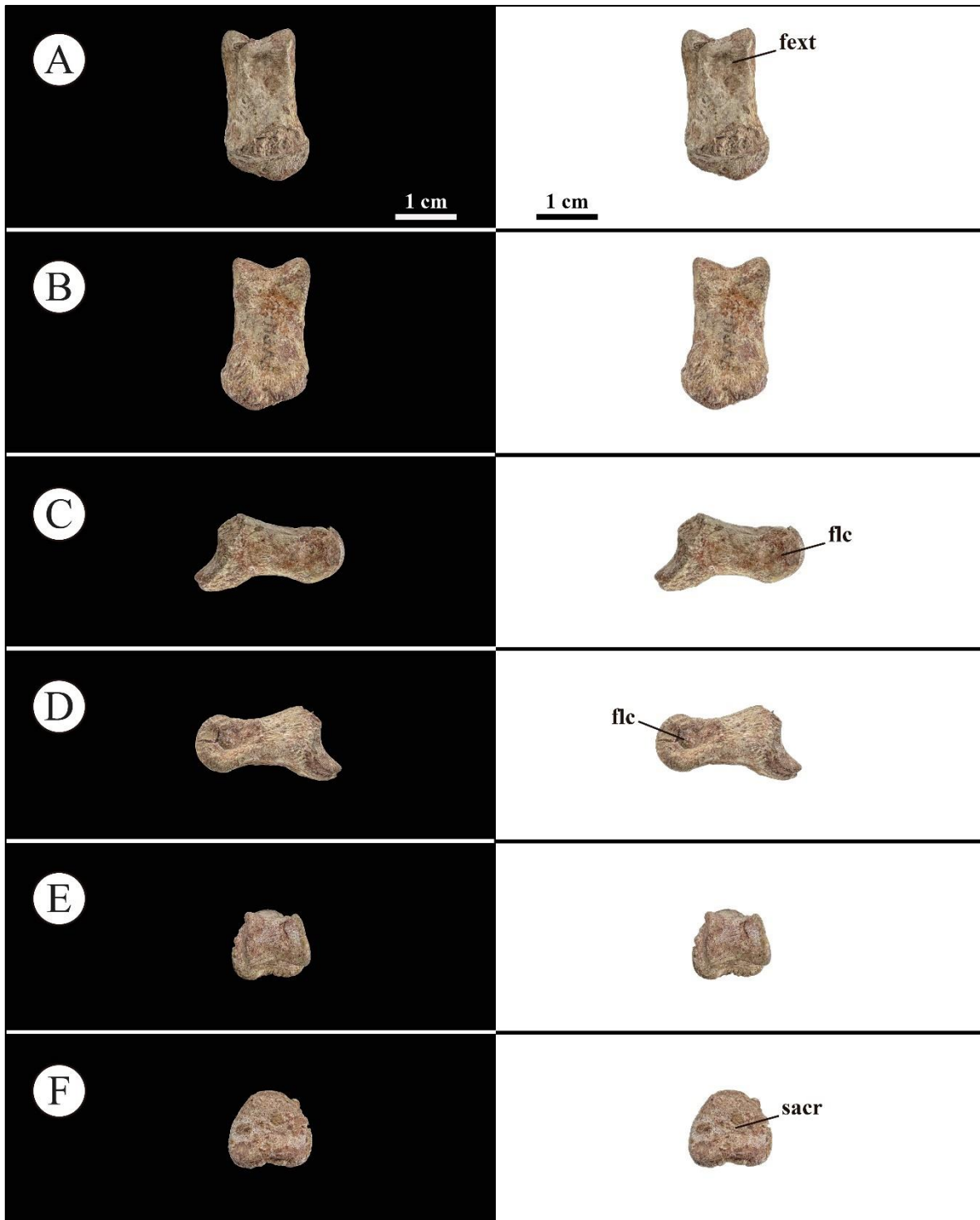


Figura IV.35. Falange pedal IV-2 del pie izquierdo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista medial; D, vista lateral; E, vista caudal; F, vista craneal. Abreviaturas: sacr, superficie articular craneal; flc, fosa de ligamento colateral. Escala equivalente a 1 cm.

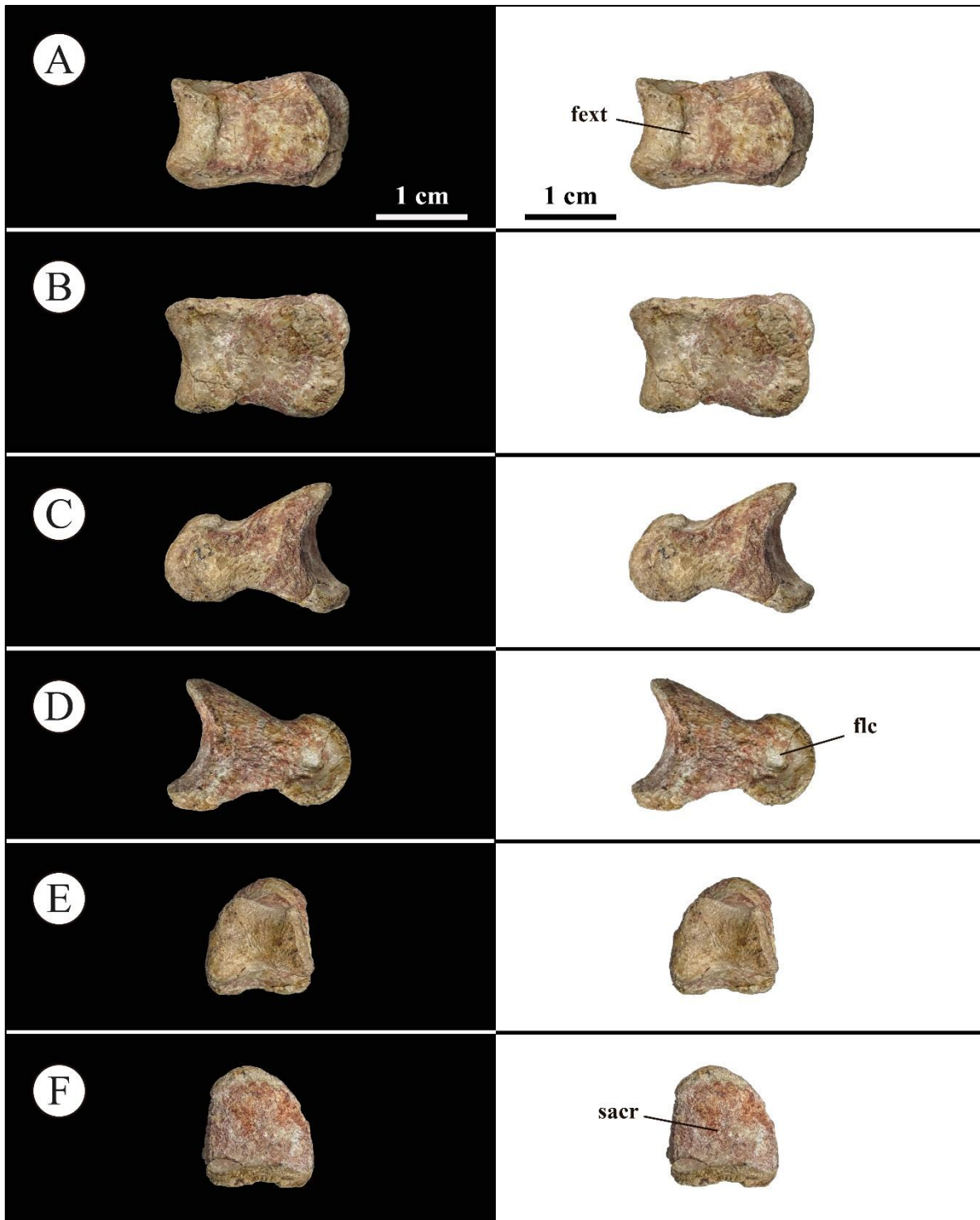


Figura IV.36. Falange pedal IV-3 del pie izquierdo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral; D, vista medial; E, vista caudal; F, vista craneal. Abreviaturas: sacr, superficie articular craneal; flc, fosa de ligamento colateral. Escala equivalente a 1 cm.

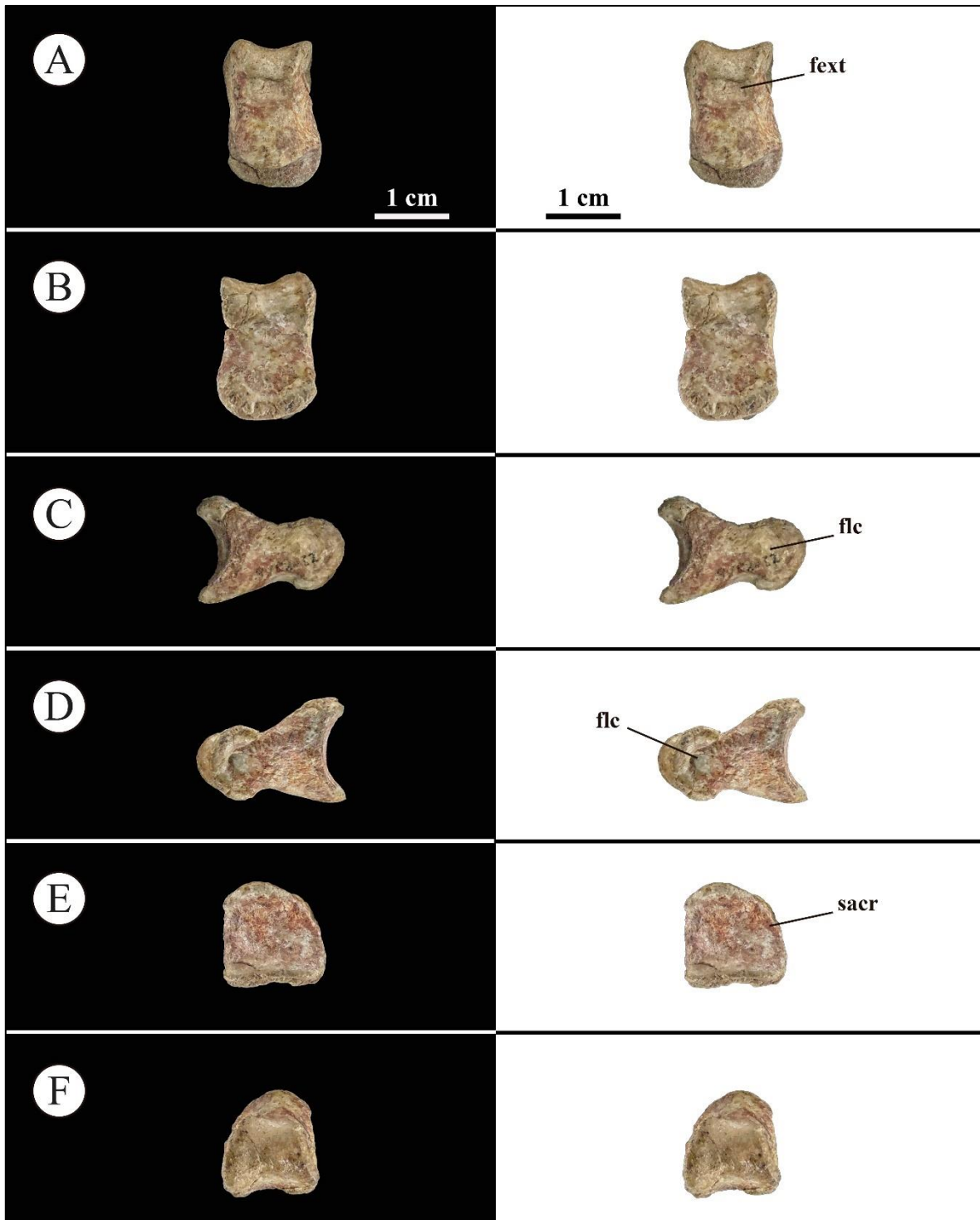


Figura IV.37. Falange pedal IV-4 del pie izquierdo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista medial; D, vista lateral; E, vista craneal; F, vista caudal. Abreviaturas: sacr, superficie articular craneal; flc, fosa de ligamento colateral. Escala equivalente a 1 cm.

Falange ungueal pedal indeterminada

Aunque este elemento es fragmentario, se considera como una falange pedal ungueal, en base a su morfología general y curvatura caudoventral (Fig. IV.38), como presentan otros alvarezsáuridos (Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2013; Turner *et al.*, 2009; Averianov y Lopatin, 2022). Sobre una de sus superficies lateral o medial, se desarrolla un surco longitudinal que cranealmente se subdivide en forma de “Y”, tal como se observa en otros alvarezsaurios (Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2013; Turner *et al.*, 2009; Averianov y Lopatin, 2022). Además, craneoventralmente se observa un tubérculo flexor fuertemente erosionado (Fig. IV.38).

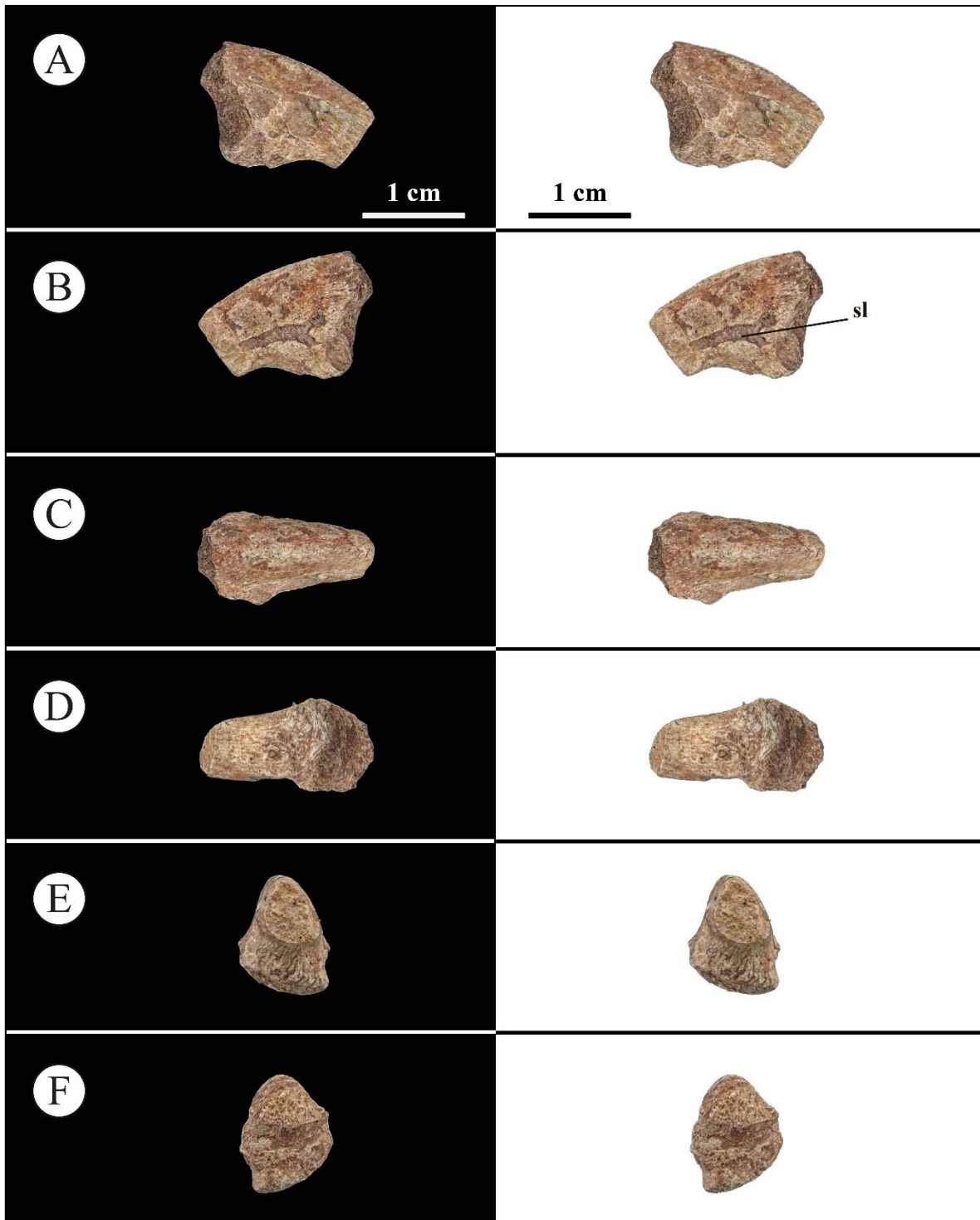


Figura IV.38. Falange ungual pedal indeterminada de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista lateral; B, vista medial; C, vista dorsal; D, vista ventral; E, vista caudal; F, vista craneal. Escala equivalente a 1 cm.

Falange pedal indeterminada

Se conserva un fragmento caudal de una falange pedal no ungueal. Lamentablemente se encuentra tan desgastada y fragmentada (Fig. IV.39) que no es posible discernir sobre su ubicación tentativa.

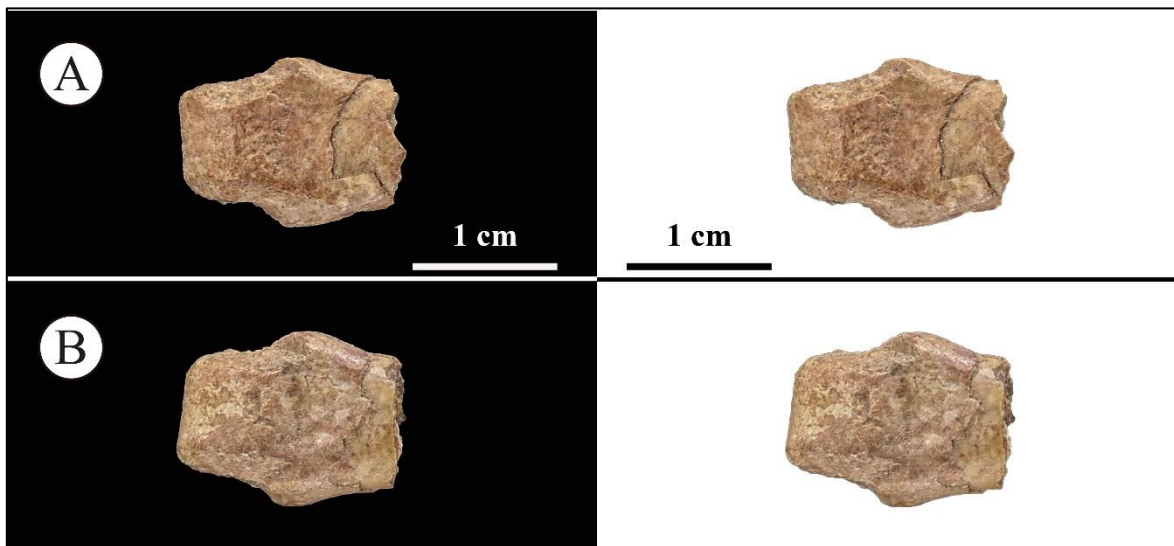


Figura IV.39. Falange pedal indeterminada de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). A, vista ventral; B, vista dorsal. Escala equivalente a 1 cm.

4.2. Osteología de MCF-PVPH-102

4.2.1. Paleontología Sistemática

Theropoda Marsh, 1881

Coelurosauria Huene, 1920

Alvarezsauria Bonaparte, 1991

Alvarezsauridae Bonaparte, 1991

Patagonykinae Agnolin, Powell, Novas, Kundrát, 2012

Patagonykinae Gen. et Sp. Indet.

4.2.2. Material

Digito manual izquierdo II que conserva la falange pre-ungueal II-1 y la falange ungueal II-2.

4.2.3. Localidad y horizonte

El material descrito aquí proviene de la orilla norte del lago Los Barreales, aproximadamente a 80 km al norte de la ciudad de Plaza Huincul. Dado que el espécimen no fue recolectado por profesionales, no se dispone de información estratigráfica precisa. Sin embargo, Chiappe y Coria (2003) atribuyen su procedencia de manera tentativa a la Formación Portezuelo, ya que *Patagonykus puertai* proviene de esos mismos afloramientos, y al hecho de que esta zona solo afloran sedimentos del Grupo Neuquén (ver Chiappe y Coria, 2003).

4.2.4. Reseña histórica

El material fue recolectado en la orilla norte del lago Los Barreales (aproximadamente a unos 80 km al norte de la ciudad de Plaza Huincul), llevado al Museo Carmen Funes e incorporado a la colección del mismo. En 2003, este material fue estudiado por los paleontólogos Luis Chiappe y Rodolfo Coria, quienes refirieron el material como *Patagonykus* sp. cf. *Patagonykus puertai*.

4.2.7. Descripción de MCF-PVPH-102

4.2.7.1. ESQUELETO APENDICULAR

4.2.7.1.1. MIEMBRO ANTERIOR

4.2.7.1.1.1. Falanges manuales

En el espécimen MCF-PVPH-102 se preserva parte del digito manual izquierdo II: una falange pre-ungueal II-1 (Fig. IV.40) y una falange ungueal II-2 (Fig. IV.42). De las dos falanges, el elemento II-1 es el más completo y mejor preservado, aunque carece de ambos procesos flexores. Como se ha mencionado (*i.e.*, descripción de *Patagonykus*), este

elemento pre-ungueal se interpreta como tal en base a sus dimensiones y robustez, tal como sucede en el dígito manual II de Alvarezsauria (Perle *et al.*, 1994; Novas, 1996, 1997; Suzuki *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Longrich y Currie, 2009; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019; Fowler *et al.*, 2020). En términos de longitud craneocaudal y anchura lateromedial, la falange II-1 de MCF-PVPH-102 es ligeramente más larga que MCF-PVPH-37. Respecto a la altura dorsoventral de la diáfisis del elemento, este es más alto en MCF-PVPH-102 que en MCF-PVPH-37 (Fig. IV.41).

Tal como en *Aorun* (Choiniere *et al.*, 2013), *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), la diáfisis de esta falange se curva ventralmente en su extremo caudal, aunque de manera menos pronunciada (Fig. IV.40-41).

La diáfisis es subtriangular en sección transversal, siendo más ancha lateromedialmente en su mitad ventral, tal como ocurre en *Aorun* (IVPP V15709), *Haplocheirus* (IVPP V15988), *Bannykus* (IVPP V25026), *Tugulusaurus* (IVPP V4025), *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y en el espécimen ZIN PH 2444/16. Por lo tanto, la cara medial se orienta en sentido dorsomedial, mientras que la cara lateral lo hace de manera dorsolateral. A diferencia del elemento II-1 de *Patagonykus*, donde la cara lateral se inclina fuertemente dorsolateralmente, en especial su sector más craneal, MCF-PVPH-102 muestra su mayor inclinación dorsolateral en su sector más central (Fig. IV.41; C4).

Al igual que en *Aorun*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*, *Patagonykus* y el parvicursorino sin nombre de la Formación Bissekty, tanto la cara medial como la lateral se caracterizan por ser cóncavas (Novas, 1997; Rauhut y Xu, 2005; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Averianov y Sues, 2017; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019).

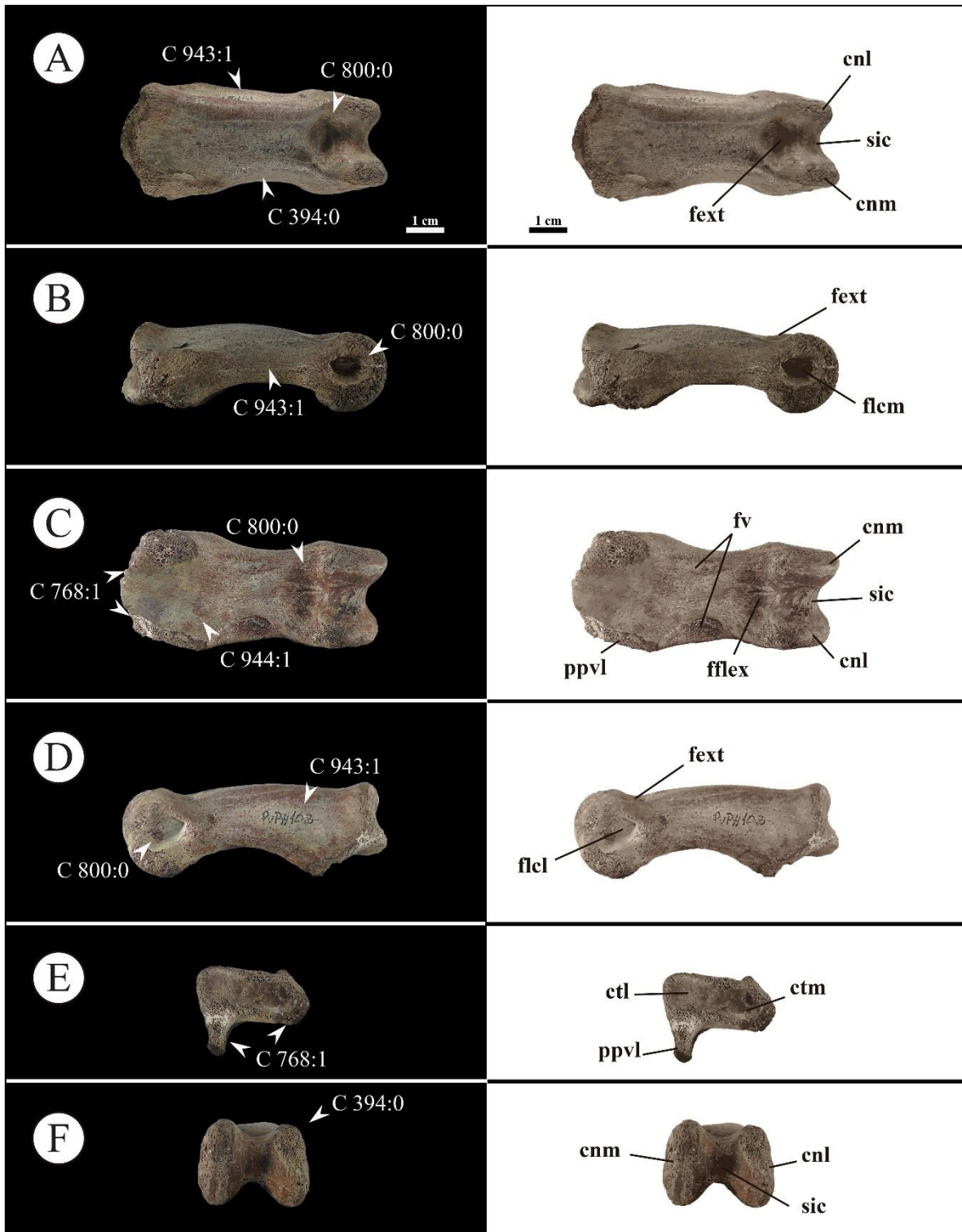


Figura IV.40. Falange manual izquierda II-1 del espécimen MCF-PVPH-102. A, vista dorsal; B, vista lateral; C, vista medial; D, vista ventral; E, vista caudal; F, vista craneal. Abreviatura: cnl, cóndilo lateral; cnm, cóndilo medial; ctl, cótilo lateral; ctm, cótilo medial; fext, fosa extensora;

fflex, fosa flexora; flcl, fosa de ligamento colateral lateral; flcm, fosa de ligamento colateral medial; fv, foramen ventral; ppvl, proceso ventral; sic, surco intercondilar. Escala equivalente a 1 cm.

En su sector más craneal, la falange II-1 del espécimen MCF-PVPH-102 se expande en sección transversal respecto a su articulación distal (Fig. IV.40), al igual que en el elemento II-1 de *Shishugounykus*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*, *Patagonykus*, *Linhenykus*, *Shuvuuia* y en el alvarezsáurido de la Formación Bissekty.

Dorsal a la superficie articular craneal se desarrolla un labio robusto en sentido craneodorsalmente semejante al observado en *Patagonykus*. Al igual que en este último taxón, el desarrollo de este labio habría permitido un anclaje más robusto del músculo *Extensor digitorum longus* (Fig. IV.40). Caudalmente, se desarrolla una fosa que, a diferencia de *Patagonykus*, es mucho más amplia tanto en sentido craneocaudal como lateromedial (Fig. IV.41). Además, sobre su lado medial se desarrolla una emarginación en forma de cresta orientada craneocaudalmente, la cual surge de su esquina craneomedial (Fig. IV.40). Esta cresta se encuentra ausente en *Patagonykus*, estando presente únicamente en ZIN PH 2444/16 (Averianov y Sues, 2017; Fig. 4B).

Craneal a la superficie articular caudal, la fosa extensora es craneocaudalmente más corta que en *Patagonykus*, pero profundamente más cóncava que este último (Fig. IV.41; C3). Esta condición recuerda a la observada en ZIN PH 2444/16 (Averianov y Sues, 2017; Fig. 4D).

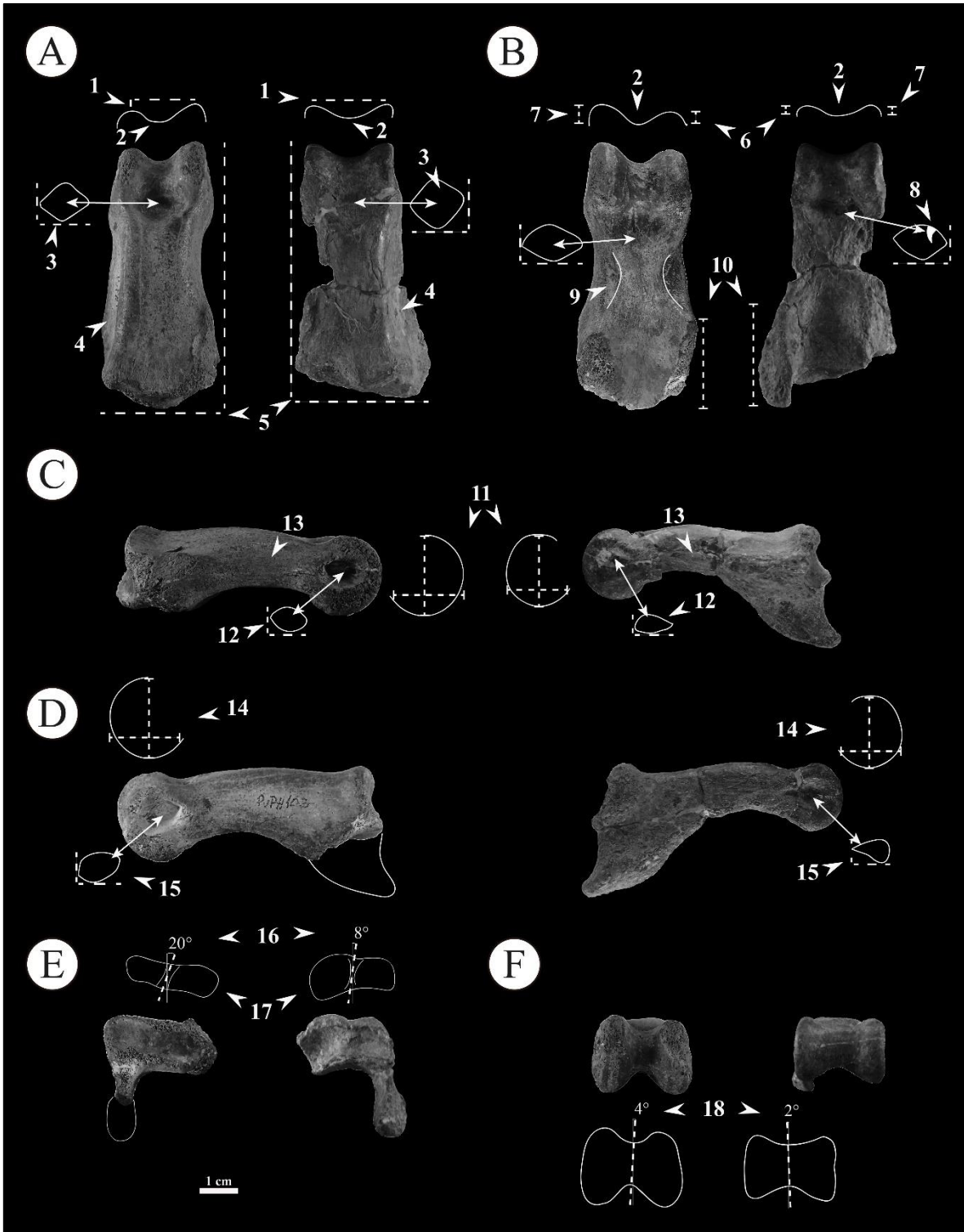


Figura IV.41. Comparación entre el elemento II-1 de MCF-PVPH-102 (izquierda) y de MCF-PVPH.37 (derecha). A, en vista dorsal; B, en vista ventral; C, en vista medial; D, en vista lateral; E,

en vista lateral; E, en vista craneal; F, en vista caudal. Los números y flechas indican las diferencias observadas entre ambos elementos. Escala equivalente a 1 cm.

La superficie articular caudal es de tipo ginglimoide (Fig. IV.40) y se encuentra bien desarrollada al igual que en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*, *Patagonykus*, *Linhenykus*, ZIN PH 2444/16, *Mononykus*, *Shuvuuia*; Perle *et al.*, 1994; Novas, 1997; Suzuki *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019). En cuanto al cóndilo medial, este se proyecta más caudalmente que el cóndilo lateral (Fig. IV.41; C1, C6-C7). Esta condición se observa en *Bannykus*, *Tugulusaurus*, *Linhenykus*, ZIN PH 2444/16 y *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994; Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019). Este carácter contrasta con el observado en *Shishugounykus* y *Patagonykus*, donde ambos cóndilos tienen una proyección caudal similar. Los cóndilos lateral y medial son mucho más anchos lateromedialmente en MCF-PVPH-102 que en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). De hecho, el cóndilo lateral es mucho más ancho que el medial (Fig. IV.41). Este carácter observable en MCF-PVPH-102 contrasta con la condición descrita para MCF-PVPH-37, donde el cóndilo medial es el más ancho de los dos. La morfología condilar observada en MCF-PVPH-102 recuerda mucho a la de ZIN PH 2444/16 (Averianov y Sues, 2017; Fig. 4A).

El surco intercondilar de MCF-PVPH-102 es ancho y profundamente cóncavo a diferencia de lo descrito anteriormente para *Patagonykus* (Fig. IV.40; C2). Nuevamente, esta condición recuerda a la morfología presente en el parvicursorino ZIN PH 2444/16 (Averianov y Sues, 2017; Fig. 4A).

En cuanto a las fosas de ligamentos colaterales, ambas se encuentran bien desarrolladas y poseen un contorno en forma de lágrima, tal como se observa en *Patagonykus* (Fig. IV.41; C12). Esta condición, también está presente en los alvarezsaurios basales (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Aorun*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*) y en el alvarezsáurido parvicursorino ZIN PH 2444/16 (Averianov y Sues, 2017; Fig. 4C, E). En los Parvicursorinae más derivados (*i.e.*, *Linhenykus*, *Mononykus* y *Shuvuuia*), las fosas de ligamentos colaterales tienen un contorno elíptico a subcircular. Dichas fosas se encuentran posicionadas centralmente en ambas caras, tal como ocurre en los alvarezsáuridos

Linhenykus y ZIN PH 2444/16 (Xu *et al.*, 2011, 2013; Averianov y Sues, 2017). Además, ambas fosas de ligamento colateral son fuertemente cóncavas, a diferencia de la condición descrita para *Patagonykus* (MCF-PVPH-37).

En vista craneal, la superficie articular craneal es cóncava pero no tanto como la condición observada en el material tipo de MCF-PVPH-37. Su contorno es subelíptico, contrastando con el contorno en forma de “B” presente en *P. puertai* (Fig. IV.41). Si bien ambos cótilos se encuentran deprimidos dorsoventralmente respecto a la condición observada en MCF-PVPH-37 (Fig. IV.41; C17), el cótilo medial es el de mayor tamaño (*n.b.*, condición descrita para *P. puertai*). Respecto a la cresta dorsoventral que separa ambos cótilos, esta se desarrolla en un ángulo mucho mayor que MCF-PVPH-37 (*n.b.*, la diferencia angular es de aproximadamente 12°; Fig. IV.41; C16).

Sobre el sector medio de la superficie articular craneal, se desarrollan dos procesos, uno ventral orientado craneoventralmente y otro dorsal orientado craneodorsalmente. El talón o proceso ventral en forma de lengüeta, no se observa en el holotipo de *Patagonykus*, mientras que el proceso dorsal se encuentra levemente desarrollado. En *Bannykus* (IVPP V25026), *Tugulusaurus* (IVPP V4025) y ZIN PH 2444/16, ambos procesos, no solo el ventral, tienen forma de lengüeta.

En vista ventral, la diáfisis es recorrida longitudinalmente por un surco axial, proyectándose al mismo nivel que la base del proceso lateral (Fig. IV.40). Un surco axial similar se observa en *P. puertai* (MCF-PVPH-37), pero a diferencia de este último el surco axial en MCF-PVPH-102 se restringe más cranealmente, no tan caudalmente. En este sentido, la extensión craneocaudal de la base del proceso flexor lateral es aproximadamente 28% menor en MCF-PVPH-102 (Fig. IV.41; C10). La extensión craneocaudal de la base del proceso flexor medial es mucho menor con respecto a la extensión del proceso lateral, siendo 18% más corta. Esta condición es contrastante con la presente en MCF-PVPH-37, donde ambos procesos poseen una extensión craneocaudal similar (Fig. IV.41). Una condición similar a MCF-PVPH-102 se encuentra presente en el parvicursorino ZIN PH 2444/16.

En su sector medio, la diáfisis de MCF-PVPH-102 se encuentra ventralmente comprimida lateromedialmente en forma de “pellizco” (Fig. IV.41; C9). Este carácter solo se observa en el espécimen MCF-PVPH-37 y MCF-PVPH-102, aunque en este último dicha compresión es más marcada (Fig. IV.41).

Craneal a la articulación caudal, se observa una fosa flexora de forma y contorno similar a los descrito anteriormente para *P. puertai* (Fig. IV.41). Esta fosa es más profunda en MCF-PVPH-102 que en MCF-PVPH-37 (Fig. IV.41). Además, MCF-PVPH-102 carece de una pequeña cresta que se desarrolla craneocaudalmente dentro de esta fosa, que sí se encuentra presente en el holotipo de *Patagonykus puertai* (Fig. IV.41; C8).

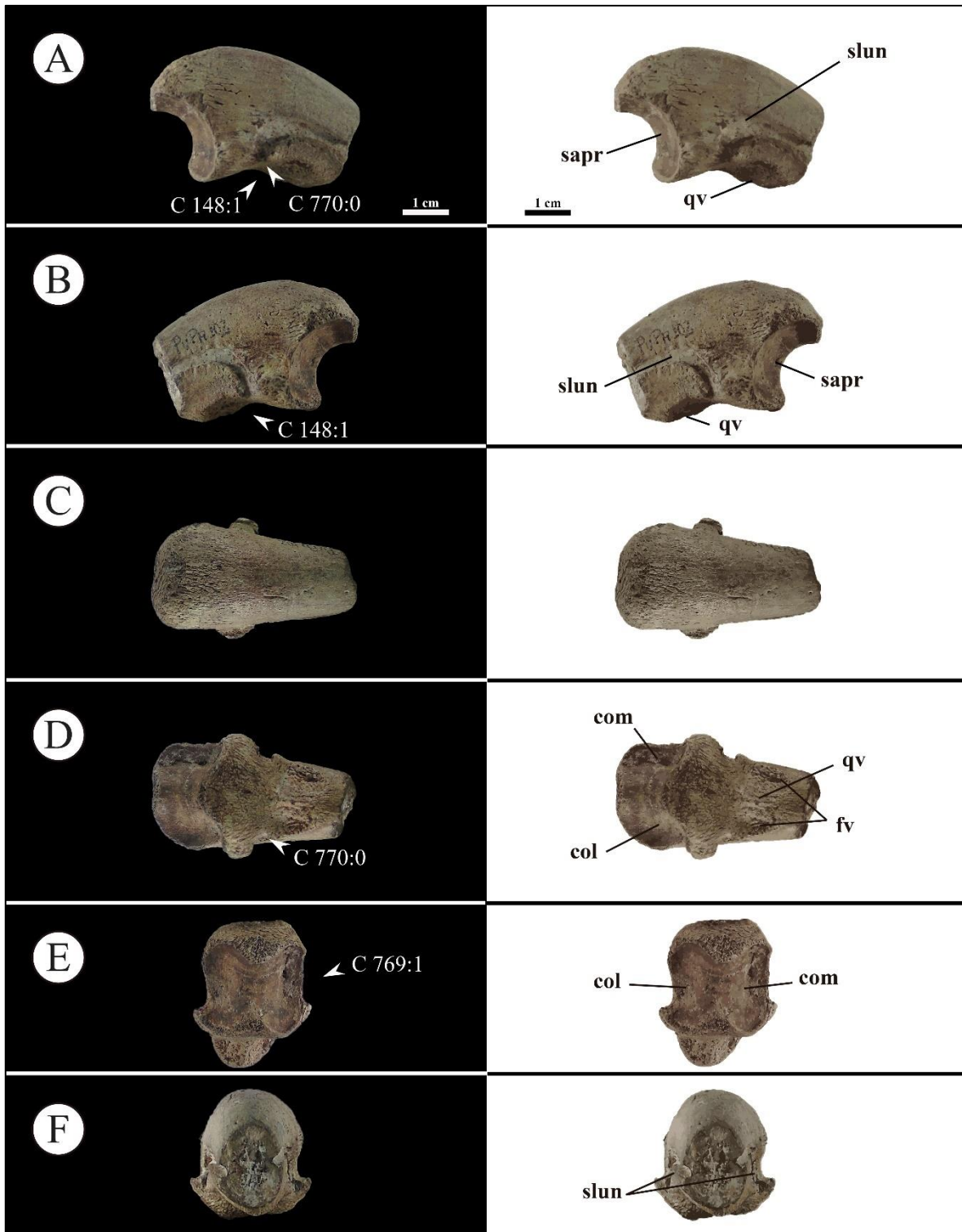


Figura IV.42. Falange manual izquierda II-2 del espécimen MCF-PVPH-102. A, vista medial; B, vista lateral; C, vista dorsal; D, vista ventral; E, vista craneal; F, vista caudal. Abreviatura: col;

cótilo lateral; com, cótilo medial; sapr, superficie articular craneal; slun, surco longitudinal de la falange ungual II-2. Escala equivalente a 1 cm.

El fragmento de falange ungual izquierda II-2 (Fig. IV.42), si bien carece de su mitad caudal, posee una gran cantidad de caracteres morfológicos que ameritan una descripción en detalle. Esta falange se identifica como ungual izquierda en base a su morfología y robustez, como es común en Alvarezsauria. También como sucede en Alvarezsauria, este elemento es elíptico en sección transversal (*e.g.*, Perle *et al.*, 1994; Novas, 1996, 1997; Suzuki *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Longrich y Currie, 2009; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019; Fowler *et al.*, 2020; Freimuth y Wilson, 2021). La curvatura del arco externo e interno de este elemento indica claramente que no es tan curvado como ocurre en los alvarezsaurios de ramificación temprana (*i.e.*, *Shishugouonykus*, *Aorun*, *Haplocheirus*, *Bannykus*; *Tugulusaurus*; Rauhut y Xu, 2005; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019). No obstante, la curvatura de esta falange es más similar a la condición observada en Alvarezsauridae (*Alvarezsaurus*, *Patagonykus*, *Linhenykus*, *Albertonykus*, *Trierarchuncus*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, y ZIN PH 2444/16; Perle *et al.*, 1994; Novas, 1996, 1997; Suzuki *et al.*, 2002; Longrich y Currie, 2009; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Fowler *et al.*, 2020; Freimuth y Wilson, 2021). En este sentido, el ángulo interno en las formas de ramificación temprana varía de 81° a 128°, mientras que el ángulo externo varía de 149° a 205° aproximadamente (ver Tabla VII.6). En Alvarezsauridae, el rango de variación del ángulo interno va desde 108° hasta 133°, mientras que el ángulo externo varía desde 85° a 190° (ver Tabla VII.6).

Sobre la cara lateral y medial, se desarrolla un surco longitudinal posicionado centralmente en ambas caras (Fig. IV.42), tal como ocurre en otros alvarezsaurios (Perle *et al.*, 1994; Novas, 1996, 1997; Suzuki *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Longrich y Currie, 2009; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019; Fowler *et al.*, 2020). Cranealmente, el surco longitudinal se orienta ventralmente hasta culminar en la cara ventral (Fig. IV.42), terminando en muescas fuertemente cóncavas y distintivas (Fig. X). Esta condición también está presente en *Alvarezsaurus* (Novas, 1996), *Linhenykus* (Xu *et al.*, 2013) y ZIN PH 2444/16 (Averianov

y Sues, 2017). Los surcos longitudinales se orientan ventralmente al mismo nivel de la curvatura craneocaudal del elemento. Por el contrario, en *P. puertai*, los surcos longitudinales se dirigen más cranealmente (Fig. IV.42). La misma condición observada en *Patagonykus* es observada en *Alvarezsaurus* (Novas 1996; 4A) y *Albertonykus* (Longrich y Currie, 2009; 4A).

En vista dorsal, el eje de la falange II-2 es ligeramente asimétrico, tal como sucede en Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Longrich y Currie, 2009; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Fowler *et al.*, 2020), siendo la cara medial ligeramente recta, mientras que la cara lateral es ligeramente convexa (Fig. IV.42). Además, sobre el sector más craneal, se observa una superficie irregular para el anclaje de la musculatura *Extensor digitorum brevis*, la cual, al igual que en otros Alvarezsauridae, es prominente.

La superficie articular craneal se encuentra orientada craneoventralmente como en otros alvarezsaurios (Perle *et al.*, 1994; Novas, 1996, 1997; Suzuki *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Longrich y Currie, 2009; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019; Fowler *et al.*, 2020). Las facetas articulares se encuentran bien desarrolladas y son fuertemente cóncavas, coincidiendo con los contornos cuadrangulares de la falange II-1 (Fig. IV.42). En vista craneal, la superficie articular es subcuadrangular siendo ligeramente más alta dorsoventralmente que ancha lateromedialmente (Fig. IV.42). Esta condición se puede observar en los alvarezsáuridos *Alvarezsaurus* (Novas, 1996; Fig. 4C), *Albertonykus* (Longrich y Currie, 2009; Fig. 4E), ZIN PH 2444/16 (Averianov y Sues, 2017; Fig. 5D) y *Linhenykus* (Xu *et al.*, 2013; Fig. 9F₃). La condición observada en los alvarezsaurios de ramificación temprana es más acentuada, siendo casi el doble de alto dorsoventralmente que ancho lateromedialmente (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*; Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019). Sin embargo, en los alvarezsáuridos *Trierarchuncus* (Fowler *et al.*, 2020) y *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994), la superficie articular se caracteriza por ser ligeramente más ancha lateromedialmente que alta dorsoventralmente. Medialmente, se desarrolla una cresta que separa a los cótilos, siendo el cótilo medial más ancho lateromedialmente y más excavado caudalmente (Fig. IV.42). Esta condición también se observa en *Albertonykus* (Longrich y Currie, 2009; Fig. 4E). En MCF-PVPH-102 el cótilo lateral es dorsalmente

más alto que el cótilo medial (Fig. IV.42), condición que está presente en *Alvarezsaurus* (Novas, 1996; Fig. 4C), *Albertonykus* (Longrich y Currie, 2009; Fig. 4E) y ZIN PH 2444/16 (Averianov y Sues, 2017; Fig. 5D). Además, lateromedialmente, la mitad ventral y dorsal de la superficie articular presentan el mismo ancho (Fig. IV.42). Esta condición es similar a la observada en la falange II-2 de ZIN PH 2444/16 (Averianov y Sues, 2017; Fig. 5D). En las formas basales (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*; Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019) y *Alvarezsaurus* (Novas, 1996; Fig. 4A) la superficie articular es más ancha lateromedialmente en su mitad dorsal. En los Parvicursorinae tales como *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994); *Trierarchuncus* (Fowler *et al.*, 2020) y *Albertonykus* (Longrich y Currie, 2009; Fig. 4E).

En vista ventral, el extremo más craneal es plano a ligeramente cóncavo, y su superficie es irregular y rugosa para el anclaje del músculo *Flexor digitorum longus* (Fig. IV.42). Una superficie similar se observa en *Alvarezsaurus* (Novas, 1996; Fig. 4B), *Trierarchuncus* (Fowler *et al.*, 2020; Fig. 5D y 6D), *Linhenykus* (Xu *et al.*, 2013; Fig. 9F₃), *Albertonykus* (Longrich y Currie, 2009; Fig. 4D), *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994; Fig. 14D) y ZIN PH 2444/16 (Averianov y Sues, 2017; Fig. 5C). Además, este pequeño talón observado en MCF-PVPH-102 se caracteriza por expandirse lateral y medialmente, originando una pequeña cresta o estante (*n.b.*, longitud craneocaudal de 50 mm y expansión lateral/medial de 30mm). Este carácter no se encuentra en ningún otro alvarezsaurio, por lo que es una particularidad del espécimen MCF-PVPH-102.

Caudal a este “talón” se observa un surco que recorre toda la longitud ventral del elemento en sentido lateromedial (Fig. IV.42). Este surco es la continuación ventral de los surcos longitudinales que se desarrollan sobre la cara medial y lateral, los cuales no solo se proyectan craneoventralmente sino que continúan ventralmente (Fig. IV.42). A este surco se continúa un sector que se encuentra pellizcado lateromedialmente, originándose una pequeña quilla ventral de unos 140 mm (Fig. IV.42). Esta quilla ventral también se encuentra presente en *Alvarezsaurus calvoi* (Novas, 1996). A diferencia de este último, la quilla se desarrolla caudal a la curvatura caudoventral del eje de la falange II-2, mientras que en *Alvarezsaurus* esta quilla se desarrolla antes de la curvatura caudoventral del eje (Fig. IV.42). Además de poseer un foramen a cada lado de la quilla ventral, la superficie de

este sector es rugosa (Fig. IV.42). La presencia de un foramen ventral a ambos lados de una quilla también se observa en los Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Novas, 1996; Suzuki *et al.*, 2002; Longrich y Currie, 2009; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Fowler *et al.*, 2020), aunque en estos últimos los forámenes se ubican en una posición más craneal.

4.3. Osteología de MCF-PVPH-38

4.3.1. Paleontología Sistemática

Theropoda Marsh, 1881

Coelurosauria Huene, 1920

Alvarezsauria Bonaparte, 1991

Alvarezsauridae Bonaparte, 1991

cf. *Patagonykus puertai*

4.3.2. Material

El material descrito aquí consiste en una vértebra cervical y una postzigapófisis aislada (MCF-PVPH-38) perteneciente a un individuo de pequeño tamaño respecto al holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37).

4.3.3. Localidad y horizonte

El elemento estudiado fue recolectado de sedimentos correspondientes a la Formación Portezuelo que afloran en la Sierra del Portezuelo (ver marco geográfico y geológico).

4.3.4. Reseña histórica

De la misma área y unidad estratigráfica se encontraron una vértebra cervical y una postzigapófisis aislada. Originalmente, este material formó parte del holotipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37), aunque posteriormente fue excluido y considerado como otro individuo de menor tamaño, representando un alvarezsáurido coetáneo que convivió con *Patagonykus*. En este sentido, la vértebra cervical y la postzigapófisis (MCF-

PVPH-38) fueron considerados como pertenecientes a un alvarezsáurido indeterminado (Novas, 1997).

4.3.7. Descripción de MCF-PVPH-38

4.3.7.1. ESQUELETO AXIAL

4.3.7.1.1. Vértebras cervicales

MCF-PVPH-38 está representado por una vértebra cervical incompleta y una postzigapófisis derecha aislada (Fig. IV.43-44). La vértebra cervical carece de ambas prezigapófisis, la postzigapófisis izquierda y la porción caudal de la derecha, la espina neural, y un sector de la superficie articular caudal (Fig. IV.43). La vértebra cervical es interpretada aquí como una vértebra cervical proximal en base a sus dimensiones, morfología general, y la posición relativa de la parapófisis (Fig. IV.43). Suponiendo que en *Patagonykus* la serie cervical consta de 10 vértebras cervicales como sucede en *Haplocheirus sollers* y muchos otros terópodos no avianos (Choiniere, 2010), es posible ofrecer una posición más precisa del elemento cervical dentro de la serie. Originalmente, Novas (1996, 1997) interpreta este elemento como una vértebra cervical 5° en base al parecido morfológico con *Deinonychus* (Novas, 1997). Sin embargo, la serie cervical no solo se conoce bien a partir de las formas derivadas del Cretácico (Chiappe *et al.*, 2002), sino también del alvarezsaurio basal *H. sollers* (Choiniere *et al.*, 2010). En función del ángulo de separación entre las postzigapófisis y la altura a la que se eleva la postzigapófisis derecha, la vértebra cervical y la postzigapófisis aislada corresponderían a la vértebra 3ra. a 5ta. dentro de la serie cervical.

La vértebra cervical se caracteriza por ser opistocélica, al igual que en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Aorun*, *Bannykus*, *Xiyunykus*, MPCN-PV 738, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Linhenykus*; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2013, 2018), si bien estos elementos son desconocidos en *Khulsanurus* (Averianov y Lopatin, 2021) y *Alvarezsaurus*. Esta condición difiere de la observada en *Haplocheirus*, donde los centros cervicales se caracterizan por ser anfipláticos (Choiniere *et al.*, 2010).

El centro es 1,8 veces más largo que ancho (Fig. IV.43). Esta proporción es muy similar a la que presentan las vértebras cervicales 3-5 de *Haplocheirus* (Choiniere, 2010), e incluso el megaraptórido juvenil *Megaraptor* (Porfiri *et al.*, 2014). En MCF-PVPH-38, el centro se encuentra fuertemente comprimido transversalmente, sobre todo en su sector más ventral, confiriéndole al centro una forma subtriangular en sección transversal (Fig. X). Esta morfología difiere de la observada en la mayoría de los alvarezsaurios (Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013), aunque está presente en los alvarezsaurios *Bannykus* y *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018). Su compresión transversal, en especial en su sector ventral, es tan prominente que el margen ventral del centro forma una especie de estante o labio prominente que se desarrolla en toda su longitud craneocaudal, y que también se encuentra en *Bannykus* y *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018). Además, la compresión del centro permite que el sector más caudal del mismo sea más profundo dorsoventralmente, confiriéndole al centro un contorno subtriangular en vista lateral (Fig. IV.43). En este sentido, el margen caudal del centro es casi el doble de alto que el margen craneal. Esta morfología también se observa en *Bannykus* (IVPP V25026), pero difiere de la morfología presente en los restantes alvarezsaurios en donde el margen caudal es tan alto como el margen craneal. En vista lateral, el margen ventral es ligeramente cóncavo cranealmente y convexo caudalmente, como sucede en *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), y difiere de la condición cóncava presente en otros alvarezsaurios (Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013, 2018).

Cada lado del centro se encuentra profundamente excavado, desarrollándose una fosa neumática (pleurocelo) situada en la mitad craneal del centro, aunque posterior a la parapófisis y ventral a la diapófisis (Fig. IV.43). La presencia de grandes forámenes neumáticos en los centros cervicales también se menciona para los carcharodontosáuridos, megaraptóridos, tiranosáuridos, oviraptóridos, terizinosauroides y dromeosáuridos, estando ausentes en los taxones basales *Dilong*, *Tanycolagreus*, *Coelurus*, *Ornitholestes*, *Compsognathus* y *Sinosauropteryx* (Coria y Currie, 2006; Senter, 2007; Benson *et al.*, 2012ab, Porfiri *et al.*, 2014). Los alvarezsaurios *Aorun* (IVPP V15709), *Bannykus* (IVPP V25026), *Xiyunykus* (IVPP V22783), *Alvarezsaurus* (MUCPv 54) y *Shuvuuia* (MPC 100/975) poseen forámenes neumáticos en sus centros, aunque *Aorun* y *Xiyunykus* presentan dos forámenes neumáticos a cada lado (*n.b.*, uno craneal y otro caudal).

Posterior al margen craneal, sobre ambos lados del centro, se desarrollan las parapófisis y diapófisis (Fig. IV.43). Estas se ubican al mismo nivel y se disponen anteriormente al foramen neumático (Fig. IV.43). Las parapófisis se destacan por ser prominentes, mientras que las diapófisis son craneocaudalmente anchas y transversalmente delgadas (Fig. IV.43). Estas últimas se dirigen ventralmente y apenas lateralmente, mientras que las parapófisis se proyectan lateralmente y ligeramente en sentido craneal (Fig. IV.43). Lateralmente, la diapófisis se fusiona con la parapófisis a través de una lámina delgada, la cual forma una superficie articular de contorno elíptico para la costilla cervical no fusionada (Fig. IV.43). Esta estructura podría indicar que la costilla cervical carecía de un capítulo y un tubérculo diferenciados (Fig. IV.43). Internamente, la fusión entre la diapófisis y parapófisis define un pasaje similar al foramen *transversarium*, como sucede en otros terópodos (*e.g.*, Xu y Qin, 2017).

La superficie craneal es hemiesférica y prominente. En vista craneal su contorno posee forma de riñón (Fig. IV.43), siendo el margen dorsal cóncavo y el margen ventral convexo (Fig. IV.43). El cóndilo se orienta en sentido craneoventral, y es casi 3 veces más ancho lateralmente que alto dorsoventralmente (Fig. IV.43). Esta morfología también se observa en las formas de ramificación temprana (*e.g.*, Choiniere *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2018).

El margen caudal es fuertemente cóncavo, y de contorno elíptico, siendo más alto dorsoventralmente que ancho lateralmente (Fig. IV.43). Esta morfología difiere de la observada en otros alvarezsaurios (Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013, 2018), donde el margen caudal es tan alto dorsoventralmente como ancho lateralmente.

Como se mencionó, el arco neural se encuentra pobremente conservado (Fig. IV.43), aunque parece haber sido más largo craneocaudalmente que ancho lateralmente. Las prezigapófisis están rotas cerca de su base, sin embargo, su morfología podría indicar una posición lateral al canal neural. Las prezigapófisis se hallan lateralmente flexionadas (*n.b.*, común entre los alvarezsaurios) y son alargadas, extendiéndose cranealmente por delante del centro vertebral. Por su parte las postzigapófisis se elevan fuertemente dorsalmente, como ocurre en las vértebras cervicales proximales de los alvarezsaurios

(Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013). Estas se arquean lateralmente, orientando sus superficies articulares ventralmente y ligeramente en sentido lateral (Fig. IV.43-44). Nuevamente, esta morfología es típica de las vértebras cervicales proximales de los alvarezsaurios (Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013). Esto sucede debido a que, las superficies articulares de las prezigapófisis que en las cervicales anteriores miran craneodorsalmente, en las cervicales posteriores lo hacen dorsomedialmente (Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere, 2010). La postzigapófisis derecha aislada se caracteriza por ser larga craneocaudalmente y de forma espatulada, tal como sucede en otros alvarezsaurios (Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2021). La misma se eleva dorsalmente, pero no en forma tan pronunciada como la observada en la vértebra cervical descrita (Fig. IV.44), por lo que podría referirse a esta postzigapófisis aislada como perteneciente a una cervical posterior a la cervical más completa. La postzigapófisis aislada exhibe una epipófisis bulbosa, que no alcanza el margen caudal de la postzigapófisis, condición presente en los alvarezsaurios (Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013).

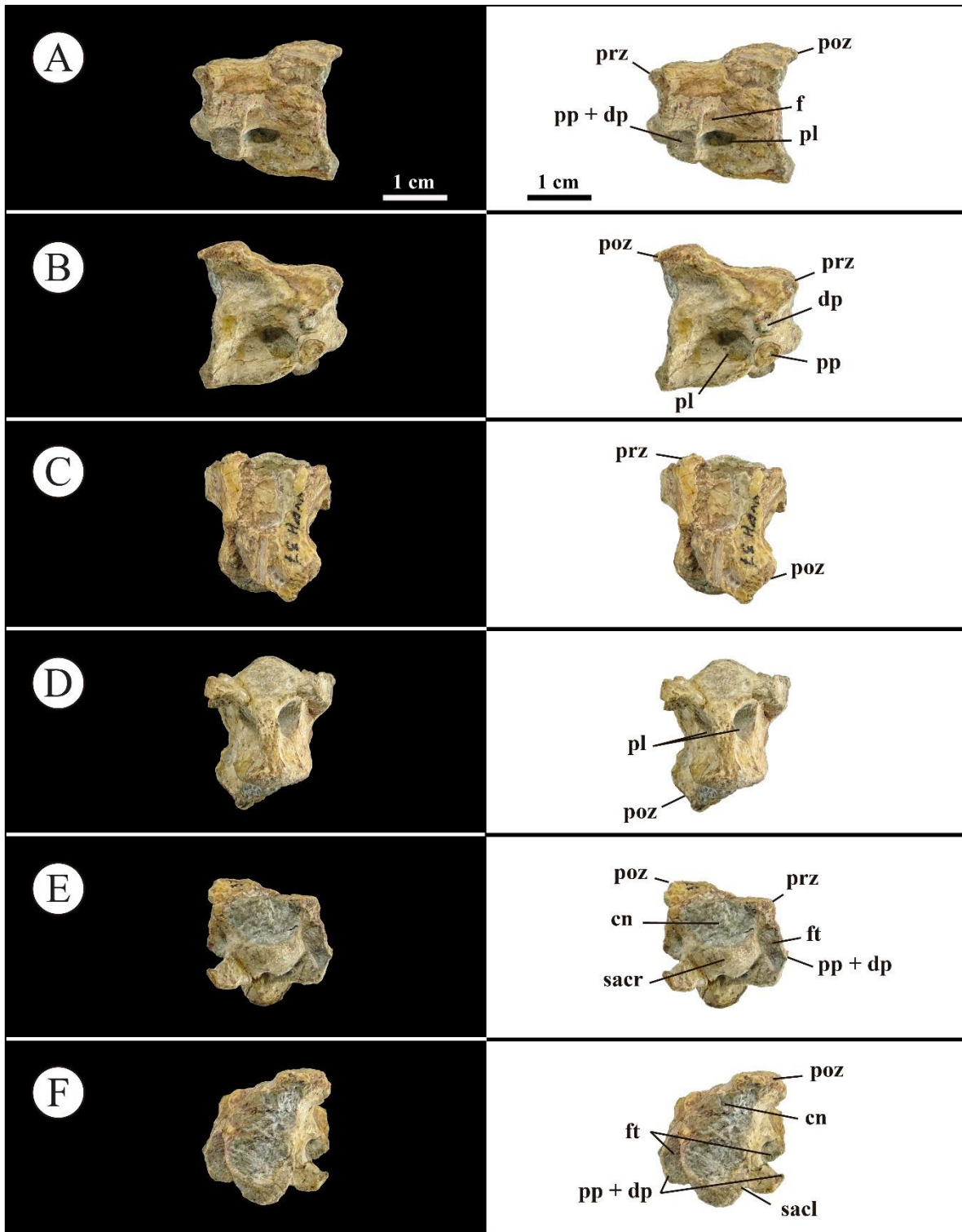


Figura IV.43. Vértebra cervical proximal del espécimen MCF-PVPH-38. A, en vista lateral izquierdo; B, vista lateral derecho; C, vista dorsal; D, vista ventral; E, vista craneal; vista caudal. Abreviaturas: f, fosa; cn, canal neural; ft, foramen *transversarium*; dp, diapófisis; pp, parapófisis;

pl, pleurocelo (= fosa neumática); poz, postzigapófisis; prz, prezigapófisis; sacr, superficie articular craneal; sacl, superficie articular caudal. Escala equivalente a 1 cm.

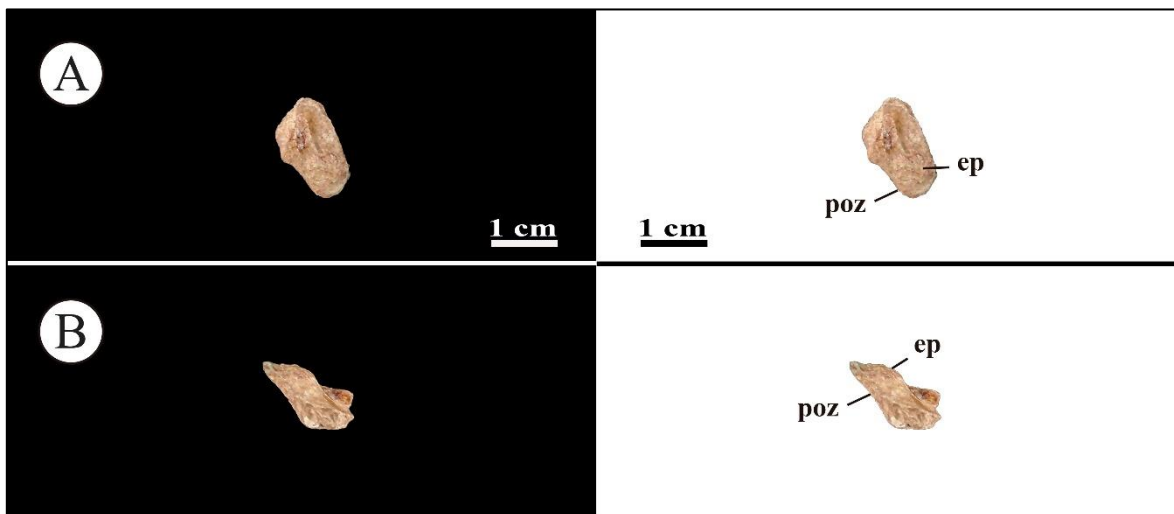


Figura IV.44. Postzigapófisis derecha de una vértebra cervical indeterminada del espécimen MCF-PVPH-38. A, vista dorsal; B, vista lateral. Abreviaturas: ep, epipófisis; poz, postzigapófisis. Escala equivalente a 1 cm.

4.4. Osteología de *Alvarezsaurus calvoi*

4.4.1. Paleontología Sistemática

Theropoda Marsh, 1881

Coelurosauria Huene, 1920

Alvarezsauria Bonaparte, 1991

Alvarezsauridae Bonaparte, 1991

Alvarezsaurus calvoi Bonaparte, 1991

4.4.2. Material

Holotipo (MUCPv-54): Serie de 8 vertebras articuladas, incompletas; cinco de ellas cervicales y las tres restantes dorsales anteriores, la mayoría representadas solo por los arcos neurales; 1 cuerpo vertebral cervical, 2 arcos neurales dorsales incompletos; 3

cuerpos de vertebras sacras en posición natural con el ilion derecho, y un cuerpo vertebral sacro aislado. 13 vértebras caudales proximales y medias, más o menos completas, con algunos arcos hemales en posición natural; la mayor parte de la escápula derecha y el coracoides asociados, incompletos. La mayor parte del ilion derecho y un fragmento del izquierdo; la mitad proximal, incompleta de ambos fémures; mitad distal de la tibia derecha unida al astrágalo y calcáneo, y un fragmento distal de la tibia izquierda. Los metatarsos derechos incompletos, en posición original; de ellos el metatarso IV articulado a las cinco falanges; 3 falanges distales del dedo II. Los 3 metatarsos incompletos del lado izquierdo con 4 falanges del dedo IV, 2 falanges del dedo III, 1 falange aislada y dos fragmentos de falanges.

Comentario. Novas (1996) menciona una falange ungueal manual como parte del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54), material que no pudo ser hallado al momento de acceder al material.

4.4.3. Localidad y horizonte

El holotipo proviene de las bardas ubicadas a unos 500 m al NE del edificio de la Biblioteca de la Universidad Nacional del Comahue, en la ciudad de Neuquén. El nivel corresponde a la Formación Bajo de la Carpa, Subgrupo Río Colorado, Grupo Neuquén (Coniciano) (ver Marco Geológico).

4.4.4. Reseña histórica

Durante el mes de mayo del año de 1987, Jorge O. Calvo, paleontólogo de la Universidad Nacional del Comahue, mientras realizaba prospecciones en busca de vertebrados fósiles en las bardas de la margen derecha del río Neuquén, encontró restos pertenecientes a un terópodo de pequeño tamaño en los niveles superiores de la Formación Bajo de la Carpa, en las proximidades de la citada universidad en la ciudad de Neuquén. Esos materiales fueron preparados cuidadosamente por mismo Calvo en el Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires, dentro de un programa de cooperación entre este museo y la institución universitaria patagónica, y estudiados más tarde por José F. Bonaparte, jefe de La Sección de Paleontología de Vertebrados del museo porteño (Bonaparte, 1991).

4.4.5. Diagnósis original

Pequeño terópodo con las vértebras cervicales con expansiones subcirculares de las postzigapófisis, espinas neurales vestigiales, y cuerpos subanficélicos con fosas neumáticas (pleurocelos); vértebras dorsales anteriores con espinas neurales vestigiales; sacras anteriores con leve depresión axial en el borde ventral del cuerpo, y posteriores con el borde inferior angosto; con 5 a 6 vértebras sacras; escápula pequeña, reducida y sin expansión acromial; ilion bajo, largo, con la expansión postacetabular de mayor superficie que la preacetabular; metatarsos II, III y IV subiguales en grosor, pero el III algo más delgado, en vista posterior, que los restantes; metatarso IV más grande que los restantes en la porción proximal y sin evidencia de fusión de los metatarsos; astrágalo no fusionado, con amplias trócleas internas y externas.

4.4.6. Diagnósis revisada por Novas, 1996

Centro cervical anficélico; postzigapófisis en vértebras cervicales aplanadas dorsoventralmente, en forma de paleta en vista dorsal y con un par de fuertes crestas craneocaudales; vértebras caudales distales con una longitud de más del 200% de la longitud respecto a las caudales proximales; hoja escapular delgada y reducida; falange ungueal del dedo II con quilla ventral.

4.4.7. Diagnósis revisada de *Alvarezsaurus calvoi*

Pequeño terópodo alvarezsáurido con las siguientes autapomorfías (marcadas con un asterisco aquellas obtenidas en el análisis filogenético): espinas neurales bajas en vértebras cervicales; postzigapófisis en vértebras cervicales aplanadas dorsoventralmente, y en forma espatulada en vista dorsal; primera vértebra sacra deprimida ventralmente, siendo más ancha transversalmente que alta dorsoventralmente; vértebras caudales medias con una longitud de más de 200% respecto a la longitud de las vértebras caudales proximales (*); escápula curvada dorsoventralmente en vista lateral (*); margen craneal del acromion ligeramente evertido en sentido lateral; hoja postacetabular alargada y fuertemente orientada en sentido caudoventral, extendiéndose más allá de la región acetabular; metatarso II más corto que el metatarso IV, llegando distalmente solo hasta la base de la tróclea del metatarso IV (*).

4.4.8. Descripción de *Alvarezsaurus calvoi*

4.4.8.1. ESQUELETO AXIAL

4.4.8.1.1. Vértebras cervicales

Bonaparte (1991) menciona que la serie cervical de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54) está representada por cinco vértebras cervicales, cuatro articuladas y una aislada (Bonaparte, 1991; pg. 84). Lamentablemente, las vértebras cervicales conservadas están en muy mal estado (Fig. IV.45). De la vértebra aislada, solo se conoce el arco neural muy mal conservado (Fig. IV.45A). De las cuatro restantes, que Bonaparte (1991) menciona que estaban articuladas y casi completas (Bonaparte, 1991; pg. 84), solo las dos más proximales se encuentran articuladas entre ellas y separadas del resto, pero solo conservando los arcos neurales (Fig. IV.45B). Las dos últimas efectivamente se encuentran parcialmente completas, aunque bastante erosionadas, y están articuladas con los primeros tres arcos neurales de la serie dorsal (Fig. IV.45C).

Originalmente, Bonaparte (1991) menciona que el arco neural aislado es el más largo craneocaudalmente, considerándolo como perteneciente a la cervical N° 5 o 6 (Bonaparte, 1991; pg. 84). Actualmente, la serie cervical de los alvarezsaurios se conoce a partir de los especímenes MPCN-PV-738, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Ceratomykus*, *Haplocheirus*, *Linhenykus* y *Khulsanurus*, donde claramente las cervicales 5 a 7 son los elementos más largos de la serie cervical (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 1998, 2002; Alifanov y Barsbold, 2009; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2011, 2013; Averianov y Lopatin, 2021). En este sentido, se considera este elemento como una cervical N° 5 o 6, reafirmando la asignación original de Bonaparte (1991). El alvarezsaurio basal *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010) es el único que muestra una serie cervical completa, aunque en mal estado, que permite realizar un conteo de diez vértebras cervicales (*n.b.*, incluido el axis; Choiniere *et al.*, 2010). Es por ello que se considera a los elementos restantes como las cervicales N° 7 a 10.

El arco neural N° 5-6 es largo craneocaudalmente, estrecho transversalmente y bajo dorsoventralmente (Fig. IV.45A) en comparación con los elementos precedentes. Esta

condición se observa en formas tales como *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Ceratomykus*, *Haplocheirus*, *Linhenykus* y *Khulsanurus* (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 1998, 2002; Alifanov y Barsbold, 2009; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2011, 2013; Averianov y Lopatin, 2021). Las postzigapófisis, aunque incompletas, se desarrollan caudalmente con su superficie articular orientada ventromedialmente (Fig. IV.45A). Estas son craneocaudalmente largas y amplias lateralmente, y tienen forma espatulada (Fig. IV.45). La espina neural es la más larga craneocaudalmente en comparación con las restantes, y es aparentemente baja dorsoventralmente con un contorno en vista lateral de tipo subtriangular como sucede en *Haplocheirus* (IVPP V15988). Si bien solo se conservan las bases de las prezigapófisis, estas se habrían proyectado lateralmente al canal neural, condición que se observa en *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Ceratomykus*, *Haplocheirus*, *Linhenykus* y *Khulsanurus* (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 1998, 2002; Alifanov y Barsbold, 2009; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2011, 2013; Averianov y Lopatin, 2021). En este elemento no se observa una sutura entre el arco neural y el centro vertebral, lo que podría indicar que *Alvarezsaurus* se encontraba en una etapa ontogenética avanzada.

El elemento considerado aquí como perteneciente a una cervical N° 7, se caracteriza por ser ligeramente más corto craneocaudalmente que el elemento anterior, pero más alto dorsoventralmente (Fig. IV.45B). No obstante, este elemento es largo craneocaudalmente si se lo compara con los elementos 8-10 (Fig. IV.45C). En vista lateral, es posible apreciar la base de la diapófisis, que se encuentra bastante desgastada (Fig. IV.45B). Asimismo, también se pueden discernir las láminas centrodiapofiseal anterior y posterior (Fig. IV.45B). Las fosas prezigapofiseal-centrodiapofiseal, centrodiapofiseal y postzigapofiseal-centrodiapofiseal son visibles, aunque algo tenues, amplias y sin excavación (Fig. IV.45B). Estas láminas y fosas son prominentes en la última vértebra cervical, donde la fosa centrodiapofiseal es la más amplia y las otras dos se reducen (*n.b.*, esta morfología se visualiza y se describe en detalle en **4.7. Osteología de MPCN-PV 738**). Los elementos más posteriores muestran prezigapófisis y postzigapófisis que son tan largas craneocaudalmente como anchas transversalmente (Fig. IV.45C). Las epipófisis se encuentran bien desarrolladas en la superficie dorsal de las postzigapófisis a lo largo del margen laterocraneal tal como se menciona en *Haplocheirus* (Choiniere, 2010). Respecto a

la espina neural, estas se vuelven cortas craneocaudalmente, altas dorsoventralmente y anchas transversalmente (Fig. IV.45C) tal como ocurre en MPCN-PV 738.

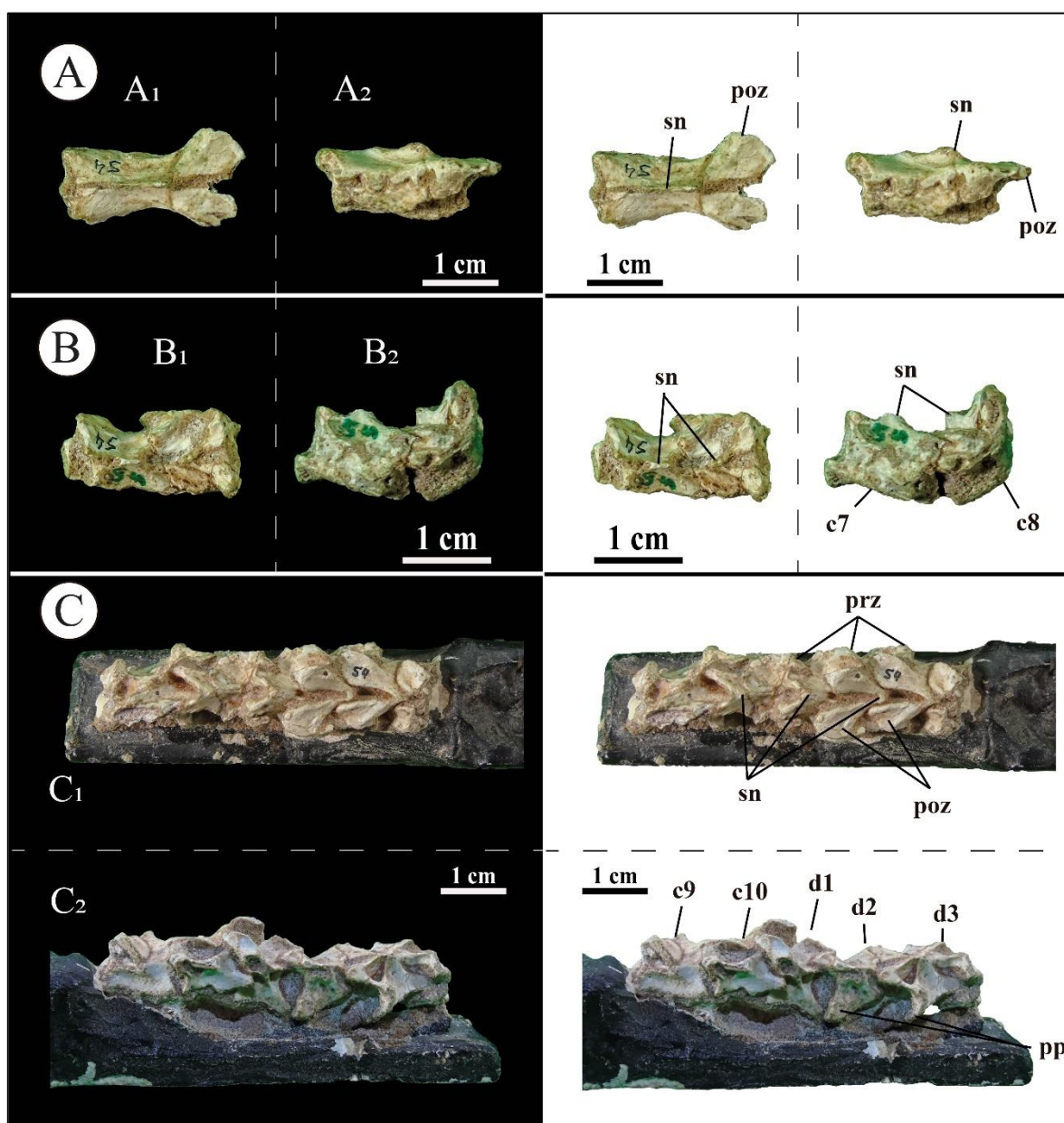


Figura IV.45. Vértebra cervicales del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54). A₁, vértebra media en vista dorsal; A₂, vista lateral izquierda; B₁, vértebras cervicales 7 y 8 en vista dorsal; B₂, vista lateral izquierda; C₁, vértebra 8 y 9 en articulación con las primeras vértebras dorsales en vista dorsal; C₂, vista lateral izquierda. Abreviaturas: c7, cervical 7; c8, cervical 8; c9, cervical 9; c10, cervical 10; d1, dorsal 1; d2, dorsal 2; d3, dorsal 3; prz, prezigapófisis; poz, postzigapófisis; sn, espina neural; pp, parapófisis. Escala equivalente a 1 cm.

4.4.8.1.2. Vértebrae dorsales

La serie dorsal de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54) se encuentra representada por los tres primeros arcos neurales de la serie dorsal, articulados con las últimas dos vértebras cervicales (Fig. IV.46AB), y un cuerpo vertebral aislado (Fig. IV.46C). Los tres arcos neurales se encuentran mal conservados, aunque poseen diferentes estados de preservación (Fig. IV.46AB).

El cuerpo vertebral aislado, es interpretado aquí como correspondiente al sector medio-posterior de la serie dorsal. Es un centro largo, siendo su longitud casi una vez y media su altura (Fig. IV.46C). Esta morfología se observa en las vértebras dorsales más posteriores de los Parvicursorinae (e.g., Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Lee *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022). Transversalmente, este centro se comprime fuertemente (Fig. IV.46C), recordando la condición presente en las vértebras dorsales 9-12 en *Xixianykus* (Xu *et al.*, 2010). Otro carácter presente en la serie dorsal de Alvarezsauridae (Bonaparte, 1996; Novas, 1997; Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Lee *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022) es que carece de fosas neumáticas (pleurocelos), aunque se observa una leve excavación poco profunda debajo de la parapófisis (Fig. IV.46C). Estas se ubican craneodorsalmente en el centro, siendo algo robustas, dirigidas en sentido laterodorsal, y con superficies articulares elípticas para las costillas (Fig. IV.46C). La superficie articular craneal es convexa, mientras que la caudal es cóncava (Fig. IV.46C), condición que se observa en Parvicursorinae (e.g., e.g., *Parvicursor*, *Mononykus*, *Xixianykus*; *Nemegtomykus*; Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Lee *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022), pero que difiere de la condición bicóncava en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y anficélicas de *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010).

Los tres primeros arcos neurales son cortos, siendo tan largos craneocaudalmente como altos dorsoventralmente (Fig. IV.45AB) morfología que se observa en el alvarezsaurio basal *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010). Las prezigapófisis se caracterizan por ser amplias, separadas entre sí, y ubicadas lateralmente al canal neural (Fig. IV.46AB). Sin embargo, en las vértebras precedentes, estas se disponen de manera menos separada entre sí (Fig. IV.46AB). Sus caras articulares se disponen

dorsomedialmente en el primer arco neural, mientras que distalmente se orientan más dorsalmente, casi paralelas al plano axial (Fig. IV.46AB), tal como se describe para *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010). Las postzigapófisis del primer arco neural son cortas y anchas transversalmente, mientras que en las más posteriores se vuelven largas y estrechas transversalmente (Fig. IV.46AB). En la primera dorsal, las superficies articulares de las postzigapófisis miran lateroventralmente, mientras que en la segunda se orientan más ventralmente (Fig. IV.46AB).

Las espinas neurales están ubicadas centralmente en el arco; son cortas craneocaudalmente y bajas dorsoventralmente, de contorno subtriangular en vista lateral, asemejándose a la condición presente en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010).

Los procesos transversos son craneocaudalmente anchos (Fig. IV.46AB), y dada su naturaleza fragmentaria no se puede determinar su orientación. Tal como sucede en las primeras vértebras dorsales de *Haplocheirus* (IVPP V15988), las diapófisis se desarrollan por debajo del nivel del proceso transverso como facetas en su superficie ventral (Fig. IV.46B). Las parapófisis se localizan craneoventralmente sobre el arco, y solo son visibles en las dorsales 2 y 3 (Fig. IV.46B). En la dorsal 2, la parapófisis es prominente, siendo de contorno ovoide y se halla orientada laterocaudalmente (Fig. IV.46B). La parapófisis de la vértebra dorsal N° 3 se comprime en sentido craneodorsalmente-caudoventralmente, siendo de contorno elíptico (Fig. IV.46B).

Por debajo de la diapófisis, se desarrolla cranealmente la lámina paradiapofiseal que converge con la parapófisis (Fig. IV.46B). Esta lámina, delimita ventralmente la fosa prezigapofiseal-centrodiapofiseal (Fig. IV.46B). Esta fosa es amplia y profundamente excavada, para volverse proporcionalmente más chica a lo largo de la serie. La fosa parapofiseal-centrodiapofiseal, delimitada cranealmente por la lámina parapofiseal y caudalmente por la lámina centrodiapofiseal posterior, es grande, aunque poco excavada (Fig. IV.46B). Esta fosa se vuelve amplia y profundamente excavada a lo largo de la serie (*n.b.*, en función de lo que se observa en los arcos neurales descritos en *Alvarezsaurus* y la morfología presente en las vértebras dorsales medias descritas en *Patagonykus* y *Bonapartenykus*). Distalmente, se observa en el arco una fosa amplia (*i.e.*, postzigapofiseal-centrodiapofiseal), limitada por la postzigapófisis y la diapófisis (Fig. IV.46B).

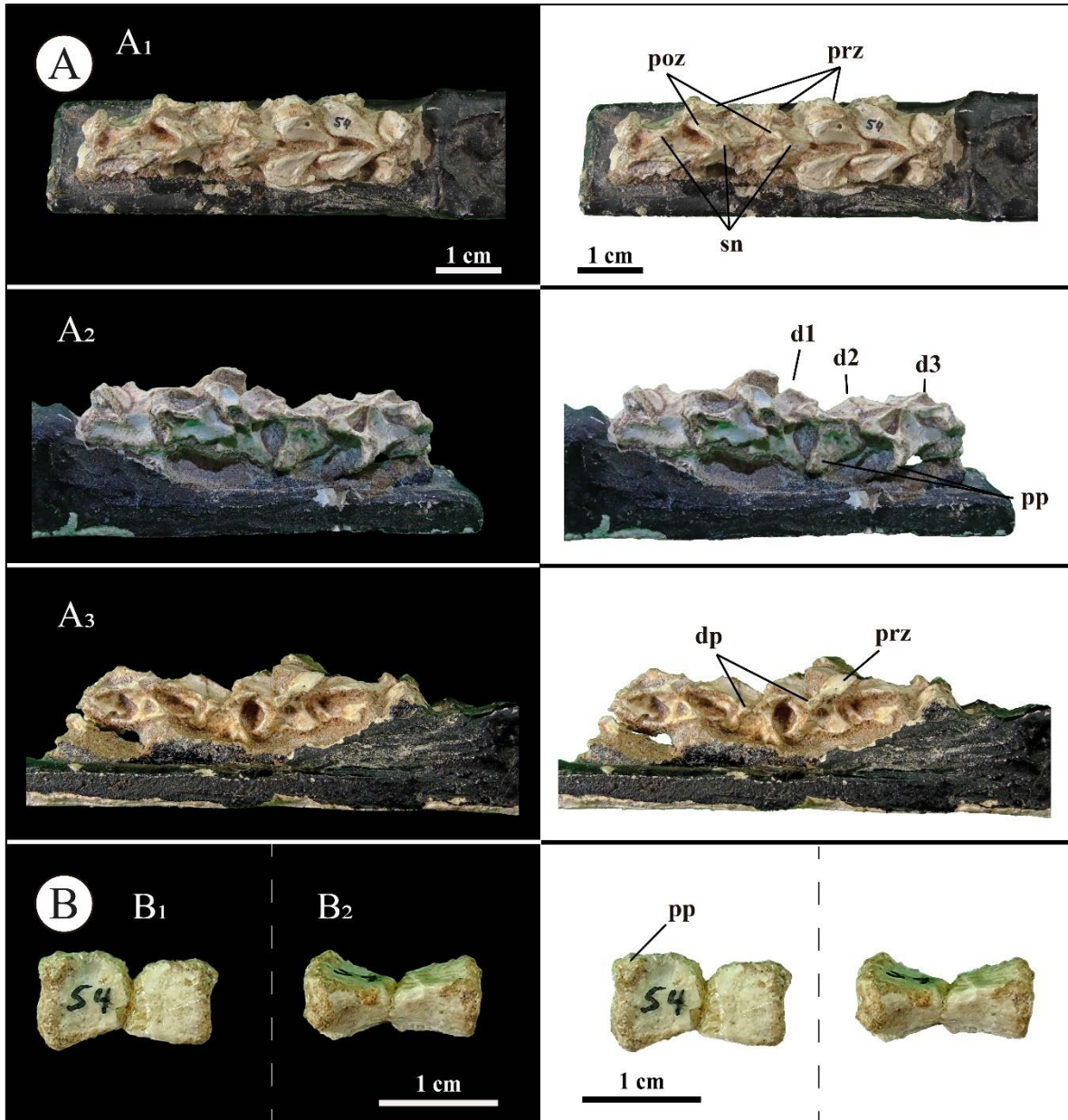


Figura IV.46. Vértebras dorsales proximales del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54). A₁, vista dorsal; A₂, vista lateral izquierda; A₃, vista lateral derecha; B₁, vista lateral izquierda; B₂, vista ventral. Abreviaturas: prz, prezigapófisis; poz, postzigapófisis; d1, dorsal 1; d2, dorsal 2; d3, dorsal 3; pp, parapófisis; dp, diapófisis.

4.4.8.1.3. Vértebras sacras

Bonaparte (1991) menciona que el holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* consta de 3 vértebras sacras incompletas (Bonaparte, 1991; pg. 88). Entre el material examinado se conservan 4

centros vertebrales sacros que se encuentran en articulación con el ilion derecho y una copia de masilla del izquierdo, por lo que no pueden observarse muchos detalles de estos centros (Fig. IV.47).

Los cuerpos vertebrales no están fusionados entre sí (Fig. IV.47), a diferencia de lo que se observa en *Shishugouonykus* (IVPP V23567) *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), MPCN-PV 738 y Parvicursorinae (e.g., *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*, *Nemegtomykus*; Chiappe *et al.*, 2002; Lee *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022).

Al igual que en otros alvarezsaurios, las fosas neumáticas (pleurocelos) están ausentes en la serie sacra (Bonaparte, 1991; Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Lee *et al.*, 2019; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022). El cuerpo vertebral N° 2 se encuentra deprimido dorsoventralmente, siendo más ancho transversalmente (Fig. IV.47). Esta morfología difiere de la observada en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), pero es similar a la del centro sacro 1 de *Xixianykus* (Xu *et al.*, 2010). Debido a la gran cantidad de masilla utilizada y al sedimento original, no es posible discernir la morfología de los centros sacros restantes.

En vista ventral, el cuerpo vertebral N° 2 es más largo craneocaudalmente que el cuerpo vertebral N° 1 (*n.b.*, aproximadamente un 20% más largo). Respecto al centro vertebral N° 3, este es aproximadamente 14% menor en longitud respecto al segundo elemento (Fig. IV.47). En aspecto transversal, el centro sacro N° 2 es el más ancho de todos los elementos disponibles, como sucede en *Xixianykus* (Xu *et al.*, 2010).

A partir del primer elemento y hasta el tercero, se observa un surco que recorre longitudinalmente el centro (Fig. IV.47) como sucede en *Xixianykus* y *Linhenykus* (Xu *et al.*, 2010, 2013). Este surco se acentúa más en los centros N° 2 y 3 (Fig. IV.47). En cuanto al centro sacro N° 4, este elemento carece de su sector más distal, pero se logra observar que distalmente se comprime fuertemente en sentido transversal, asemejándose a la condición que presenta *Patagonykus* (MCF-PVPH-37).

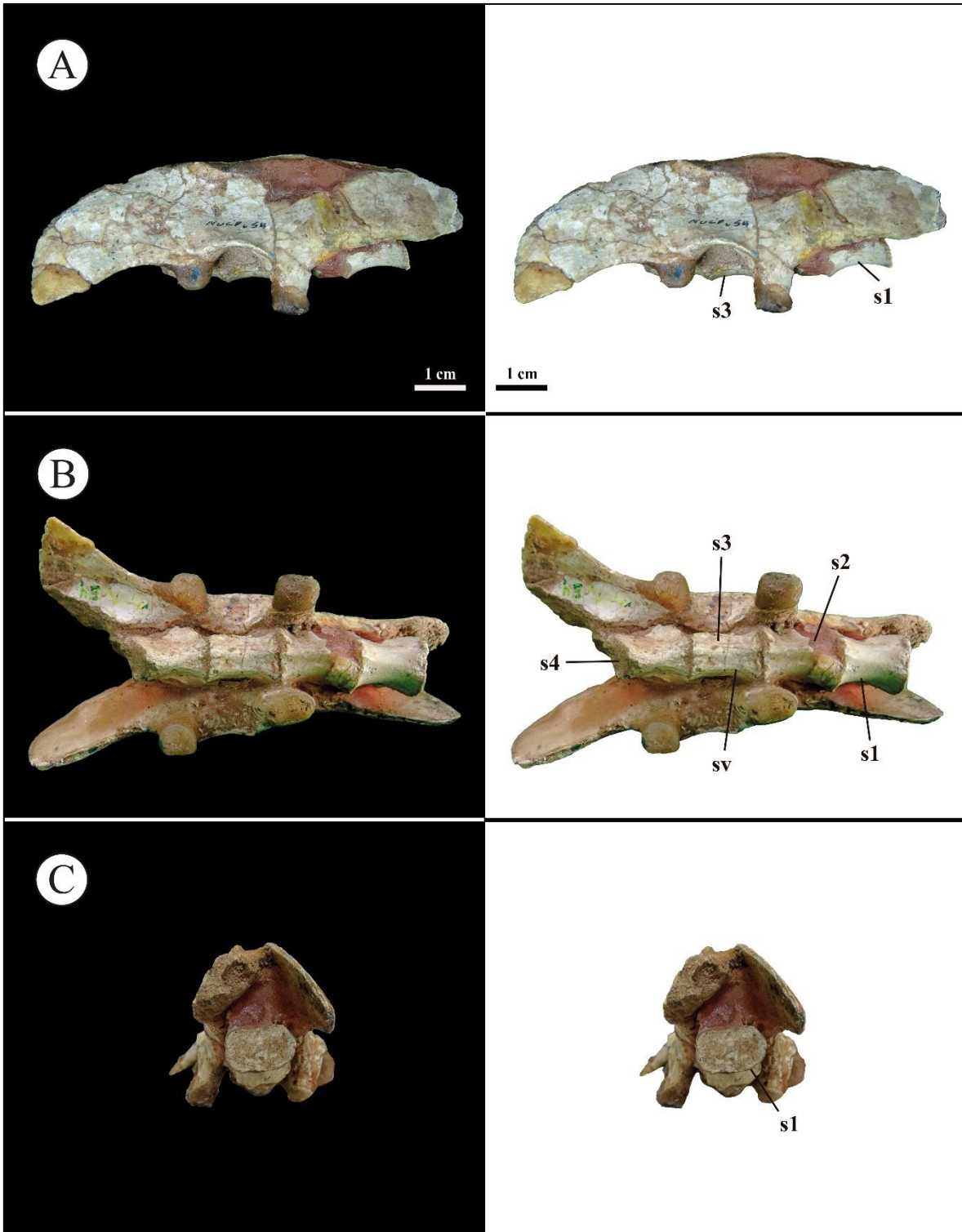


Figura IV.47. Vértebras sacras en articulación con el ilion de *Alvarezsaurus calvoi* (Fig. X). A, en vista lateral derecha; B, en vista ventral; C, en vista craneal. Abreviaturas: S1, sacra 1; S2, sacra 2; S3, sacra 3; S4, sacra 4; sv, surco ventral. Escala equivalente a 1 cm.

4.4.8.1.4. Vértebras caudales

Bonaparte (1991) describe 13 vértebras caudales parcialmente completas que incluyen un sector muy proximal conformado por 4 vértebras proximales y un sector medio con 9 vértebras articuladas entre sí (Bonaparte, 1991; pg. 88). Posteriormente, Novas (1996) ofreció una reinterpretación de la ubicación topográfica de estos elementos, argumentando que los más proximales correspondían a la serie 1-3, mientras que las más posteriores corresponderían a la serie 15-18 (Novas, 1996). Un estudio recientemente publicado sobre la anatomía en la serie caudal del clado Alvarezsauria, en el cual también se ofrece una reconstrucción muscular, los autores brindan una reinterpretación sobre la serie caudal conservada de *Alvarezsaurus calvoi* (Meso *et al.*, 2021; **3.1. Reinterpretation of the caudal anatomy of *Alvarezsaurus calvoi***). Al comparar estos elementos con la serie caudal preservada de los especímenes IVPP V15988, MPC N100/99, y MPC 100/975, Meso *et al.* (2021) llegaron a la conclusión que los elementos más proximales corresponden a la serie 4-7 y los elementos más posteriores corresponden a la serie 8-16 (Meso *et al.*, 2021; **3.1. Reinterpretation of the caudal anatomy of *Alvarezsaurus calvoi***). La posición de estos elementos se basa en sus dimensiones largo/alto/ancho, el ángulo de proyección de los procesos transversos y la orientación craneolateral y caudolateral de las pre- y postzigapófisis, y compresión transversal (Meso *et al.*, 2021). Lamentablemente, los materiales se encuentran en muy mal estado de preservación (Fig. IV.48B), por lo que no es posible brindar una descripción en detalle de esta serie caudal.

Los centros vertebrales de *Alvarezsaurus calvoi* (MICPv-54) incrementan su longitud a lo largo de la serie (Fig. IV.48B) al igual que en otros alvarezsaurios (Meso *et al.*, 2021). Desde la vertebra cuarta hasta la novena, el radio entre la longitud craneocaudal y la altura dorsoventral aumenta en un índice de aproximadamente 1,5-1,6. Posteriormente al punto de transición (posterior a la vértebra caudal N° 10 *sensu* Meso *et al.*, 2021), este radio aumenta drásticamente en un índice que ronda los 2,8 a 3 (Meso *et al.*, 2021).

En la vértebra caudal N° 4, el proceso transversal es robusto y ligeramente posicionado caudalmente en el centro (Fig. IV.48B). Este tiene una proyección laterodorsocaudal, tal como ocurre en las vértebras caudales proximales de otros alvarezsaurios (Meso *et al.*, 2021; y referencias allí). Por debajo de los procesos transversos

se desarrolla una leve depresión (Fig. IV.48B), la cual difiere de la condición profundamente excavada para *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37), *Achillesaurus manazzonei* (MACN-PV-RN 1116) y MPCN-PV 738. En cuanto a la espina neural, esta muestra una base robusta, aunque en las caudales más distales se vuelven alargadas y bajas dorsoventralmente (Fig. IV.48B). En la serie 4-7, lateral a la espina neural, sobre la base del arco neural, se observa una excavación profunda tal como se observa en otros alvarezsaurios (e.g., *Haplocheirus*, *Aorun*, *Shishugouonykus*, *Achillesaurus*, *Patagonykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*, *Nemegtomykus*; Novas, 1997; Martinelli y Vera, 2007; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Lee *et al.*, 2019; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022).

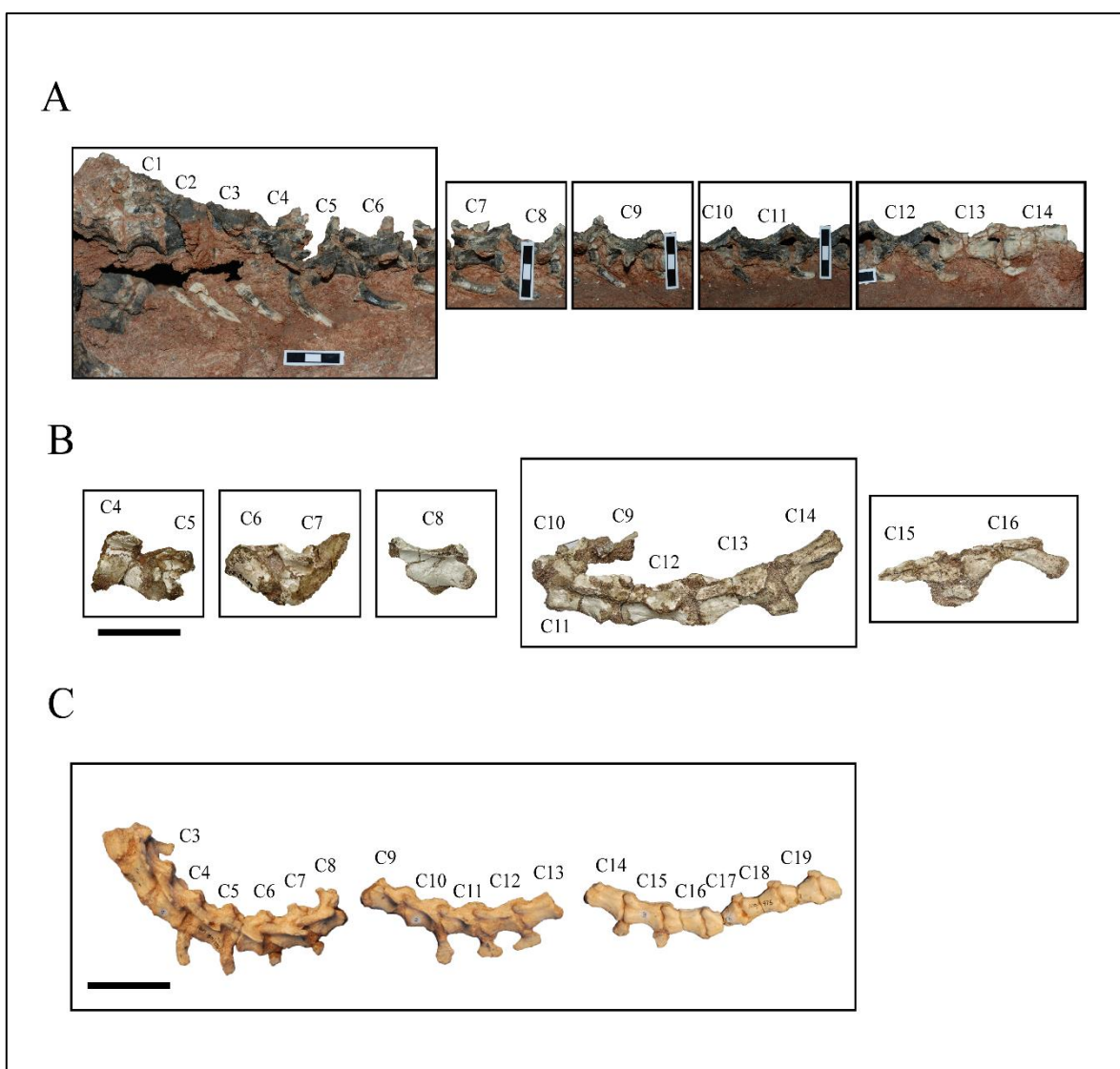


Figura IV.48. Vértebra caudales y arcos hemales conservados en vista lateral de: A, *Haplocheirus sollers*; B, *Alvarezsaurus calvoi*; C, *Shuvuuia deserti*. Escala equivalente a 3 cm. Observación: las vértebras N° 3 y 4 de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54) solo se preservan del lado lateral derecho; a fines comparativos se muestra su imagen especular.

4.4.8.2. ESQUELETO APENDICULAR

4.4.8.2.1. CINTURA ESCAPULAR

4.4.8.2.1.1. Escapulocoracoides

De la cintura escapular de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54) solo se ha conservado la mitad proximal de la escápula, en articulación con una porción del coracoides derecho (Fig. IV.49). La hoja de MUCPv-54 se desvía medialmente y caudodorsalmente (Fig. IV.49), tal como se observa en las hojas escapulares de *Bannykus* (IVPP V25026) y *Xiyunykus* (IVPP V22783). Esta morfología contrasta con la descrita para *Bonapartenykus* (MPCA 1290) y MPCN-PV.3, donde dicho elemento se desvía medialmente y craneodorsalmente. En cuanto a *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010) y en Parvicursorinae (*eg*, *Mononykus* y *Shuvuuia*; Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002), la escápula es recta en sentido lateromedial y craneocaudal.

Al no tener una escápula completa (Fig. IV.49), es difícil determinar si el borde dorsal y ventral de este elemento se habría mantenido paralelo o si se habría expandido distalmente y terminado abruptamente, como ocurre en la mayoría de los alvarezsaurios (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018). Distalmente, la escapula se comprime lateromedialmente como sucede en *Bonapartenykus* y MPCN-PV 738, difiriendo del subclado Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002) cuya proporción se mantiene distalmente.

La cara lateral es levemente convexa tal como ocurre en *Haplocheirus* (IVPP V15988), *Bannykus* (IVPP V25026) y *Xiyunykus* (IVPP V22783), y difiere de la cara lateral fuertemente convexa de la escápula de *Bonapartenykus* (MPCA 1290). En cuanto al sector más proximal, este se encuentra fracturado, aunque se logra identificar la fosa acromial (Fig. IV.49). Esta es de contorno subtriangular y levemente cóncava, contrastando

con la fosa fuertemente cóncava observada para *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010), *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018) y *Bonapartenykus* (Agnolin *et al.*, 2012). Bonaparte (1991) señala que la escápula del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* no se habría expandido cranealmente como sucede en otros terópodos; sin embargo, el borde proximal se encuentra fracturado y dada la forma de la fosa acromial (Fig. IV.49) es difícil inferir sobre la reconstrucción de este sector en particular. Respecto a la cara medial, esta es fuertemente convexa (Fig. IV.49), semejante a la condición que presenta *Bannykus* (IVPP V25026). Desde su sector más proximal, se observa el desarrollo de dos crestas bien marcadas: una que se origina en el sector medial y la otra desde su sector caudoventral (Fig. IV.49). Ambas crestas se unen distalmente y discurren a lo largo de la escapula distalmente (Fig. IV.49). Esta condición también se observa en *Bannykus* (IVPP V25026), aunque el desarrollo de estas crestas es corto y casi imperceptible.

Entre la escápula y el coracoides se observa una clara sutura (Fig. IV.49). Dicha sutura se observa en *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Xiyunykus*, *Patagonykus*, *Mononykus* y *Shuvuuia* (Perle *et al.*, 1994; Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018), y difiere del escapulocoracoides fuertemente fusionado de *Bonapartenykus* (Agnolin *et al.*, 2012).

La cara lateral del coracoides es lisa, y parecería estar flexionada medialmente como ocurre en Patagonykinae (*e.g.*, *Patagonykus*, *Bonapartenykus*, MPCN-PV 738; Novas, 1997; Agnolin *et al.*, 2012) y en *Ceratonykus* (Alifanov y Barsbold, 2009). Sobre su sector más dorsal, el coracoides es transversalmente grueso, una característica mencionada para todos los alvarezsaurios (Chiappe *et al.*, 2002; Alifanov y Barsbold, 2009; Choiniere *et al.*, 2010; Agnolin *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2018).

El foramen coracoideo es subcircular y se sitúa cranealmente con respecto a la fosa glenoidea, tal como se observa en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010), *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018), *Patagonykus* (Novas, 1997) y en el subclado Parvicursorinae (*e.g.*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Ceratonykus*; Chiappe *et al.*, 2002; Alifanov y Barsbold, 2009).

En cuanto a la fosa glenoidea, esta se encuentra representada por el sector aportado por la escápula (Fig. IV.49), mientras que el sector del coracoides se encuentra fracturado en su base (Fig. IV.49). La fosa glenoidea es craneocaudalmente más extensa que lateromedialmente (Fig. IV.49), y está ligeramente orientada caudolateralmente, tal como sucede en otros alvarezsaurios (Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Agnolin *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2018).

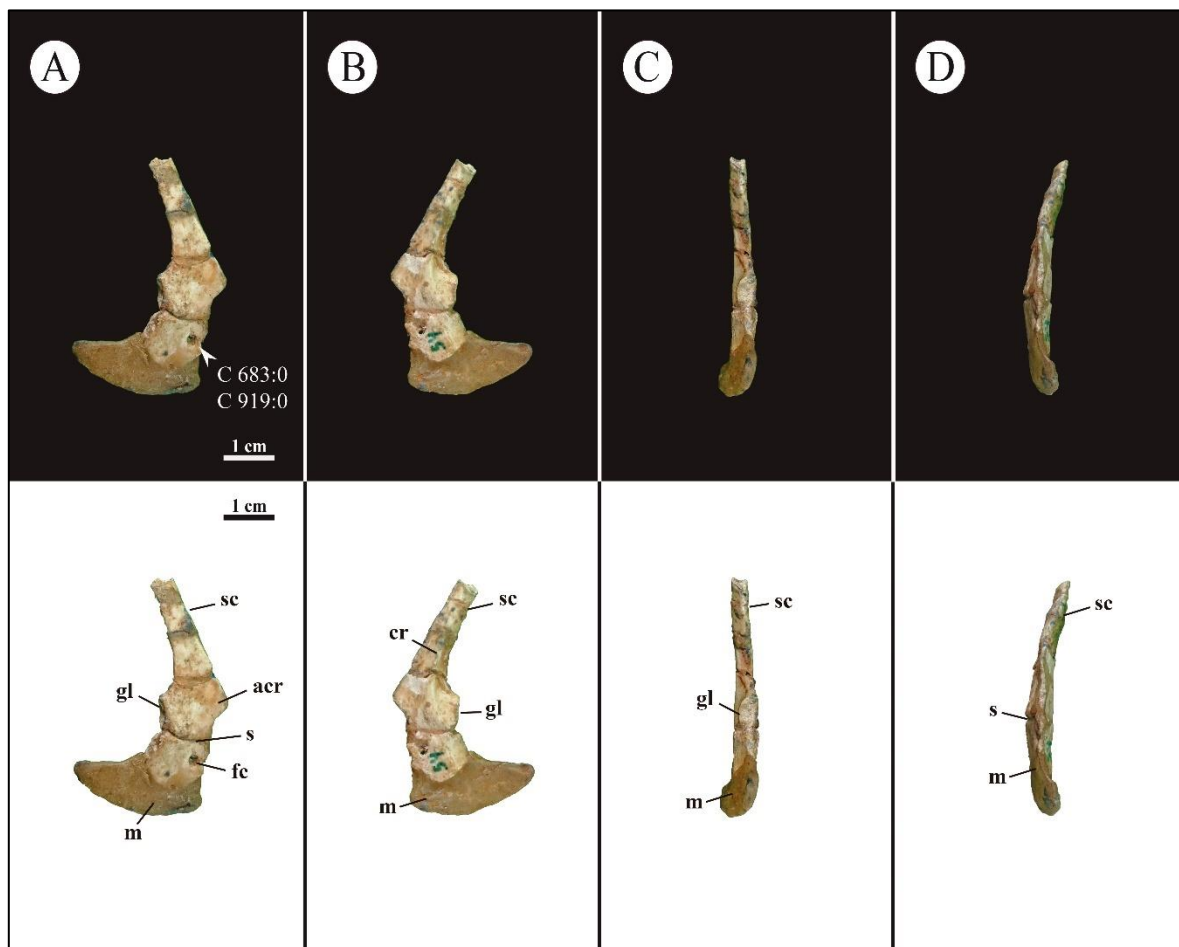


Figura IV.49. Elementos de la cintura pectoral del lado derecho del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54). A, vista lateral; B, vista medial; C, vista caudal; D, vista craneal. Abreviaturas: sc, escápula; gl, fosa glenoidea; acr, acromion; s, sutura; fc, foramen coracoideo; m, reconstrucción de masilla. Escala equivalente a 1 cm.

4.4.8.2.2. CINTURA PELVICA

4.4.8.2.2.1. Ilión

De la cintura pélvica de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54) solo se dispone del ilión derecho parcialmente completo (Fig. IV.50), y la región acetabular del izquierdo. Las proporciones calculadas de la longitud total del ilión respecto a la del fémur indican que el largo craneocaudal del ilión representa aproximadamente el 70% de la longitud total del fémur, tal como ocurre en *Haplocheirus* (IVPP V15988). Estas proporciones son importantes en estudios de locomoción y aspectos paleobiológicos (ver **7.5. Miembros posteriores**). Proporciones similares o mayores se observan en diferentes grupos de celurosaurios, aunque un valor menor al 60% solo se observa en dromaeosáuridos basales, así como en *Sinovenator* y *Archaeopteryx* (Xu, 2002; Xu *et al.*, 2002; Gianechini *et al.*, 2018).

La hoja ilíaca de *Alvarezsaurus* es baja dorsoventralmente, en comparación con su longitud craneocaudal (*n.b.*, representando aproximadamente 50% respecto a su longitud craneocaudal). Este valor es mucho mayor si se lo compara con la hoja ilíaca de *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116), pero mucho menor en comparación con *Shuvuuia* (MPC 100/975).

Al igual que en *Shuvuuia* (MPC 100/975) y *Xixianykus* (XMDFEC V0011), la hoja ilíaca de *Alvarezsaurus* está inclinada dorsomedialmente con el borde dorsal encontrando su contraparte sobre la línea media sagital del sacro (Fig. IV.50), siendo la mitad caudal del ilión la más divergente del plano axial respecto a la mitad craneal (Fig. IV.50).

El proceso preacetabular (proceso anterior *sensu* Choiniere *et al.*, 2010) es aproximadamente un 20% más corto craneocaudalmente que el proceso postacetabular (Fig. IV.50). En vista lateral, el margen dorsal del proceso anterior es ligeramente convexo a plano, extendiéndose y curvándose ventralmente (Fig. IV.50). En este sentido, cranealmente, el proceso se vuelve agudo dorsoventralmente (Fig. IV.50). El margen ventral del proceso preacetabular es recto en su mitad craneal y fuertemente cóncavo en su mitad caudal (Fig. IV.50).

El proceso postacetabular es más alto dorsoventralmente que el proceso preacetabular (Fig. IV.50), condición probablemente presente en *Bannykus* (IVPP V25026) y *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116) en función de los márgenes dorsales preservados. En vista lateral, el proceso posterior se proyecta fuertemente en sentido caudoventral, donde el borde caudoventral del proceso se proyecta muy por debajo del techo acetabular, incluso, más distalmente que el margen ventral del pedúnculo púbico (Fig. IV.50). Esta condición difiere de la observada en *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116) y *Shuvuuia* (MPC 100/975) y probablemente en *Xixianykus* (XMDFEC V0011). El margen dorsal del proceso posterior es fuertemente convexo, mientras que el margen ventral es cóncavo cranealmente y levemente convexo caudalmente (Fig. IV.50). El margen caudal del proceso postacetabular es plano y oblicuo en vista lateral, tal como la condición presente en *Bannykus* (Xu et al., 2018). Esta condición difiere del Parvicursorinae *Shuvuuia* (MPC 100/975), cuyo margen caudal es ligeramente cóncavo. El proceso postacetabular se ensancha lateroventralmente formando una fosa brevis cóncava y ancha con una plataforma medial bien desarrollada (Fig. IV.50), como se observa en *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116). Medialmente, la fosa brevis está delimitada dorsalmente por una cresta longitudinal afilada y conspicua (Fig. IV.50) como en *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116).

La base del pedúnculo púbico conservada revela que el mismo era craneocaudalmente más corto que el pedúnculo isquiático, asemejándose a la condición descrita previamente para otros alvarezsaurios (Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002).

La base del pedúnculo isquiático es maciza y distalmente subtriangular (Fig. IV.50) y difiere de la condición redondeada de *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116). Como en otros alvarezsaurios, la base del pedúnculo se encuentra bien desarrollada tanto en el eje sagital como en el transversal, y es conspicua medialmente (Fig. IV.50). Sobre la superficie lateral del pedúnculo isquiático, el antitrocánter está erosionado, estando representado solo por su base (Fig. IV.50).

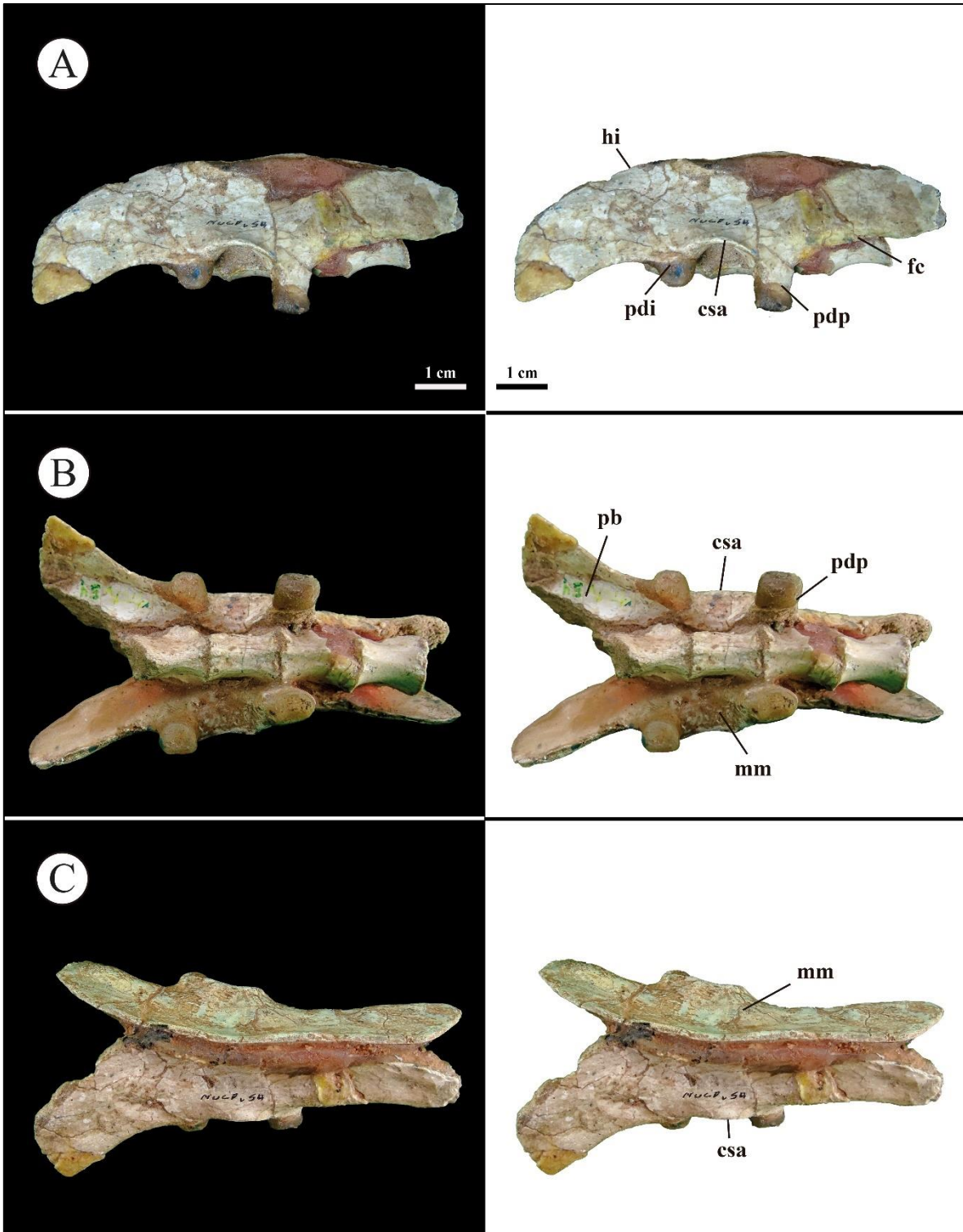


Figura IV.50. Ilion derecho del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54). A, vista lateral; B, vista ventral; C, vista dorsal. Abreviaturas: csa, cresta supracetabular; mm, molde de masilla; pdp,

pedúnculo púbico; pdi, pedúnculo isquiático; fc, fosa *cupedicus*; hi, hoja ilíaca. Escala equivalente a 1 cm.

4.4.8.2.3. MIEMBRO POSTERIOR

4.4.8.2.3.1. Fémur

MUCPv-54 conserva la porción proximal de ambos fémures, aunque con porciones faltantes de ambos trocánteres y el cuello femoral (Fig. IV.51-52). La cabeza femoral se proyecta en sentido medial y perpendicular al eje femoral (Fig. IV.51-52). Esta condición se aprecia en los alvarezsaurios *Shishugouonykus* (Qin *et al.*, 2019), *Haplocheirus* (Choiniere, 2010), *Tugulusaurus* (Rauhut y Xu, 2005) y en el subclado Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010, 2013; Averianov y Lopatin, 2022), pero difiere de la condición dorsomedial observada para *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116) y MPCN-PV 738. La superficie ventromedial de la cabeza femoral de MUCPv-54 es lisa, convexa y carece del proceso presente en las alvarezsaurios basales tales como *Shishugouonykus* (IVPP V23567), *Bannykus* (IVPP V25026) y *Tugulusaurus* (IVPP V4025).

La cabeza femoral es proporcionalmente pequeña (Fig. IV.51-52), y su conexión con el eje femoral se encuentra representado por un cuello femoral fuertemente comprimido transversalmente. Esta morfología difiere de los otros alvarezsaurios, en los que el cuello femoral es tan ancho como la cabeza femoral (*e.g.*, *Shishugouonykus*, *Tugulusaurus*, *Achillesaurus*, *Mononykus*, *Parvicursor*, *Linhenykus*, *Shuvuuia*; Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Martinelli y Vera, 2007; Xu *et al.*, 2010, 2013, 2018; Averianov y Lopatin, 2022). Por la cara ventral del cuello femoral se extiende distalmente una arista robusta que se prolonga hasta alcanzar el cuarto trocánter (Fig. 51-52). Esta morfología también es observable en *Shishugouonykus* y *Patagonykus* (Novas, 1997; Qin *et al.*, 2019).

En función de las bases preservadas del trocánter mayor, éste se situaría distalmente a la cabeza femoral, sobre la superficie lateral y separado craneolateralmente del trocánter anterior por una hendidura profunda, tal como ocurre en *Patagonykus* (Novas, 1997). Esta morfología difiere de la observada en *Achillesaurus*, ya que, en este último, el surco de

separación entre ambos trocánteres se origina por debajo del margen ventral de la cabeza femoral, situado principalmente sobre la cara craneal. Dada la naturaleza fragmentaria del extremo proximal del trocánter mayor, no es posible comparar su proyección proximal respecto a la cabeza femoral (Fig. IV.51-52). No obstante, el trocánter anterior se caracteriza por presentar una forma alar, tal como sucede en *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019), *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y probablemente en *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116).

En *Alvarezsaurus*, el extremo dorsal del trocánter anterior alcanza un punto más alto que en *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116) (*n.b.* esta condición es similar a *Shishugounykus*), llegando hasta un nivel próximo a la mitad de la cabeza femoral (Fig. 51-52). En este sentido, esta condición es intermedia entre las formas basales (*e.g.*, *Shishugounykus*; IVPP V23567) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). La posición relativa del trocánter anterior es más medial con respecto al trocánter mayor y se orienta en sentido craneomedial, carácter que se observa en *Shishugounykus* (IVPP V23567), *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37).

La superficie medial del extremo proximal es fuertemente cóncava, tal como sucede en *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019); mientras que su superficie lateral es convexa como en *Achillesaurus* (Martinelli y Vera, 2007), *Alnashetri* (Makovicky *et al.*, 2012), *Patagonykus* (Novas, 1997), *Bonapartenykus* (Agnolin *et al.*, 2012) y probablemente en MPCN-PV 738. Sobre el borde anterior del trocánter anterior se desarrolla distalmente otra arista algo roma, formando un plano orientado medialmente (Fig. IV.51-52).

Como se mencionó previamente, en las formas patagónicas no se observa un trocánter posterolateral como el que presentan las formas basales (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*; Rauhut y Xu, 2005; Choiniere, 2010; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019). En su lugar, se observa una pequeña superficie ligeramente cóncava con pequeñas rugosidades (Fig. IV.51-52) para la inserción del *M. iliofemoralis*.

La diáfisis femoral se expande craneocaudalmente y se encuentra comprimida lateromedialmente, con una sección transversal subtriangular al nivel del cuarto trocánter (Fig. IV.51-52).

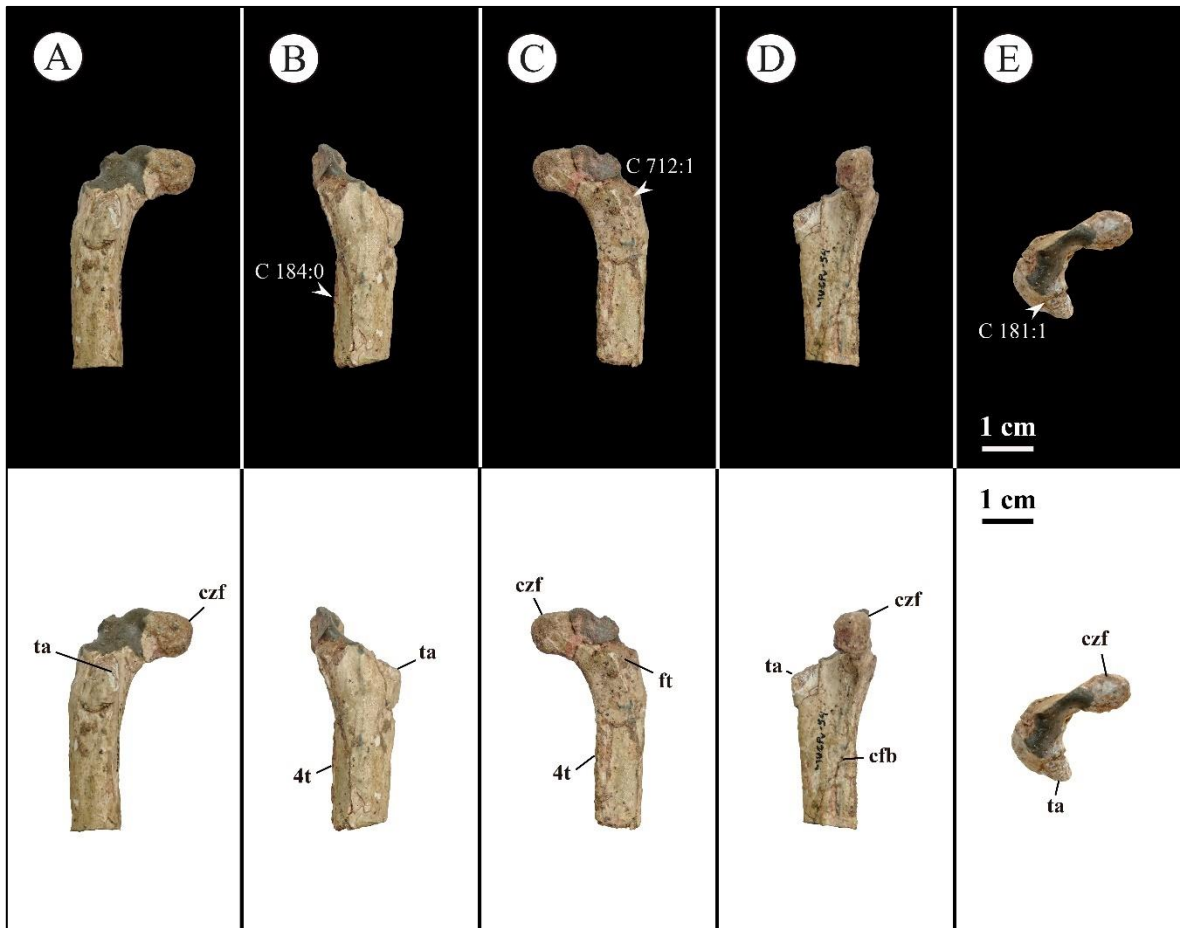


Figura IV.51. Porción proximal del fémur derecho del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54). A, vista craneal; B, vista lateral; C, vista caudal; D, vista medial; E, vista proximal. Abreviaturas: ta, trocánter anterior; czf, cabeza femoral; 4t, cuarto trocánter. Escala equivalente a 1 cm.

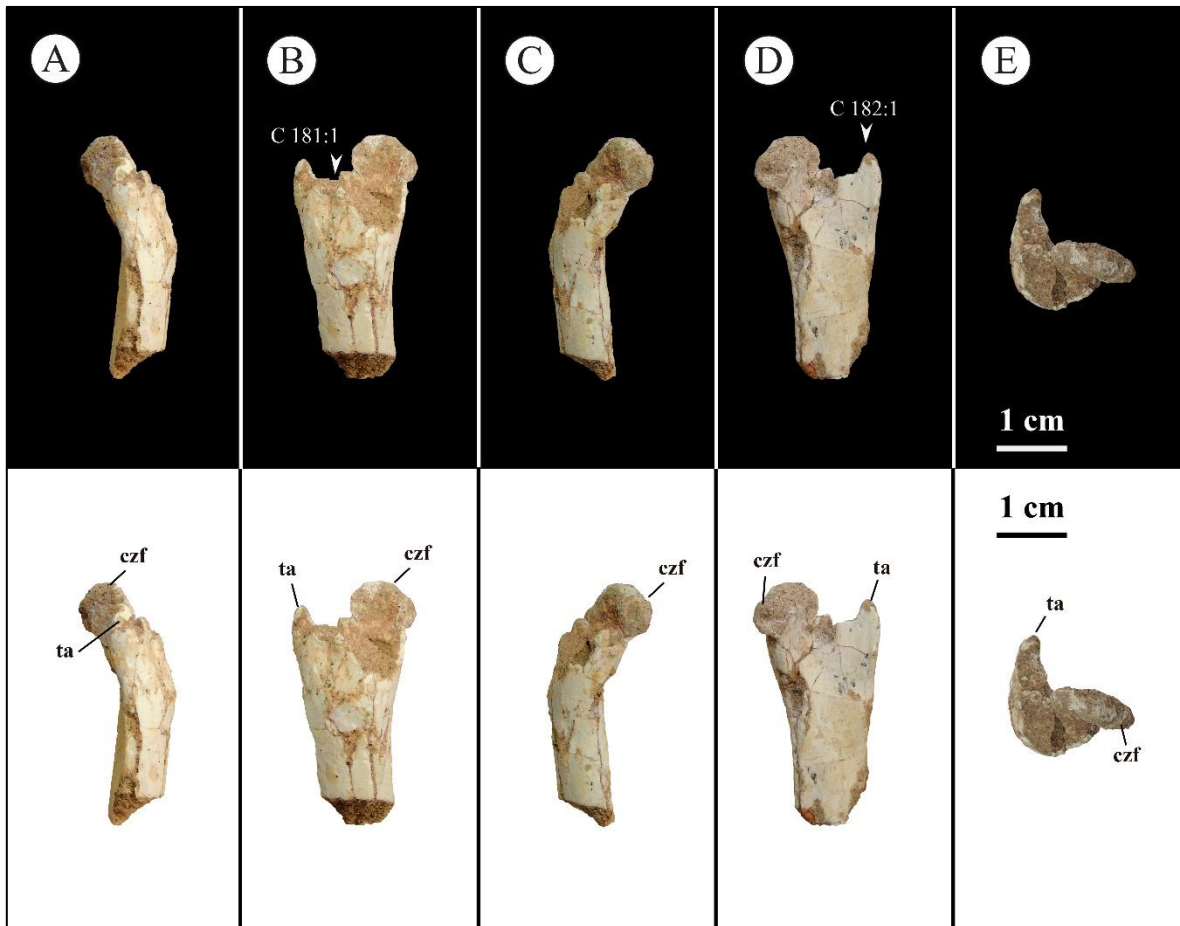


Figura IV.52. Porción proximal del fémur izquierdo del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54). A, vista craneal; B, vista lateral; C, vista caudal; D, vista medial; E, vista proximal. Abreviaturas: ta, trocánter anterior; czf, cabeza femoral. Escala equivalente a 1 cm.

4.4.8.2.3.2. Tibia

De la tibia del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54) solo se conserva un fragmento distal de la tibia derecha articulada con el astrágalo y el calcáneo (Fig. IV.53). Este elemento se encuentra reconstruido con masilla sobre el hueso original (Fig. IV.53). También se conserva un fragmento izquierdo reconstruido, pero a diferencia del elemento derecho no aporta información.

El eje de la tibia es delgado, y posiblemente alargado como es en otros alvarezsaurios (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Martinelli y Vera, 2007; Xu *et al.*, 2010; Makovicky *et al.*, 2012; Choiniere *et al.*,

2013; Xu *et al.*, 2013, 2018; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022). Distalmente, el eje se comprime fuertemente craneocaudalmente, y se expande lateromedialmente (Fig. IV.53). En este sentido, el eje femoral tiene forma triangular en vista distal, y está fuertemente articulado al astrágalo y al calcáneo (Fig. IV.53). Esta morfología del eje tibial se observa en todos los alvarezsaurios (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Aorun*, *Tugulusaurus*, *Achillesaurus*, *Alnashetri*, *Patagonykus Bonapartenykus*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*, *Xixianykus*, *Linhenykus*; Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Martinelli y Vera, 2007; Xu *et al.*, 2010; Agnolin *et al.*, 2012; Makovicky *et al.*, 2012; Choiniere *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2013, 2018; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022).

Distalmente, sobre la superficie craneal, hay un área triangular y suavemente cóncava, la cual contacta con el proceso ascendente del astrágalo. Esta morfología se observa en *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Aorun*, *Tugulusaurus*, *Achillesaurus*, *Alnashetri*, *Patagonykus* y *Bonapartenykus* (Novas, 1997; Rauhut y Xu, 2005; Martinelli y Vera, 2007; Choiniere *et al.*, 2010; Agnolin *et al.*, 2012; Makovicky *et al.*, 2012; Choiniere *et al.*, 2013; Qin *et al.*, 2019), y difiere de la condición fuertemente cóncava en Parvicursorinae (*e.g.*, *Mononykus*, *Parvicursor*, *Xixianykus*, *Linhenykus*; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010, 2013). Al igual que en *Patagonykus*, en la superficie lateral se observa una superficie longitudinal angosta, orientada craneolateralmente, y que presumiblemente se articula con la fíbula (Fig. IV.53).

4.4.8.2.3.3. Ástragalo y calcáneo

El astrágalo y el calcáneo no parecen estar fusionados entre sí ni con la tibia (Fig. IV.53). La morfología general del cuerpo astragalar es de aspecto similar al de *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), con una superficie craneal cóncava y un cóndilo medial prominente y que se proyecta cranealmente (Fig. IV.53). Por debajo de la base del proceso ascendente se observan pequeños forámenes profundos para la unión de ligamentos (Fig. IV.53), tal como en *Achillesaurus* y *Patagonykus* (Novas, 1997; Martinelli y Vera, 2007). Se observa un contrafuerte laterocraneal prominente que se extiende desde el proceso ascendente del astrágalo hacia la faceta articular del calcáneo (Fig. IV.53), como ocurre en *Achillesaurus* (MACN-PV-RN

1116) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). El proceso ascendente está pobremente conservado, pero hay indicios en la tibia de su prolongación proximal, tal como ocurre en *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116), *Alnashetri* (MPCA 477) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37).

El calcáneo es proporcionalmente grande, y en vista craneal forma la totalidad del cóndilo lateral (Fig. IV.53). El borde lateral de la tibia es filoso y separa la faceta fibular de la superficie caudal de la tibia (Fig. IV.53). Además, el maléolo tibial externo está engrosado craneocaudalmente y se articula con una muesca dorsocaudal del calcáneo (Fig. IV.53).

En vista caudal, hay un surco longitudinal fuertemente cóncavo que separa los maléolos lateral y medial (Fig. IV.53). Esta morfología difiere de la condición observada en *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116), *Alnashetri* (MPCA 477) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). En vista caudal, ambos maléolos no se encuentran al mismo nivel, como ocurre en *Alnashetri* (MPCA 477) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37).

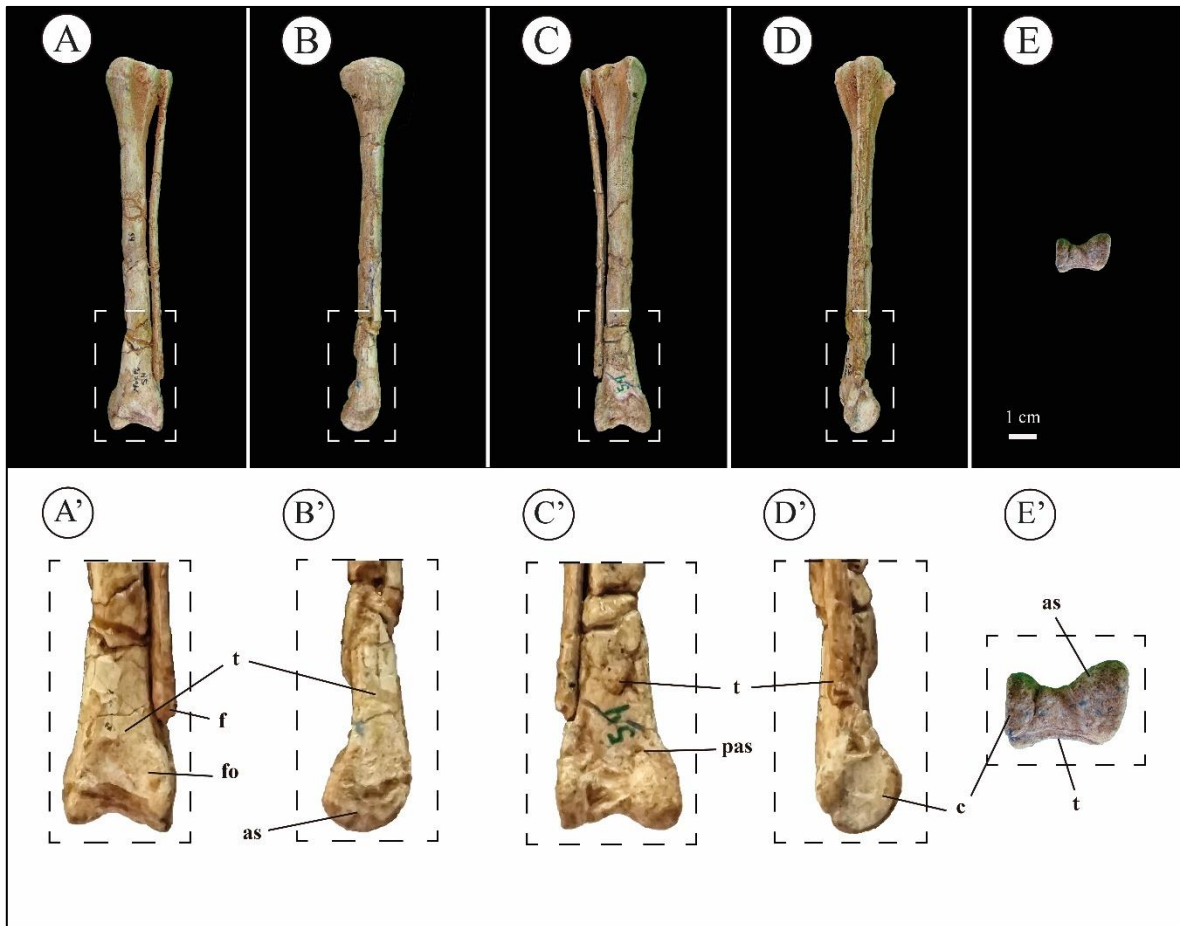


Figura IV.53. Porción distal de la tibia derecha unida al astrágalo y calcáneo del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54). A, vista caudal; B, vista medial; C, vista craneal; D, vista lateral; E, vista distal. A', vista caudal en detalle; B', vista medial en detalle; C', vista craneal en detalle; D', vista lateral en detalle; E', vista distal en detalle. Abreviaturas: t, tibia; f, fíbula; fo, fosa; as, astrágalo; pas, proceso ascendente del astrágalo. Escala equivalente a 1 cm. El elemento se encuentra reconstruido con masilla sobre el hueso.

4.4.8.2.3.4. Metatarsales

Del pie derecho de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54) se han conservado los metatarsales II y III incompletos, y la mitad proximal del metatarsal IV (Fig. IV.54). Respecto al pie izquierdo, este se compone de los metatarsales II y IV, y la mitad proximal del metatarsal III (Fig. IV.55), donde el metatarsal II se encuentra articulado con la falange II-1 y el metatarsal IV con las 5 falanges pedales (*n.b.*, cuatro falanges pedales no ungueales y la falange pedal ungueal).

Los metatarsales son largos y delgados como sucede en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Aorun*, *Bannykus*, *Parvicursor*, *Shuvuuia*, *Kol*; Suzuki *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2018; Averianov y Lopatin, 2022).

Proximalmente, las articulaciones proximales de los tres metatarsales se expanden en relación con la diáfisis, como en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010), *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), *Achillesaurus* (Martinelli y Vera, 2007), *Alnashetri* (Makovicky *et al.*, 2012) y Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022). La articulación proximal de los metatarsales II y IV se encuentra erosionada, aunque parecería ser de tipo cuadrangular (Fig. IV.54-55). Una condición similar se observa en *Bannykus* (IVPP V25026) y en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37; *n.b.*, aunque para este último se desconoce el MT IV). El metatarsal III se encuentra fuertemente comprimido lateromedialmente, condición que se aprecia también en *Aorun* (IVPP V15709), *Bannykus* (IVPP V25026), *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116) y *Alnashetri* (MPCA 477). Aunque en estos dos últimos, el contorno de su sección transversal tiene forma subtriangular, condición que difiere de la rectangular observada en *Bannykus* (IVPP V25026) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37).

La diáfisis del metatarsal III está expuesta en una vista anterior a lo largo de toda la longitud del metatarsal, aunque la exposición anterior se vuelve lateromedialmente más estrecha proximalmente (Fig. IV.54-55). En este sentido, al igual que en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010), *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), *Aorun* (Choiniere *et al.*, 2013), *Achillesaurus* (Martinelli y Vera, 2007) y *Patagonykus* (Novas, 1997), *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54) también se caracteriza por un pie subarctometatarso (*sensu* White *et al.*, 2009), en los que el metatarsal III forma parte del área articular proximal (*n.b.*, aunque su superficie articular es más pequeña que la de los metatarsales II y IV). El pie de los Parvicursorinae tiene una configuración de tipo arctometatarso, donde el metatarsal III es mucho más corto y no contribuye a la superficie articular proximal (Meso *et al.*, 2021a y referencias allí).

El metatarsal II de MUCPv-54 se caracteriza por ser más corto que el metatarsal IV (*i.e.*, aproximadamente un 7% menor; Fig. IV.54-55). En *Aorun* (Choiniere *et al.*, 2013), el

metatarsal II es ligeramente menor que el metatarsal IV. Esta condición observada en ambos taxones, también se observa en troodontidos, ornitomimosaurios y tiranosaurios (Kobayashi, 2004; Makovicky y Norell, 2004). Respecto a los Parvicursorinae, el metatarsal II tiene la misma longitud que el metatarsal IV (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022). No obstante, el metatarsal III es el de mayor longitud, siendo aproximadamente un 5% más largo que el metatarsal IV (Fig. IV.54-55).

Los cóndilos distales del metatarsal II son los más anchos lateromedialmente y los más altos dorsoventralmente del metatarso (Fig. IV.54-55). Son fuertemente asimétricos, con el cóndilo lateral extendiéndose más distalmente y siendo lateromedialmente más ancho que el cóndilo medial (Fig. IV.54-55). Además, la superficie dorsal de los cóndilos distales es lisa (Fig. IV.54-55). Respecto a la diáfisis del metatarsal II, es más ancha lateromedialmente que craneocaudalmente (Fig. IV.54-55). Esta morfología se asemeja a la descrita para *Aorun* (Choiniere *et al.*, 2013), pero difiere de la diáfisis craneocaudalmente más larga que lateromedialmente observada en *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116), *Alnashetri* (MPCA 477), *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y MPCN-PV 738.

Los cóndilos distales del metatarsal III se encuentran erosionados, por lo que no es posible describirlos (Fig. IV.54-55). Por su parte, los cóndilos distales del metatarsal IV son asimétricos, con el cóndilo lateral formando una lengüeta lateromedialmente estrecha (Fig. IV.54-55) que se proyecta en sentido lateroventral desde el extremo distal del metatarsal.

Si bien las superficies de los metatarsales se encuentran erosionadas, es posible observar en la esquina caudoproximal de cada metatarsal una prominencia distintiva como la observada en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116).

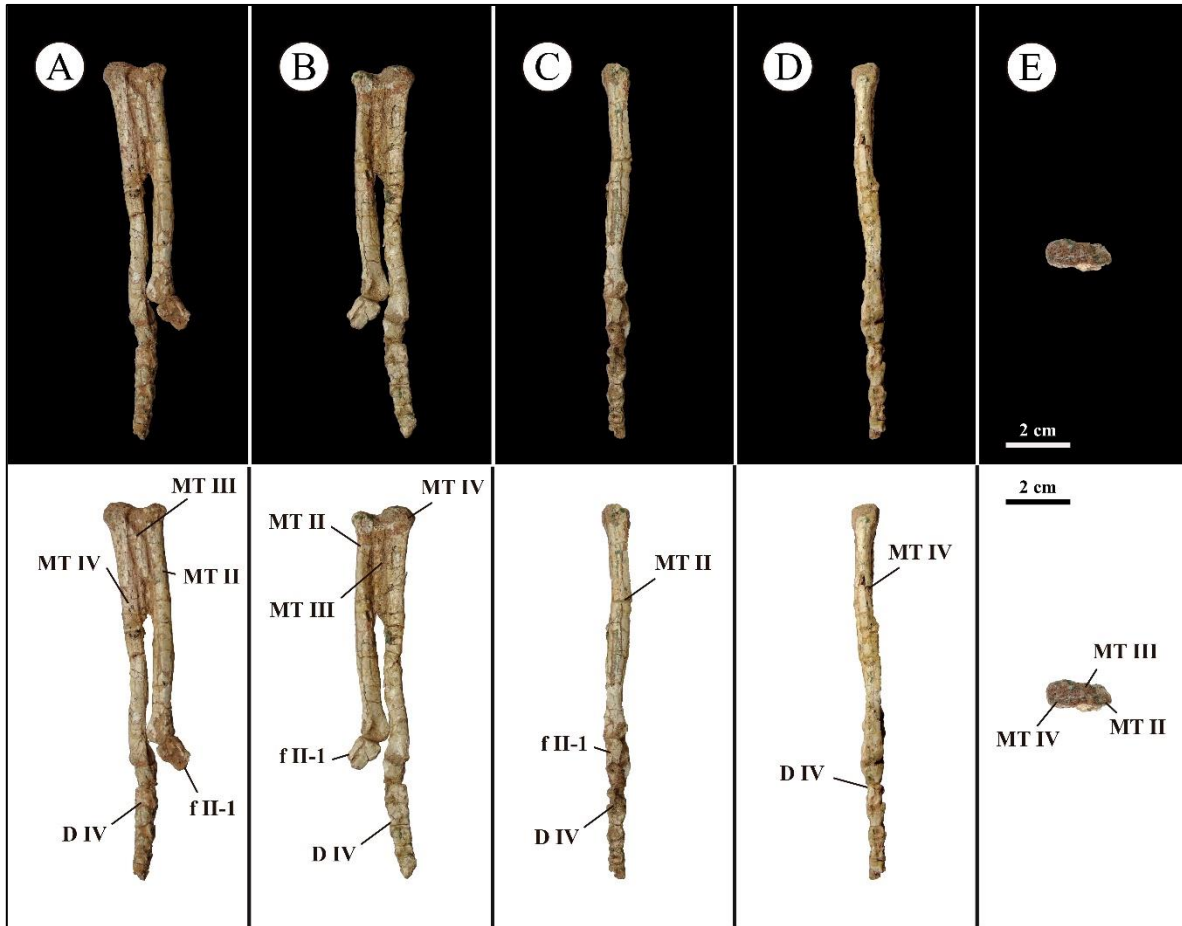


Figura IV.54. Metatarsal derecho II, III y IV articulado con falanges pedales del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54). A, vista craneal; B, vista caudal; C, vista medial; D, vista lateral; vista proximal. Abreviaturas: MT II, metatarsal II; MT III, metatarsal III; MT IV, metatarsal IV; D IV, dígito pedal IV; f II-1, falange pedal II-1. Escala equivalente a 2 cm.

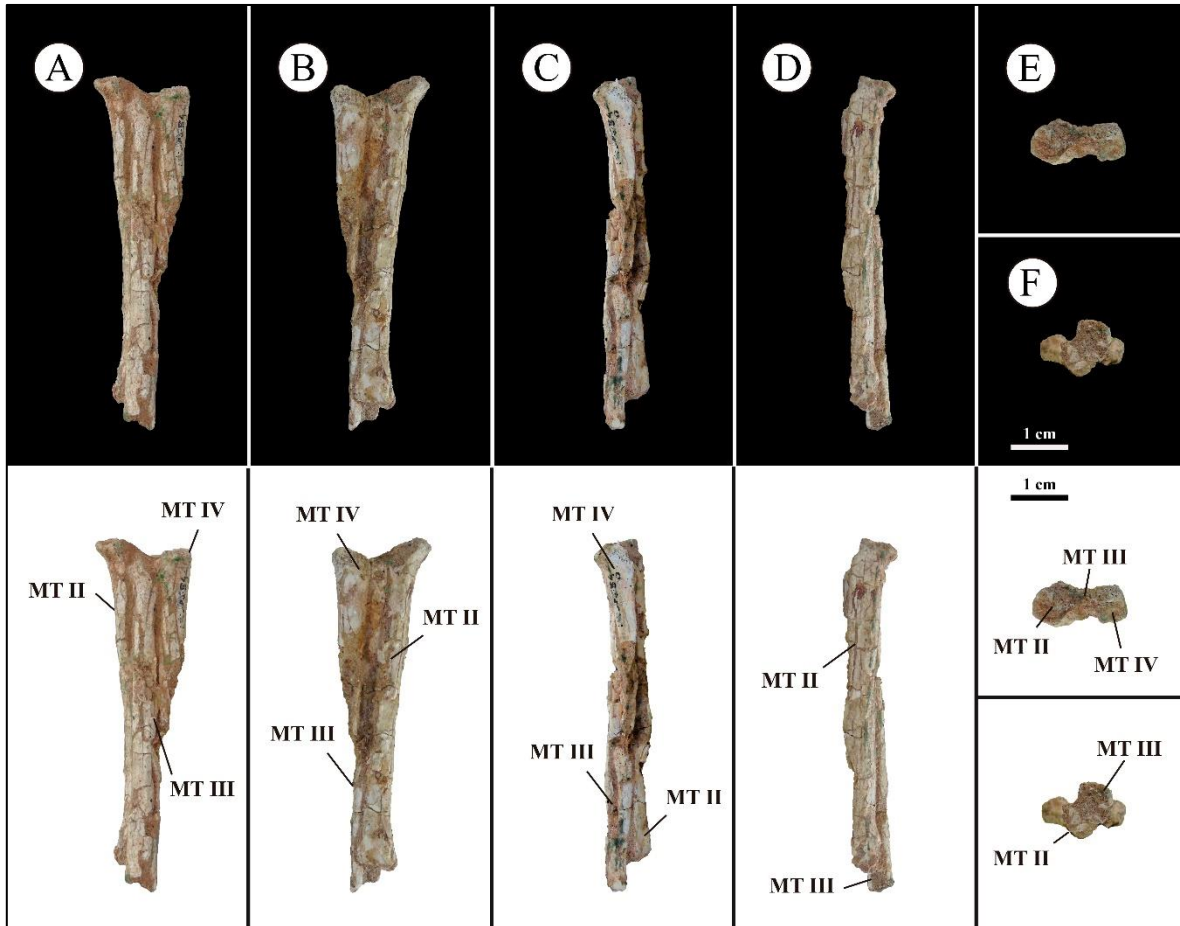


Figura IV.55. Metatarsal izquierdo II, III y IV del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54). A, vista craneal; B, vista caudal; C, vista medial; D, vista lateral; vista proximal. Abreviaturas: MT II, metatarsal II; MT III, metatarsal III; MT IV, metatarsal IV. Escala equivalente a 2 cm.

4.4.8.2.3.5. Falanges pedales

Las falanges pedales de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54) se encuentran representadas por las falanges pedales II-1, II-2 (Fig. IV.56), y el dígito pedal IV sin la falange ungueal IV-5 (Fig. IV.56-57). Además, se encontraron varias falanges que no pudieron ser identificadas (Fig. IV.56).

Las falanges II-1 y II-2 son las más largas de las falanges preservadas (Fig. IV.56). Al igual que en otros alvarezsaurios, la articulación craneal de la falange II-1 y II-2 son ligeramente simétricas, y tienen aproximadamente el doble de la altura de su articulación caudal. Medial y lateralmente, las fosas del ligamento colateral son profundas y subcirculares. La fosa colateral lateral es más profunda que la fosa medial. Dorsalmente, la

fosa extensora es poco profunda como sucede en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Kol, Parvicursor*; Turner *et al.*, 2009; Averianov y Lopatin, 2022).

Las falanges del dígito IV son ligeramente asimétricas en vista dorsal (Fig. IV-56-57), y disminuyen de tamaño bruscamente volviéndose robustas, siendo tan anchas lateromedialmente como altas dorsoventralmente. Su articulación caudal pasa de ser ligeramente gínglimoide en las primeras falanges del dígito IV, a fuertemente gínglimoide en las más distales. Las fosas de ligamentos colaterales se vuelven menos excavadas en las últimas falanges, condición que ocurre en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Kol, Shuvuuia, Parvicursor*; Turner *et al.*, 2009; Averianov y Lopatin, 2022).

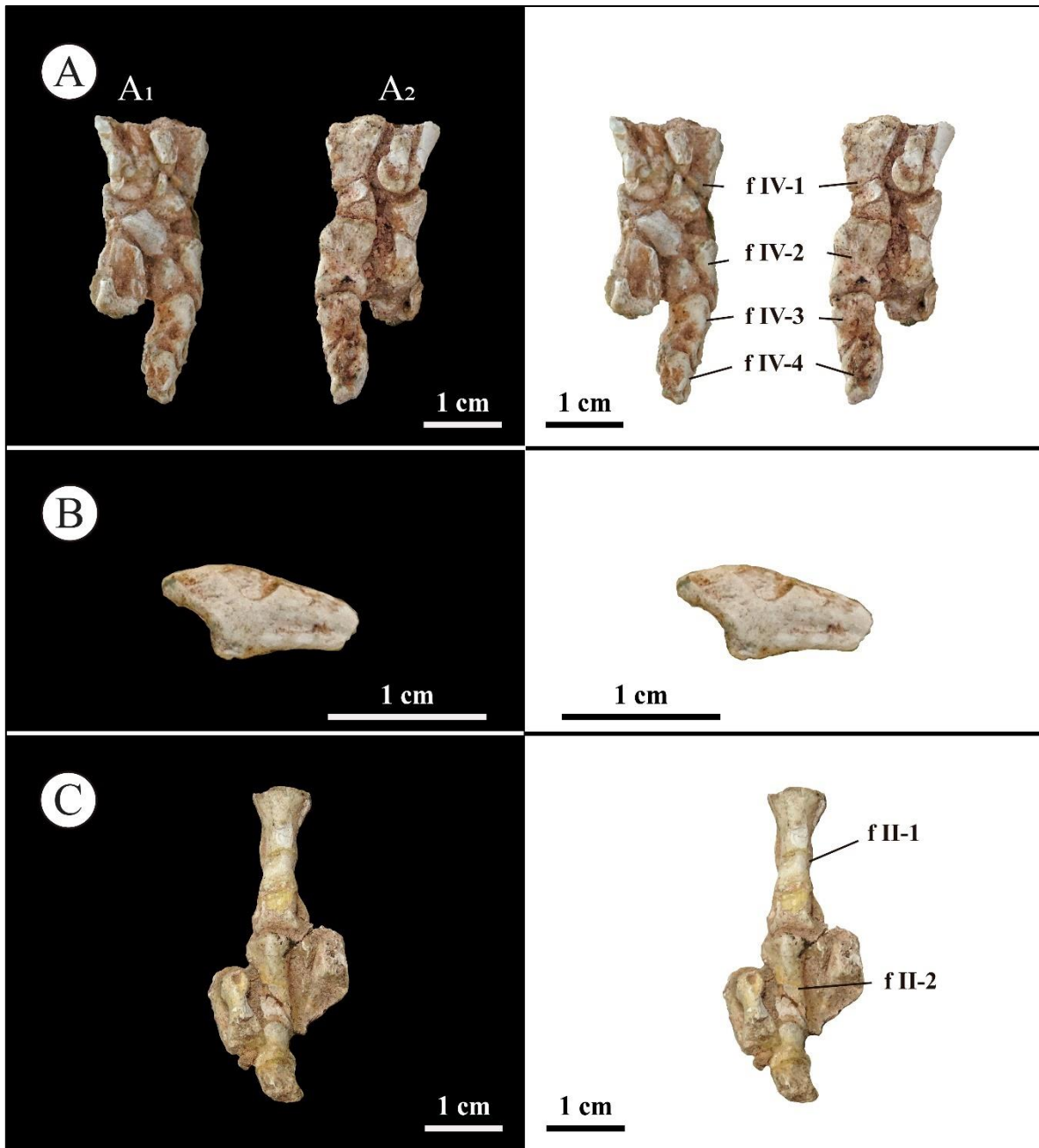


Figura IV.56. Falanges del pie izquierdo del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54). A₁, vista craneal; A₂, vista caudal. Abreviaturas: f II-1, falange II-1; f II-2, falange II-2; f IV-1, falange IV-1; f IV-2, falange IV-2; f IV-3, falange IV-3; f IV-4, falange IV-4; f IV-5, falange IV-5. Escala equivalente a 1 cm.

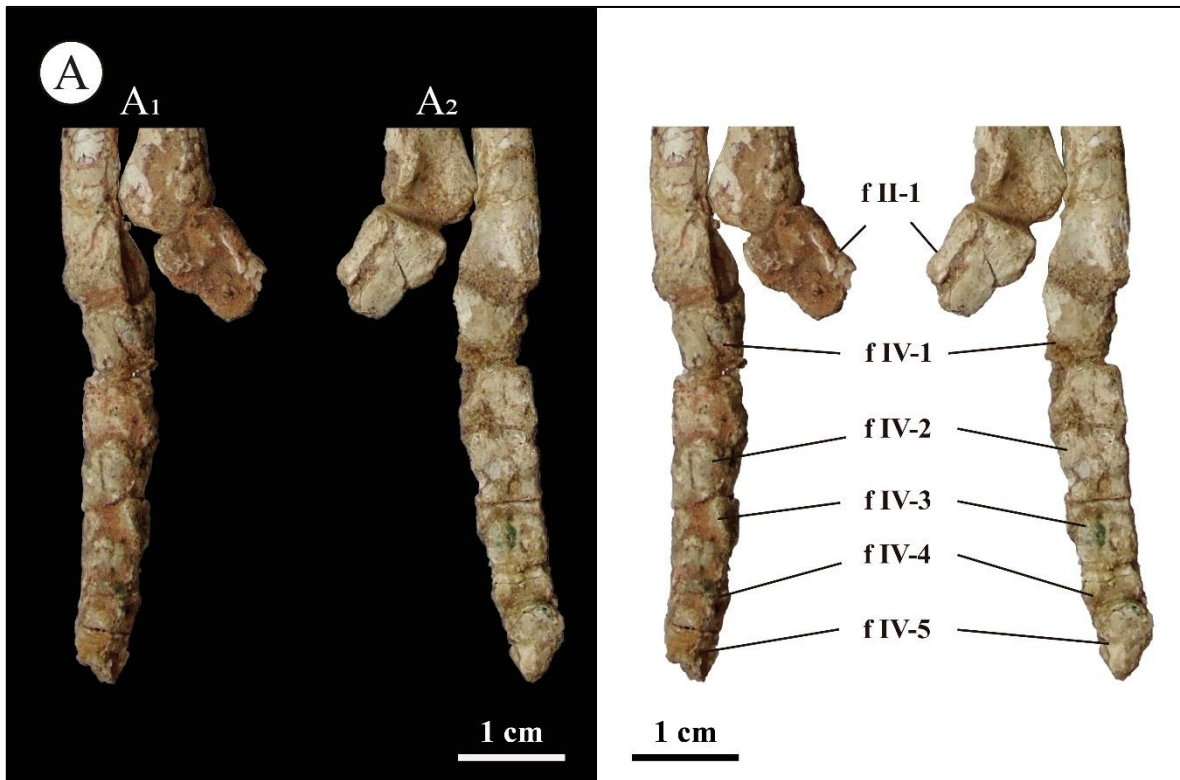


Figura IV.57. Falanges del pie derecho del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54). A₁, vista craneal; A₂, vista caudal. Abreviaturas: f II-1, falange II-1; f IV-1, falange IV-1; f IV-2, falange IV-2; f IV-3, falange IV-3; f IV-4, falange IV-4; f IV-5, falange IV-5. Escala equivalente a 1 cm.

4.5. Osteología de *Achillesaurus manazzonei*

4.5.1. Paleontología Sistemática

Theropoda Marsh, 1881

Coelurosauria Huene, 1920

Alvarezsauria Bonaparte, 1991

Alvarezsauridae Bonaparte, 1991

Achillesaurus manazzonei Martinelli y Vera, 2007

4.5.2. Material

MACN-PV-RN 1116 consiste en una última vértebra sacra y las dos vértebras caudales contiguas articuladas con un chevrón, una vértebra caudal proximal parcial (posiblemente la cuarta en la serie), una porción de un centro caudal distal, ilion izquierdo, extremo proximal del fémur izquierdo, extremo distal de la tibia izquierda articulado con el astrágalo, porción proximal de los metatarsales izquierdos II, III y IV.

4.5.3. Localidad y horizonte

El material aquí descrito fue colectado en la localidad de Paso Córdoba (Provincia de Río Negro), en sedimentos correspondientes a la Formación Bajo de la Carpa (ver Marco Geológico).

4.5.4. Reseña histórica

En 1995, durante una campaña realizada por un equipo del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” liderado por el Dr. José F. Bonaparte en la localidad de Paso Córdoba (Provincia de Río Negro), en afloramientos correspondientes a la Formación Bajo de la Carpa (ver Marco Geológico), fueron hallados unos restos parcialmente articulados de un terópodo. Años después, Martinelli y Vera (2007) estudiaron estos materiales atribuyéndolos a una segunda especie de alvarezsáurido para esta formación.

4.5.5. Diagnósis original

Alvarezsáurido relativamente grande con las siguientes autapomorfías: presencia de una vértebra caudal bicóncava (posiblemente la cuarta vertebra), con la superficie craneal un 30% más grande en diámetro respecto a la superficie caudal. *Achillesaurus* se diferencia de *Alvarezsaurus calvoi* en la presencia de una fosa lateral en el centro caudal proximal, una cresta supracetabular menos desarrollada, una repisa brevis que no llega a la base del pedicelo isquiático y un maléolo lateral de la tibia al mismo nivel que el medial. *Achillesaurus* se diferencia de *Patagonykus* y *Mononykinae* en la presencia de una cresta supracetabular casi sin desarrollar, astrágalo y calcáneo sin fusionar, y de *Mononykinae* en la fíbula no reducida distalmente y un pie no arctometatarso.

4.5.6. Diagnósis revisada de *Achillesaurus manazzonei*

Terópodo alvarezsáurido con las siguientes autapomorfías (marcadas con un asterisco aquellas obtenidas en el análisis filogenético): vértebra caudal proximal bicóncava, con la superficie craneal un 30% más grande en diámetro respecto a la superficie caudal; cresta supracetabular débilmente desarrollada; repisa brevis que no llega a la base del pedicelo isquiático; cabeza femoral orientada dorsomedialmente (*); trocánter anterior separado del trocánter mayor por una muesca profunda, que se desarrolla en la superficie craneal y ligeramente por debajo de la línea ventral de la cabeza femoral; maléolo lateral de la tibia al mismo nivel que el medial.

4.5.7. Descripción de *Achillesaurus manazzonei*

4.5.7.1. ESQUELETO AXIAL

4.5.7.1.1. Vertebras sacras

En el material tipo de *Achillesaurus manazzonei* (MACN-PV-RN 1116) se conserva parcialmente la última vértebra sacra (Fig. IV.58). Originalmente, la vértebra se encontró parcialmente en contacto con el arco neural de la primera vértebra caudal (Martinelli y Vera, 2007). Esta vértebra sacra conserva el centro vertebral y un arco neural incompleto (Fig. IV.58). Suponiendo que *Achillesaurus* poseía cinco vértebras sacras tal como ocurre en las formas patagónicas (Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002), este elemento puede interpretarse como el elemento número quinto dentro de la serie sacra en base a las siguientes características presentes en la quinta vértebra de *Patagonykus*: 1) un proceso en forma de quilla dispuesto en la esquina craneoventral del centro vertebral; y 2) una lámina dorsal dispuesta a $\frac{3}{4}$ de altura en el centro, y que se desarrolla en sentido craneocaudal.

El centro vertebral se caracteriza por ser casi dos veces más largo craneocaudalmente que alto dorsoventralmente. Esta morfología se observa en MPCN-PV 738 y Parvicursorinae (*e.g.*, Lee *et al.*, 2019), pero no en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), en el cual, los últimos tres elementos preservados son más altos dorsoventralmente que largos craneocaudalmente. Si se asume que las relaciones entre largo y alto se mantienen a lo largo de la serie, tal como se observa en Parvicursorinae (Chiappe *et al.*, 2002; Lee *et al.*,

2019), podría concluirse que la quinta vértebra sacra de *Alvarezsaurus calvoi* (no preservada en el holotipo MUCPv-54), coincide morfológicamente con la de *Achillesaurus*, MPCN-PV 738 y los Parvicursorinae.

Las superficies laterales del centro son ligeramente cóncavas craneocaudalmente y convexas dorsoventralmente, y no se observan fosas diferenciadas. Aunque esta morfología es desconocida en *Alvarezsaurus*, es observable en el espécimen MPCN-PV 738, *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y Parvicursorinae (Chiappe *et al.*, 2002). En sección transversal, el centro se caracteriza por tener un contorno en forma de “V”. Este carácter se asemeja a la condición observada en MPCN-PV 738 y MCF-PVPH-37.

El margen ventral es ligeramente cóncavo en vista lateral, asemejándose a la condición observa en *Patagonykus* y Parvicursorinae, aunque en estos el margen ventral se caracteriza por ser fuertemente cóncavo (Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002). Sobre la esquina craneoventral, se observa un proceso pequeño en forma de quilla que se encuentra presente en *Patagonykus* (*n.b.*, este proceso está fuertemente desarrollado en este último taxon). En vista lateral, el margen craneal se encuentra posicionado verticalmente, mientras que el caudal lo hace de manera caudodorsal. Esta morfología también se aprecia en MCF-PVPH-37.

Lamentablemente, las superficies articulares craneales y caudales no se encuentran bien preservadas, por lo que no es posible brindar una buena descripción (Fig. IV.58).

El arco neural es proporcionalmente bajo, con la base de los procesos transversos cerca del centro (Fig. IV.58). Si bien el arco neural no se ha preservado completo, es posible inferir que este habría sido más largo craneocaudalmente que ancho lateralmente, en función de las proporciones observadas (Fig. IV.58). Lamentablemente, este carácter no es observable en *Alvarezsaurus*, ya que éste se encuentra obscurecido por masilla. Los procesos transversos se disponen cranealmente, casi a nivel del margen de la cara craneal (Fig. IV.58). En vista dorsal, tienen forma subrectangular, siendo más largos lateralmente que craneocaudalmente, y se proyectan laterodorsalmente (Fig. IV.58). Se conserva la base de la prezigapófisis derecha, pero la estructura está demasiado dañada y no proporciona información relevante.

La espina neural es subcuadrangular en vista lateral, y probablemente habría sido proporcionalmente más alta (Fig. IV.58). De hecho, la altura conservada es subigual a la altura del centro (Fig. IV.58).

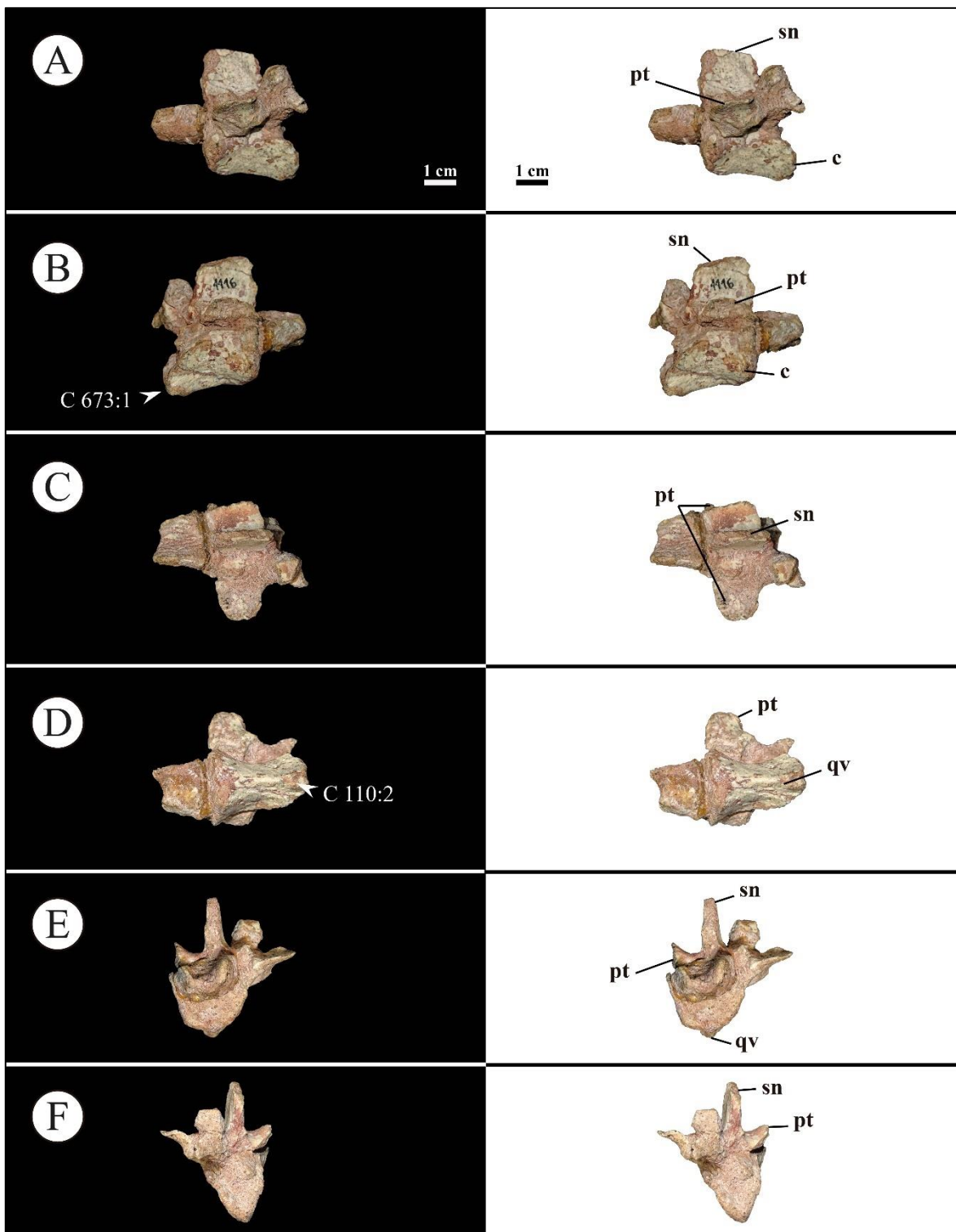


Figura IV.58. Última vertebra sacra del holotipo de *Achillesaurus manazzonei* (MACN-PV-RN 1116). A, vista lateral izquierda; B, vista lateral derecha; C, vista dorsal; D, vista ventral; E, vista craneal; F, vista caudal. Abreviaturas: sn, espina neural; pt, procesos transversos; qv, quilla ventral. Escala equivalente a 1 cm.

4.5.7.1.2. Vertebras caudales y arcos hemales (chevrone)

De la serie caudal del material tipo MACN-PV-RN 1116, solo se conserva una porción del arco neural de la primera vertebra caudal, la mayor parte de la segunda vértebra caudal con un arco hemal (chevrón) articulado (Fig. IV.59), y una vértebra fragmentaria representada por un centro completo y un proceso transverso derecho (Fig. IV.60).

El arco neural de la primera vertebra caudal consta de ambas postzigapófisis, la base de la espina neural y de los procesos transversos (Fig. IV.59). Si bien el centro vertebral no se ha preservado, probablemente habría sido dorsoventralmente más bajo que el arco neural (Fig. IV.59). Las postzigapófisis son considerablemente más cortas que las prezigapófisis de la siguiente vértebra, y sus bases están ubicadas al mismo nivel que el extremo caudal de la espina neural (Fig. IV.59), morfología típica de las vértebras caudales más proximales de *Patagonykus* y Parvicursorinae (Meso *et al.*, 2021a). En función de la morfología general de la vértebra siguiente, es posible inferir que las postzigapófisis no habrían superado caudalmente el centro vertebral (Fig. IV.59), condición que se aprecia en el espécimen MCF-PVPH-37. Las postzigapófisis se desarrollan dorsalmente, y sus superficies articulares se orientan en sentido caudoventral, con un ángulo de aproximadamente de 22° de orientación respecto al plano sagital (Fig. IV.59). El margen caudal de los procesos transversos se coloca ligeramente craneal respecto al margen caudal de las postzigapófisis, lo que sugiere que las postzigapófisis no estaban tan fuertemente desplazadas desde el extremo del centro como ocurre con las prezigapófisis de la segunda vértebra caudal (Fig. IV.59). Además, se conservan las bases de las láminas espinopostzigapofiseal, evidenciando que estaban bien desarrolladas (Fig. IV.59).

La vértebra caudal identificada aquí como la segunda de la serie, se caracteriza por tener un centro mucho más alto dorsoventralmente que largo craneocaudalmente, característica común dentro de la serie caudal de Alvarezsauria (Meso *et al.*, 2021a). En vista lateral, el margen caudal es 25% más alto que el margen craneal tal como ocurre en

MPCN-PV 738 y MCF-PVPH-37. El centro se encuentra transversalmente comprimido, aunque no tanto como se observa en las vértebras consecutivas dentro de la serie caudal de Alvarezsauria (Meso *et al.*, 2021a). Las superficies laterales son cóncavas en sentido craneocaudal y convexas en sentido dorsoventral, y ambas caras convergen ventralmente para formar una quilla tal como ocurre en Parvicursorinae (Averianov y Lopatin, 2022; Meso *et al.*, 2021a), y probablemente en las formas patagónicas (ver Meso *et al.*, 2021a). Dorsalmente, sobre la superficie lateral del centro, se observa una pequeña cresta que se extiende craneocaudalmente y que es observable en algunos centros vertebrales de *Haplocheirus* (Choiniere, 2010) y MPCN-PV 738. El margen ventral del centro, en vista lateral, es cóncavo, tal como ocurre en Alvarezsauridae (Meso *et al.*, 2021a; Averianov y Lopatin, 2022).

El margen craneal del centro es profundamente cóncavo, mientras que el margen caudal es fuertemente convexo en forma de bola. Esta morfología tan pronunciada es típica de Alvarezsauridae (Perle *et al.* 1994; Karkhu y Rautian 1996; Novas, 1997; Chiappe *et al.* 2002; Averianov y Lopatin, 2022).

A diferencia de lo que mencionan Martinelli y Vera (2007), el arco neural es casi tan alto dorsoventralmente como el centro vertebral (Fig. IV.59). Esta morfología es observable en las formas basales (*e.g.*, *Haplocheirus*, *Shishugounykus*; Choiniere, 2010; Qin *et al.*, 2019), en las formas patagónicas (MCF-PVPH-37), y en Parvicursorinae (Meso *et al.*, 2021a; Averianov y Lopatin, 2022).

Las prezigapófisis son sub-triangules y están orientadas craneodorsalmente (entre 22 y 25° respecto del plano sagital), extendiéndose más allá del nivel craneal del centro (Fig. IV.59). Esta morfología también es apreciable en *Patagonykus* y en Parvicursorinae (*e.g.*, *Parvicursor*; Averianov y Lopatin, 2022). Respecto a las láminas espinoprezigapofiseales, estas se encuentran fuertemente desarrolladas, tal como ocurre en MCF-PVPH-37. Dado que solo se conservan las bases de los procesos transversos, estos no ofrecen información relevante, aunque dejan evidencia de una proyección laterocaudal de los mismos, tal como ocurre en Alvarezsauria (Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere, 2010; Qin *et al.*, 2019; Meso *et al.*, 2021a; Averianov y Lopatin, 2022). En cuanto a las postzigapófisis, estas no se conservan, por lo que su morfología y proyección se

desconocen (Fig. IV.59). Aunque la espina neural se ha perdido, la base preservada de esta estructura sugiere una espina reducida craneocaudalmente, como ocurre en *Patagonykus* (Novas 1997), *Haplocheirus* (Choiniere, 2010), *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019) y en Parvicursorinae (Chiappe *et al.*, 2002; Lee *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022). El canal neural es chico en comparación con la condición presente en Parvicursorinae (Chiappe *et al.*, 2002; Meso *et al.*, 2021a; Averianov y Lopatin, 2022). En este sentido, el canal neural es dorsoventralmente deprimido y lateralmente ancho (Fig. IV.59).

Como se mencionó, se conserva un arco hemal (chevrón) articulado con la segunda vértebra caudal, que carece de su porción más distal (Fig. IV.59). Este elemento se encuentra más comprimido transversalmente respecto al preservado en el espécimen MPCN-PV 738. Las caras laterales son convexas tal como ocurre en *Haplocheirus* (Choiniere, 2010), MUCPv-54 y MPCN-PV 738, diferente de la condición plana descrita para *Parvicursor* (Averianov y Lopatin, 2022). En vista craneal o caudal, el elemento tiene forma de “Y” y su canal hemal es más grande en su cara craneal. En vista lateral, el margen craneal es proximalmente convexo, mientras que la cara caudal es recta. Esta convexidad se debe a que en la cara craneal se proyecta cranealmente una lámina en forma de proceso afilado (Fig. IV.59). Esta condición es similar a la descrita en MPCN-PV 738, aunque en este último ese proceso no se encuentra tan desarrollado.

MACN-PV-RN 1116 conserva un centro vertebral bicóncavo, que fue interpretado originalmente por Martinelli y Vera (2007) como una vértebra caudal 4ta. Esta condición fue considerada por estos autores como una autapomorfía de *Achillesaurus manazzonei*, ya que, como argumentaron varios autores, los Alvarezsauridae se caracterizan por tener vértebras caudales procélicas (ver Meso *et al.*, 2021a y referencias allí). En función de sus proporciones, este elemento es efectivamente una vértebra caudal proximal, probablemente una vértebra caudal 4ta (ver Meso *et al.*, 2021a y referencias allí). Tal como mencionan Martinelli y Vera (2007), es posible descartarla de la serie cervical por sus dimensiones, y de la serie dorsal por la ausencia de parapófisis. Al igual que en Martinelli y Vera (2007), se considera aquí que la morfología observada en este centro representa una vértebra de transición, lo que indicaría una configuración única en la cola de *Achillesaurus manazzonei*.

El centro vertebral es casi tan largo craneocaudalmente como alto dorsoventralmente, como ocurre en las vértebras caudales de este sector (ver Meso *et al.*, 2021a y referencias allí). Las superficies laterales de los centros son cóncavos, y se encuentran fuertemente comprimidos transversalmente (Fig. IV.60). Al igual que en la 2da. vértebra caudal, este elemento tiene dorsalmente una cresta diminuta que ayudaría al anclaje de la musculatura hipaxial (Meso *et al.*, 2021a).

En vista ventral, el centro es convexo con una constricción ligeramente transversal y no muestra facetas claras para un arco hemal (Fig. IV.60) a diferencia de la condición presente para todos los alvarezsaurios (Meso *et al.*, 2021a).

La superficie craneal es la más profunda y tiene un diámetro que es 30% mayor que la superficie caudal (Fig. IV.60). Los bordes de la superficie craneal contrastan fuertemente con los bordes de la superficie caudal, los cuales son más gruesos y redondeados (Fig. IV.60). El centro vertebral no muestra indicios de neumatización, aunque el arco sí, al igual que lo descrito para MPCN-PV 738.

La mayor parte del arco neural no se ha preservado, solo una parte del proceso transversal derecho (Fig. IV.60). El proceso transversal es delgado como en otros alvarezsaurios (Meso *et al.*, 2021a) y se proyectan fuertemente en sentido laterocaudal, tal como se aprecia en Alvarezsauria (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Patagonykus*, *Parvicursor*).

En vista lateral, dos láminas conectan la base del arco neural con el proceso transversal (Fig. IV.60). La lámina craneal es más ancha que la distal, y ambas láminas rodean una fosa subtriangular moderadamente profunda, al igual que en la 2da vértebra caudal descrita (Fig. IV.60).

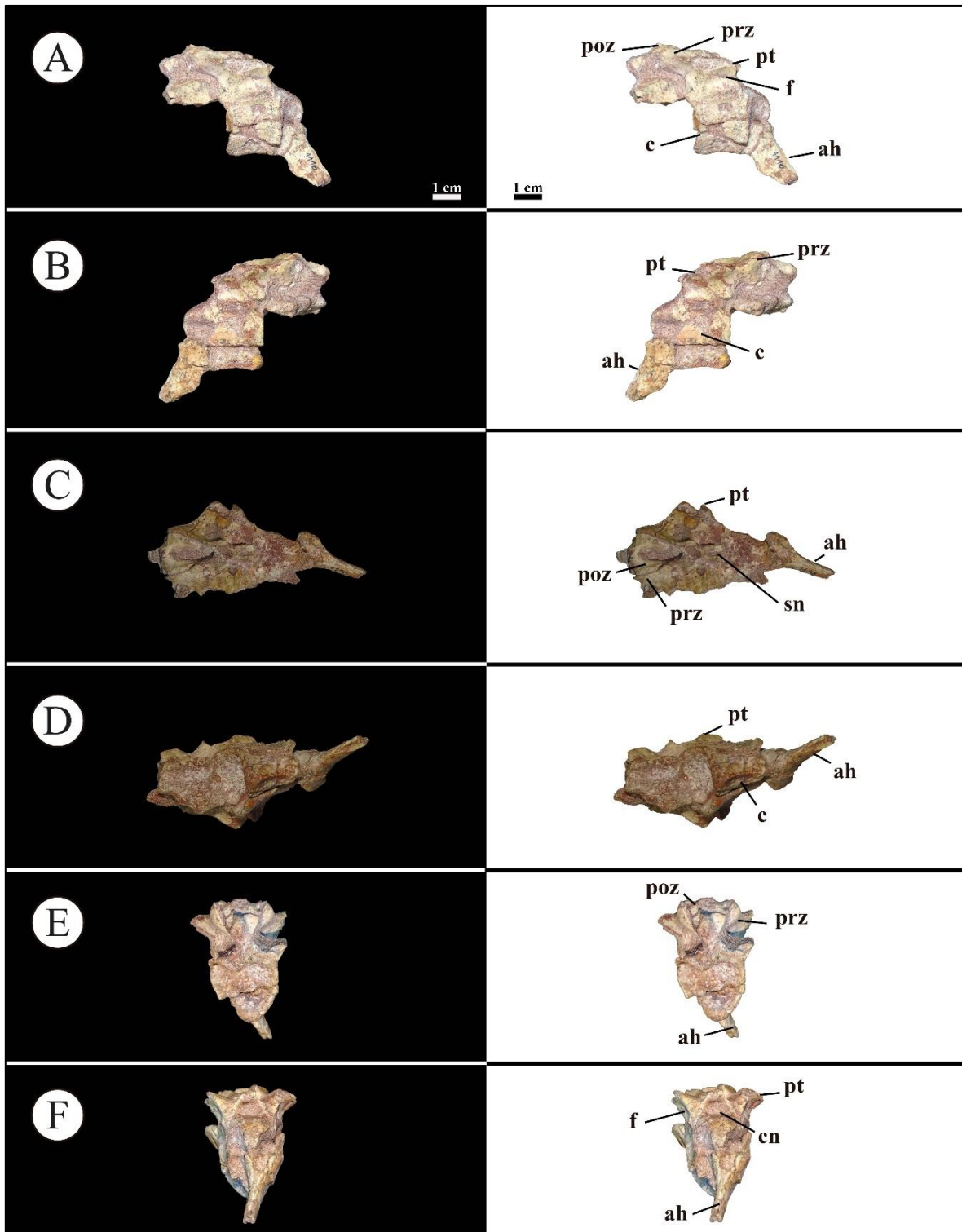


Figura IV.59. Primera y segunda vértebra caudal del espécimen *Achillesaurus manazzonei* (MACN-PV-RN 1116). A, en vista lateral izquierda; B, vista lateral derecha, C, vista dorsal; D, vista ventral; E, vista craneal; F, vista caudal. Abreviaturas: c, centro; f, fosa; cn, canal neural; sn,

espina neural; ah, arco hemal; pt, procesos transversos; poz, postzigapófisis; prz, prezigapófisis.
Escala equivalente a 1 cm.

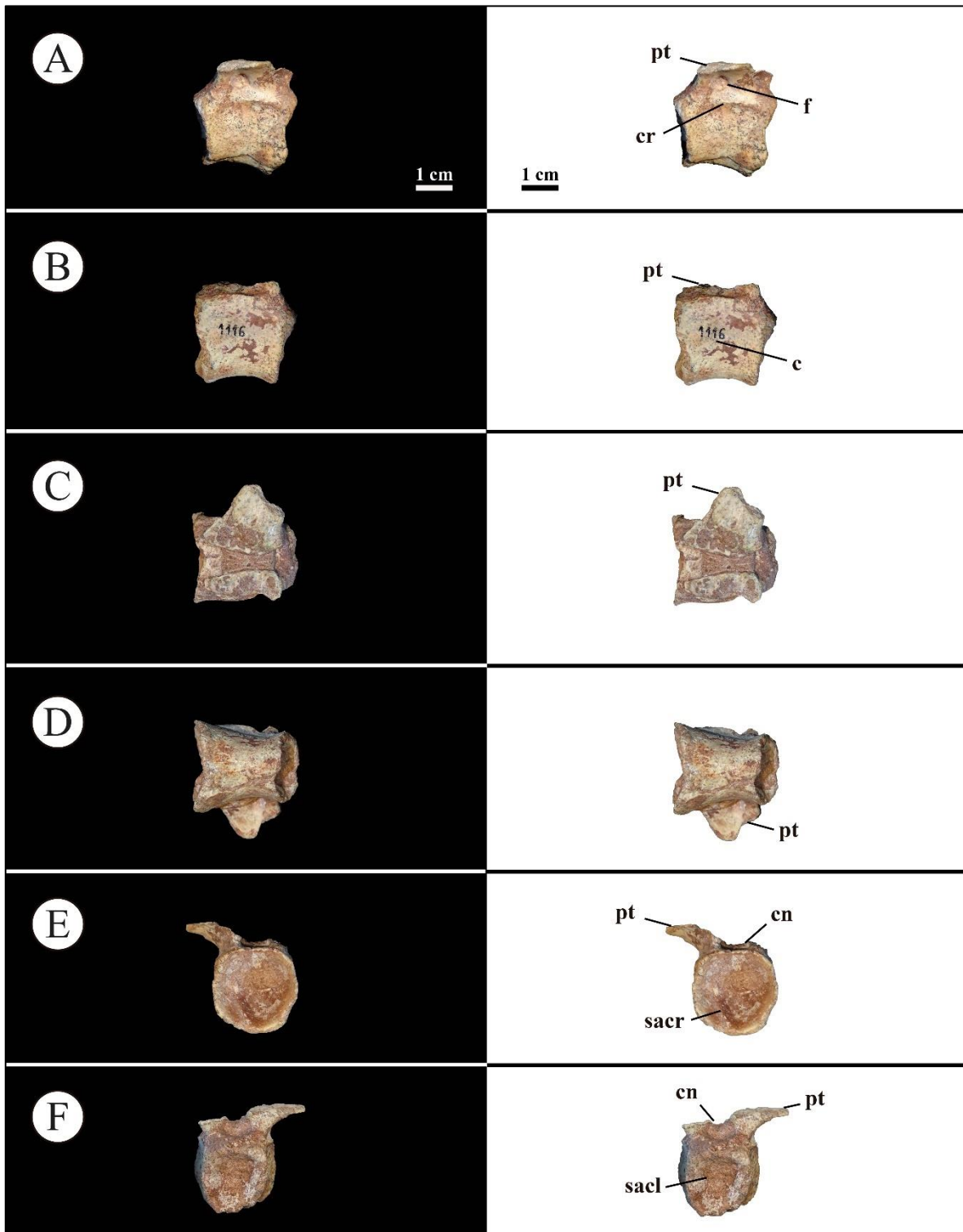


Figura IV.60. 4^o? vértebra caudal del espécimen *Achillesaurus manazzonei* (MACN-PV-RN 1116). A, en vista lateral derecha; B, lateral izquierda; C, vista dorsal; D, vista ventral; E, vista craneal; F, vista caudal. Abreviaturas: c, centro; f, fosa; cn, canal neural; pt, procesos transversos; sacr, superficie articular craneal; sacl, superficie articular caudal. Escala equivalente a 1 cm.

4.5.7.2. ESQUELETO APENDICULAR

4.5.7.2. CINTURA PÉLVICA

4.5.7.2.1. Ilión

El ilión de *Achillesaurus manazzonei* (MACN-PV-RN 1116) se conoce parcialmente a partir del elemento izquierdo, el cual carece de la mayor parte del borde dorsal de la hoja ilíaca, el proceso preacetabular, y una parte del pedúnculo púbico (Fig. IV.61). Sobre la base de lo que se conoce en *Haplocheirus* (IVPP V15988), el ilión de *Achillesaurus* pudo representar el 70% de la longitud de su fémur. *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) pudo haber tenido una relación similar, en función del largo estimado para su fémur. Un ilión con una longitud inferior al 60% de la longitud del fémur, es una condición que se encuentra entre los dromaeosáuridos basales, en *Sinovenator* y en *Archaeopteryx* (Xu, 2002; Xu *et al.*, 2002; Gianechini *et al.*, 2018), mientras que en los celurosaurios restantes suele ser mayor al 70% (Xu, 2002; Xu *et al.*, 2002; Gianechini *et al.*, 2018). Este índice representa una variable importante a la hora de determinar diferentes aspectos paleobiológicos (ver **7.5. Miembros posteriores**).

La hoja ilíaca está inclinada dorsomedialmente con el borde dorsal, encontrando su contraparte sobre la línea media sagital del sacro (Fig. IV.61). Esta condición, observada en también en el holotipo de *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Shuvuuia* (MPC 100/975), sugiere agilidad para pivotar (ver **7.5.3 Estimaciones de la agilidad: una aproximación al esfuerzo requerido para pivotar**).

La hoja ilíaca no parece haber sido muy proyectada (Fig. IV.61), sino dorsoventralmente baja con relación a su longitud craneocaudal (*n.b.*, representando aproximadamente 30% respecto a su longitud craneocaudal). Una hoja ilíaca

dorsoventralmente baja también se observa en *Haplocheirus* (IVPP V15988) y en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54).

Lamentablemente, el proceso anterior (*sensu* Choiniere *et al.*, 2010) o preacetabular no se ha preservado, por lo que es imposible realizar comparaciones con otros alvarezsaurios. La hoja postacetabular se expande dorsoventralmente; tiene forma lobulada y se extiende caudoventralmente, sobrepasando distalmente el nivel del pedúnculo isquiático (Fig. IV.61). Un proceso postacetabular que se extiende caudoventralmente más allá del techo acetabular también se observa en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Shuvuuia* (MPC 100/975), contrastando con la condición presente en *Bannykus* (IVPP V25026), donde el margen ventral del proceso posterior se mantiene al mismo nivel que el techo acetabular (Xu *et al.*, 2018).

La hoja postacetabular se ensancha lateroventralmente formando una fosa *brevis* cóncava y ancha con una plataforma medial bien desarrollada (Fig. IV.61), como ocurre en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54). En vista medial, la fosa *brevis* está delimitada dorsalmente por una cresta longitudinal afilada y conspicua (Fig. X) como en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54). Sobre la base de la cresta longitudinal medial se presenta una superficie subtriangular y rugosa que probablemente indica el área de inserción de la última costilla sacra (Fig. IV.61).

La porción conservada del pedúnculo púbico revela que es craneocaudalmente más corto que el pedúnculo isquiático (Fig. IV.61), asemejándose a la condición descrita previamente en otros alvarezsaurios.

La región acetabular se encuentra bien preservada, mostrando la presencia de una cresta supracetabular débil y casi sin desarrollo (Fig. IV.61). Esta condición difiere de la de otros alvarezsaurios con crestas bien desarrolladas (*Shishugounykus*, *Bannykus*, *Patagonykus*, *Mononykus*, *Shuvuuia*; Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019).

El pedúnculo isquiático es macizo y distalmente redondeado (Fig. IV.61) y difiere de la condición subtriangular de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). Está bien desarrollado tanto en el eje sagital como en el transversal, conspicuo medialmente (Fig. IV.61). En la

superficie lateral del pedúnculo isquiático, el antitrocánter está parcialmente erosionado, fuertemente desarrollado y orientado lateroventralmente como en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37).

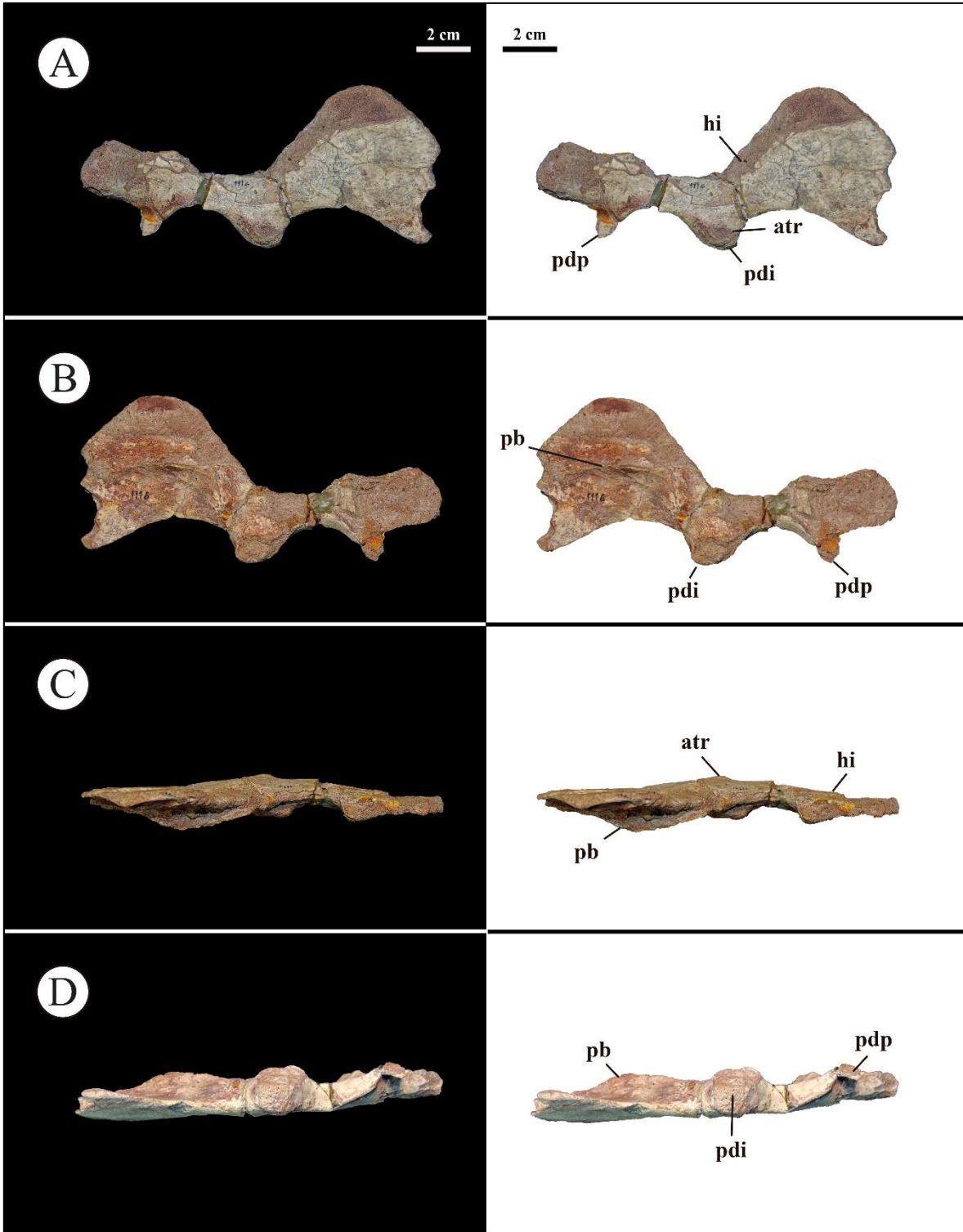


Figura IV.61. Ilion izquierdo del holotipo de *Achillesaurus manazzonei* (MACN-PV-RN 1116). A, vista lateral; B, medial; C, vista dorsal; D, vista ventral. hi, hoja ilíaca; pb, repisa *brevis*; pdp, pedúnculo púbico; pdi, pedúnculo isquiático; atr, antitrocánter. Escala equivalente a 2 cm.

4.5.7.3. MIEMBRO POSTERIOR

4.5.7.3.1. Fémur

Se ha preservado una porción proximal de un fémur izquierdo, con parte de la cabeza femoral y los trocánteres mayor y anterior preservados incompletos (Fig. IV.62). En vista craneal o caudal, la cabeza femoral se desarrolla en sentido dorsomedial (Fig. IV.62), tal como ocurre en *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018) y en MPCN-PV 738. El ángulo de proyección con respecto al plano horizontal es de aproximadamente 25° en *Achillesaurus* y 30° en MPCN-PV 738, mientras que en *Bannykus* es de 5°. Esta morfología contrasta con la observada en *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019), *Haplocheirus* (Choiniere, 2010), *Tugulusaurus* (Rauhut y Xu, 2005), *Alvarezsaurus* (Bonaparte, 1991) y el subclado Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022) en donde la proyección de la cabeza femoral es medial. Esta morfología tiene implicancias en la postura, locomoción y aspectos paleobiológicos (ver **7.5. Miembros posteriores**). El extremo ventromedial de la cabeza femoral de MACN-PV-RN 1116 carece del pequeño proceso ventral presente en las formas basales tales como *Shishugounykus*, *Bannykus* y *Tugulusaurus* (Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019).

En vista proximal, la cara caudal de la cabeza femoral es convexa medialmente, debido a la presencia de una cresta que recorre distalmente el eje femoral (Fig. IV.62), mientras que la cara laterocaudal es cóncava (Fig. IV.62). El margen de la cara craneal es ligeramente cóncavo (Fig. IV.62). Esta morfología dista de la presente en el resto de los alvarezsaurios, en los que la cabeza femoral es convexa en vista proximal (*Shishugounykus*, *Tugulusaurus*, *Alvarezsaurus*; Bonaparte, 1991; Rauhut y Xu, 2005; Qin *et al.*, 2019).

La conexión entre la cabeza y el eje femoral, se da a través de un cuello femoral robusto (Fig. IV.62), tal como sucede en las formas de ramificación temprana *Shishugounykus*, *Bannykus* y *Tugulusaurus* (Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*,

2019), formas patagónicas (*e.g.*, MPCN-PV 738) y Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022). Esta morfología difiere de la que presenta *Alvarezsaurus*, que posee un cuello femoral fuertemente comprimido craneocaudalmente.

Si bien el trocánter mayor no se ha preservado, sus bases indican que estaba posicionado distalmente con relación a la cabeza femoral, sobre la cara lateral, y separado de la cabeza femoral por una hendidura no tan marcada y profunda como la observada en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y probablemente en MPCN-PV 738. Esta morfología dista de lo que se da en las formas basales, ya que la cabeza femoral de estos últimos confluye con el trocánter mayor (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*; Rauhut y Xu, 2005; Choiniere, 2010; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019). Dada la naturaleza fragmentaria del trocánter mayor, no es posible comparar su proyección proximal respecto a la cabeza femoral. No obstante, en las formas basales tales como *Shishugounykus* (IVPP V23567), *Haplocheirus* (IVPP V14988) y *Tugulusaurus* (IVPP V4025), el trocánter mayor es ligeramente más alto que la cabeza femoral. En Parvicursorinae, donde el trocánter mayor y menor están fusionados, esta estructura también se proyecta por encima del nivel dorsal de la cabeza femoral (Chiappe *et al.*, 2002). En el alvarezsaurio basal *Bannykus* (IVPP V25026) y en el Patagonykinae MPCN-PV 738, la cabeza femoral es la que se proyecta dorsalmente con respecto al trocánter mayor. En función de la morfología preservada en *Achillesaurus*, puede inferirse que la condición observada en IVPP V25026 y MPCN-PV 738 es un carácter compartido con MACN-PV-RN 1116.

La superficie craneal del extremo proximal, lateral a la base de la cabeza femoral, es suavemente cóncava (Fig. IV.62). En esta región, hay dos elevaciones conspicuas que representan los límites lateral y dorsal de la base del trocánter anterior (Fig. IV.62). Si bien se desconoce el desarrollo proximal de este trocánter, este probablemente habría tenido forma alar como sucede en *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*, y *Patagonykus* (Novas, 1996; Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019) y probablemente en *Alvarezsaurus* (Bonaparte, 1991). El trocánter anterior está separado del trocánter mayor por una muesca profunda, la cual se desarrolla en la superficie craneal ligeramente por debajo de la línea ventral de la cabeza femoral (Fig. IV.62). Además, la

base preservada de este trocánter permite inferir que el mismo se habría orientado craneomedialmente como ocurre el alvarezsaurio *Shishugounykus* (IVPP V23567).

La superficie lateral se caracteriza por ser craneocaudalmente ancha, convexa y lisa (Fig. IV.62).

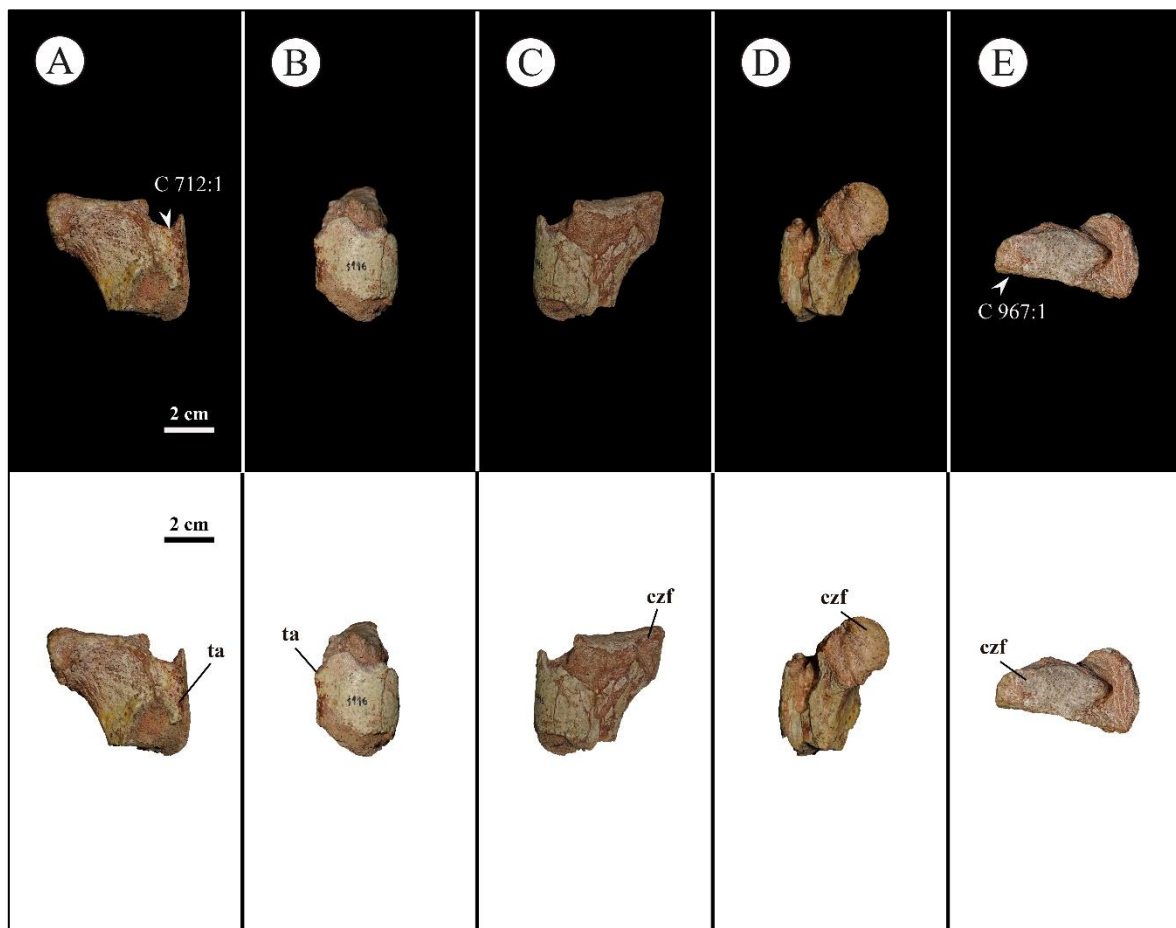


Figura IV.62. Porción proximal del fémur izquierdo del espécimen tipo de *Achillesaurus manazzoni* (MACN-PV-RN 1116). A, en vista craneal; B, en vista lateral; C, vista caudal; D, vista medial; E, vista proximal. Abreviaturas: ta, trocánter anterior; czf, cabeza femoral. Escala equivalente a 2 cm.

4.5.7.3.2. Tibia

Del miembro posterior del holotipo de *Achillesaurus manazzoni* (MACN-PV-RN 1116), se conserva el extremo distal de la tibia izquierda en articulación con el astrágalo (Fig. IV.63). Martinelli y Vera (2007) describen un elemento extremadamente fragmentario que

interpretan como un centro vertebral caudal (Martinelli y Vera, 2007, pg. 7). Este elemento, fuertemente asimétrico tanto en el plano sagital como axial, es reinterpretado aquí como un fragmento de astrágalo derecho, a partir de un elemento muy similar descrito en *Tugulusaurus* (IVPP V4025) (Rauhut y Xu, 2005).

El extremo más proximal de la tibia revela un contorno ovalado en sección transversal, tal como se observa en *Shishugounykus* (IVPP V23567), *Tugulusaurus* (IVPP V4025), *Haplocheirus* (IVPP V15988), *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), *Alnashetri* (MPCA 477), *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y *Bonapartenykus* (MPCA 1290).

Distalmente, el eje de la tibia de MACN-PV-RN 1116 es comprimido craneocaudalmente, y expandido lateromedialmente (Fig. IV.63). El eje tibial posee forma subtriangular en vista distal (Fig. IV.63). Esta morfología se observa en todos los alvarezsaurios (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Aorun*, *Tugulusaurus*, *Alvarezsaurus*, *Achillesaurus*, *Alnashetri*, *Bonapartenykus*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*, *Xixianykus*, *Linhenykus*; Bonaparte, 1991; Perle *et al.*, 1994 ; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Martinelli y Vera, 2007; Xu *et al.*, 2010; Agnolin *et al.*, 2012; Makovicky *et al.*, 2012; Choiniere *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2013, 2018; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Xu, 2022).

Sobre la superficie craneal, hay un área triangular, plana a suavemente cóncava, para la recepción del proceso ascendente del astrágalo (Fig. IV.63). Un área suavemente cóncava se observa en los alvarezsaurios de ramificación temprana, mientras que en Parvicursorinae se vuelve fuertemente cóncava (*e.g.*, *Mononykus*, *Parvicursor*, *Xixianykus*, *Linhenykus*; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010, 2013).

4.5.7.3.3. Ástragalo y calcáneo

La morfología general del cuerpo astragalar es de aspecto similar al de *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), con una superficie craneal cóncava y un cóndilo medial conspicuo (Fig. IV.63). Por debajo de la base del proceso ascendente, se observan forámenes profundos para la unión de ligamentos (Fig. IV.63), como ha sido descrito en *Alvarezsaurus* y *Patagonykus* (Bonaparte, 1991; Novas, 1997). El cuerpo astragalar está comprimido craneocaudalmente (Fig. IV.63), lo que da como

resultado un cóndilo medial que sobresale fuertemente, condición que recuerda a *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Patagonykus* (MCF-PV-RN 1116).

La faceta para articulación del calcáneo es ligeramente cóncava y se extiende desde el extremo distal del cuerpo astragalar hasta la base lateral del proceso ascendente (Fig. IV.63). Se observa un contrafuerte laterocraneal prominente que se extiende desde el proceso ascendente del astrágalo hacia la faceta articular del calcáneo (Fig. IV.63). Un contrafuerte corto y prominente también se observa en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). El proceso ascendente se ubica casi sobre el borde medial del astrágalo (Fig. IV.63). A partir de la parte preservada del proceso ascendente, se interpreta que el mismo era expandido proximalmente, como en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), *Alnashetri* (MPCA 477) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37).

En vista caudal, se presenta un surco longitudinal ligeramente cóncavo que separa los maléolos lateral y medial (Fig. IV.63). Esta morfología es similar a la condición observada para *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), pero difiere de la condición fuertemente cóncava en *Alvarezsaurus* (Fig. IV.63). El maléolo lateral exhibe una tuberosidad caudal longitudinal, y delimita una faceta lateral para el contacto con la fíbula (Fig. IV.63), presumiblemente parecida a la descrita para MCF-PVPH-37. El maléolo medial es fuertemente convexo mientras que el borde craneomedial contacta con el proceso ascendente del astrágalo (Fig. IV.63).

En vista caudal, el borde distal de la tibia es recto con ambos maléolos ubicados a un mismo nivel como ocurre en *Alnashetri* (MPCA 477) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), pero difiere de *Alvarezsaurus* (MUCPv-54).

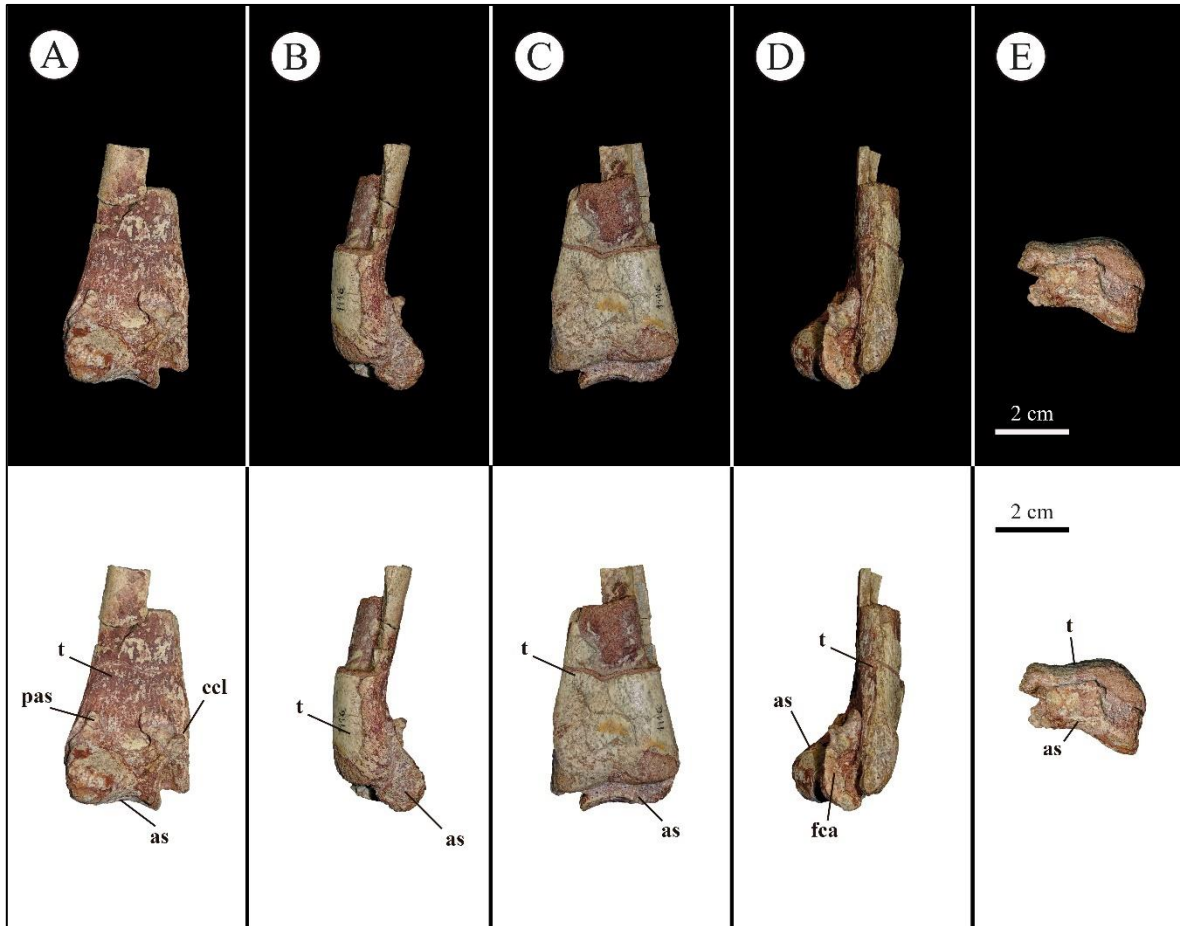


Figura IV.63. Porción distal de la tibia izquierda del holotipo de *Achillesaurus manazzonei* (MACN-PV-RN 1116). A, vista craneal; B, vista medial; C, vista caudal; D, vista lateral; E, vista distal. Abreviaturas: t, tibia; pas, proceso ascendente del astrágalo; as, astrágalo; fca, faceta articular para el calcáneo; ecl, contrafuerte craneolateral. Escala equivalente a 2 cm.

4.5.7.3.4. Metatarsales

De los metatarsales del espécimen tipo de *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116), solo se conservan la porción proximal de los metatarsales izquierdos II, III y IV (Fig. IV.64). Su morfología indica que estos presumiblemente eran delgados y alargados, una condición presente en Alvarezsauria (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2010; Choiniere *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022).

Proximalmente, la articulación proximal de los tres metatarsales se expande transversalmente con relación a la diáfisis, tal como en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010), *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), *Alvarezsaurus* (Bonaparte, 1991), *Achillesaurus* (Martinelli y Vera, 2007), *Alnashetri* (Makovicky *et al.*, 2012) y en el subclado Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022). En este sentido, los tres metatarsales muestran una sección transversal subtriangular, asemejándose a la condición vista en *Alnashetri* (MPCA 477), y difiriendo de la condición de *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), en donde el contorno es rectangular o subrectangular. En Parvicursorinae, el metatarsal II es subtriangular, mientras que el metatarsal IV suele ser subrectangular o subredondeado (*e.g.*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*, *Kol*; Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Suzuki *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009).

Si bien no se conserva la superficie articular proximal, es claro que el metatarsal III formaba parte del área articular, teniendo una configuración de tipo subarctometatarso (White *et al.*, 2009), como sucede en *Alvarezsaurus* (Bonaparte, 1991), *Alnashetri* (Makovicky *et al.*, 2012), *Patagonykus* (Novas, 1997), *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010) y *Aorun* (Choiniere *et al.*, 2013).

La diáfisis del metatarsal III es la más estrecha (lateromedialmente) (Fig. IV.64), condición descrita y mencionada para *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Aorun* (IVPP V15709). Los tres metatarsales son más largos craneocaudalmente que anchos lateromedialmente, como en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y *Bannykus* (IVPP V25026). No obstante, el metatarsal II es el más robusto de los tres, como ocurre en Alvarezsauria (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2010; Choiniere *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022).

La superficie craneal de los metatarsales es ligeramente convexa (Fig. IV.64), mientras que, en el aspecto caudal, los bordes lateral y medial se estrechan bruscamente, lo que da como resultado una superficie menos ancha (*i.e.*, contorno subtriangular). La superficie medial del metatarsal II es plana a ligeramente convexa, recordando la condición

presente en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). Esta condición contrasta con los Parvicursorinae, en donde la superficie medial es convexa (e.g., *Parvicursor*, Kol; Suzuki *et al.*, 2002; Averianov y Lopatin, 2022).

Sobre la superficie caudal de los tres metatarsales, en la esquina caudoproximal, se desarrollan unas prominencias visiblemente distintivas que se observan también en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37).

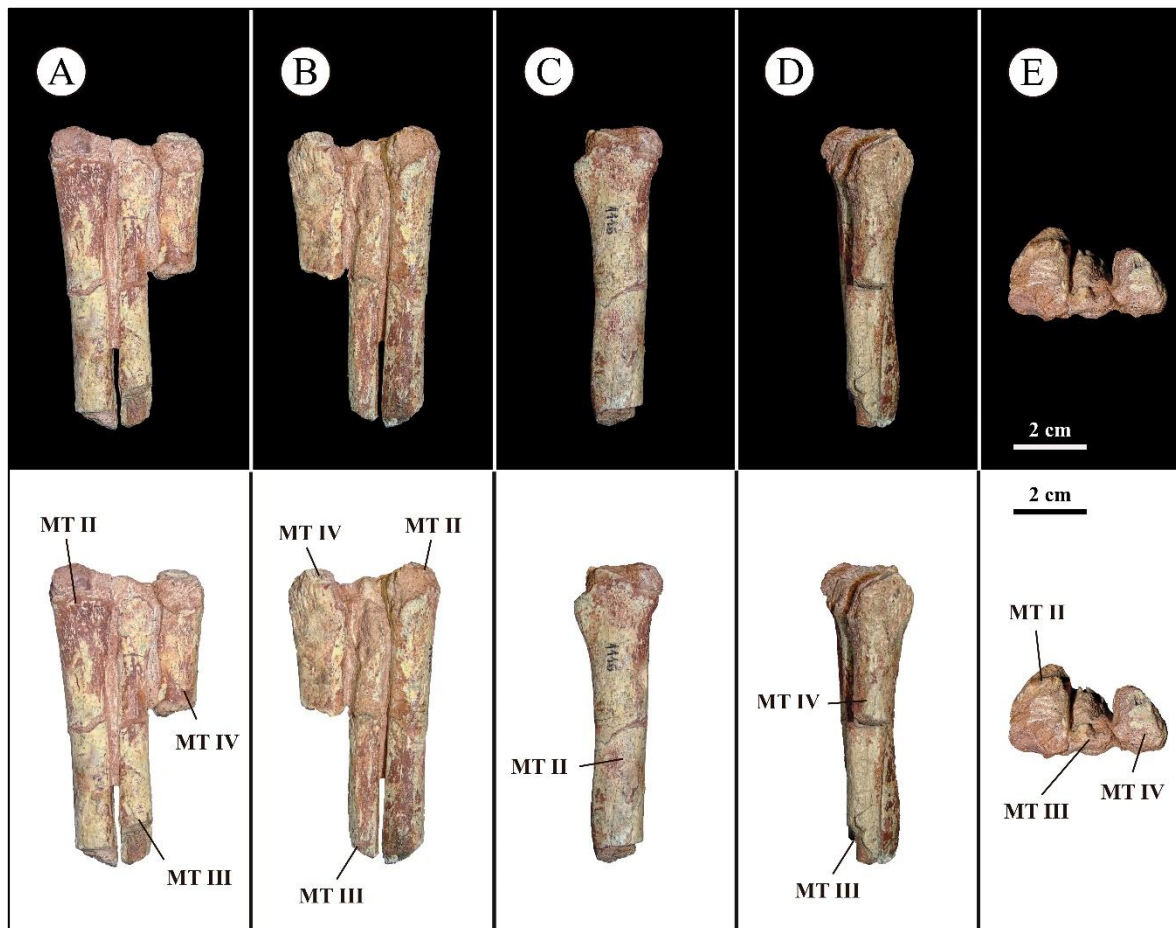


Figura IV.64. Porción proximal de los metatarsales izquierdos II, III y IV. A, vista craneal; B, vista caudal; C, vista medial; D, vista lateral; E, vista proximal. Abreviaturas: MT II, metatarsal II; MTII, metatarsal III; MTIV, metatarsal IV. Escala equivalente a 2 cm.

4.6. Osteología de *Bonapartenykus ultimus*

4.6.1. Paleontología Sistemática

Theropoda Marsh, 1881

Coelurosauria Huene, 1920

Alvarezsauria Bonaparte, 1991

Alvarezsauridae Bonaparte, 1991

Bonapartenykus ultimus Agnolin, Powell, Novas, Kunderát, 2012

4.6.2. Material

Holotipo (MPCA 1290). Esqueleto parcial semi-articulado pero mal preservado, que consta de una vértebra dorsal media incompleta; escapulocoracoides izquierdo casi completo; escapulocoracoides derecho incompleto; hoja ilíaca izquierda parcial; pubis derecho parcialmente completo; fémur izquierdo parcialmente completo; tibia izquierda parcialmente completa. El ejemplar estaba asociado a dos huevos parcialmente conservados separados del espécimen por menos de 20 cm, material que no se ha estudiado en este Trabajo de Tesis.

4.6.3. Localidad y horizonte

Cantera “Arriagada III” (39°25'55” S; 67°17'40” O), localidad Salitral Ojo de Agua, Provincia de Río Negro, Argentina. Sedimentos correspondientes a la Formación Allen (Campaniano tardío- Maastrichtiano temprano) (ver Marco Geológico).

4.6.4. Reseña histórica

En noviembre y diciembre de 1988, Jaime Powell, paleontólogo del Instituto y Fundación Miguel Lillo (Universidad Nacional de Tucumán), junto a una serie colaboradores, entre ellos Leonardo Salgado, realizan una campaña a las localidades de Salitral Moreno y Salitral Ojo de Agua, a 40 y 70 km al sur de la ciudad de General Roca (Río Negro) respectivamente, con el propósito de coleccionar huesos y huevos de dinosaurios en niveles de

la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) (Salgado, com. pers.). Años más tarde, Powell (1992) da a conocer una parte de los materiales colectados en esa campaña, junto con otros obtenidos en expediciones anteriores (1987). En ese trabajo se menciona el registro de restos de pequeños terópodos asociados a numerosas cáscaras y dos huevos casi completos, de un tipo caracterizado por cáscaras delgadas y decoración externa consistente en crestas bajas y cortas (Powell, op.cit.).

En 2006, Federico Agnolin, junto con el propio Powell y Fernando Novas, en unas jornadas paleontológicas realizadas en la provincia de San Luis, describen brevemente los restos de terópodos colectados en esas mismas campañas de fines de los 80's, asignándolos al grupo de los alvarezsáuridos (Agnolin *et al.*, 2006).

En 2003 y 2004, Leonardo Salgado y Rodolfo Coria realizan dos nuevas campañas a Salitral Ojo de Agua, colectando materiales de huevos y huesos de dinosaurios de la Formación Allen, y generando nuevas publicaciones. Coria *et al.* (2007) dan a conocer un fémur derecho (MEPyG-177), asignándolo a un ornitópodo basal. Más tarde, Salgado *et al.* (2009) describen restos fragmentarios de terópodos de pequeño tamaño (rotulados en conjunto como MPIFD-GR 166-194), que asignan a Alvarezsauridae. Estos materiales provienen de un sitio denominado por Salgado *et al.* (2007) "Arriagada III" (39°25'55"S; 67°17'40"W), del que Jaime Powell había ya extraído materiales (Salgado, com. pers.).

Agnolin *et al.* (2012) erigen una nueva especie de alvarezsáurido: *Bonapartenykus ultimus* (designando como espécimen holotípico a MPCA 1290), sobre la base de aquellos materiales comunicados en 2006, y colectados en los años 80's en las campañas organizadas por J. Powell. En ese trabajo, sus autores plantean que los materiales descritos por Salgado *et al.* (2009) y Coria *et al.* (2007) podrían estar vinculados a esa nueva especie, sobre la base a características observadas, estado de preservación y tamaño relativo del material, incluso proponiendo que podrían pertenecer a un mismo individuo. De hecho, es muy probable que los materiales descritos por Agnolin *et al.* (2006, 2012) provengan también de "Arriagada III", sitio del que, como se dijo, Powell colectó materiales en los años 80's (Salgado, com. pers.).

4.6.5. Diagnósis original

Agnolin *et al.* (2012) diagnosticaron *Bonapartenykus ultimus* a partir de las siguientes características: vértebra dorsal media con láminas espinopostzigapofiseales que terminan abruptamente por encima de la postzigapófisis; porción ventral del coracoides fuertemente desviada medialmente, con presencia de surcos delicados pero profusos (adquirido convergentemente con *Xixianykus*); escapulocoracoides fusionados (adquiridos de manera convergente con *Ceratomykus*); escápula con una amplia muesca ancha en el margen posterior del hueso; ilion y pubis fusionados.

4.6.6. Diagnósis revisada de *Bonapartenykus ultimus*

Terópodo alvarezsáurido caracterizado por la posesión de las siguientes autapomorfías (marcadas con un asterisco aquellas obtenidas en el análisis filogenético): vértebra dorsal media en forma de carretel con un margen craneal que tiene un gran desarrollo del labio craneal; escápula con una amplia muesca ancha en el margen caudal del hueso, seguido de un pequeño proceso filoso y convexo (adquirido de manera convergente con *Mononykus*); contribución de la escápula marcadamente anteroposteriormente más larga que la contribución coracoidea (*); escapulocoracoides fusionado (adquiridos de manera convergente con *Ceratomykus*); foramen coracoideo de contorno elíptico, con su eje mayor anterodorsalmente-posteroventralmente (*); cavidad glenoidea con prominentes labios subglenoideo y supraglenoideo; pedúnculo isquiático hipertrofiado.

4.6.7. Descripción de *Bonapartenykus ultimus*

4.6.7.1. ESQUELETO AXIAL

4.6.7.1.1. Vértebras dorsales

El esqueleto axial del holotipo de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290) se compone de una vértebra dorsal media incompleta (Agnolin *et al.*, 2012). Este elemento está mal conservado y carece de la mayor parte del centro (Fig. IV.65). Las diapófisis y parapófisis están desgastadas y erosionadas, y carecen de sus extremos distales (Fig. IV.65). El hipantro está roto, mientras que el hiposfeno está desgastado (Fig. IV.65). Respecto a la

espina neural, ésta no se conserva completamente. Originalmente, Agnolin *et al.* (2012) identificaron a este elemento como una vértebra dorsal media en base a una serie de características (ver Agnolin *et al.*, 2012; pg. 37). Aquí se acepta a este elemento como una vértebra dorsal media sobre la base de las siguientes características: 1) parapófisis ubicadas sobre la esquina laterodorsal de la superficie articular craneal; 2) fuerte compresión transversal del centro; 3) espina neural craneocaudalmente alargada; 4) láminas paradiapofiseal y centrodiafiseal posterior bien desarrolladas; 5) fosa prezigapofiseal-centrodiafiseal reducida. Topográficamente, podemos mencionar que esta vértebra ocuparía un lugar posterior con respecto a la vértebra dorsal media descrita en el holotipo de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), en función de la reducción observada en la fosa prezigapofiseal centrodiafiseal.

Este elemento carece de fosas neumáticas (pleurocelos), aunque los centros parecerían estar excavados debajo de las parapófisis (Fig. IV.65). Esta morfología es típica dentro del clado Alvarezsauridae (Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Lee *et al.*, 2019). La superficie craneal del cuerpo vertebral se caracteriza por ser fuertemente cóncava, rodeada por un labio o borde filoso y prominente (Fig. IV.65). Esta característica también se observa en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), y difiere de la condición anfiplática observada en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010), y de la opistocélica registrada en Parvicursorinae (*Parvicursor*, *Mononykus*, *Xixianykus*; Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022). A partir de esta observación, Agnolin *et al.* (2012) sugieren que este elemento probablemente se caracterizó por ser procélico (Agnolin *et al.*, 2012; pg. 37), condición desconocida para otros alvarezsáuridos. Aquí se reinterpreta este elemento como bicóncavo, como sucede en la vértebra dorsal media de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37).

Si bien no es posible determinar su longitud craneocaudal respecto de su altura dorsoventral, o ancho transversal, este elemento habría sido más largo craneocaudalmente que alto dorsoventralmente (Fig. IV.65). Esto mismo sucede con su altura versus su ancho transversal, aunque las porciones preservadas indican que era más alto dorsoventralmente que ancho transversalmente (Fig. IV.65).

Este elemento conserva parapófisis prominentes, aunque no tan robustas como en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). Las mismas se dirigen laterodorsalmente, con superficies articulares elípticas para las costillas (Fig. IV.65), tal como se observa en *Alvarezsaurus*, *Patagonykus* y *Xixianykus* (Bonaparte, 1991; Novas, 1997; Xu *et al.*, 2010). Estas se ubican craneodorsalmente en el cuerpo vertebral, como ocurre en otras vértebras dorsales medias (Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2010).

El canal neural es proporcionalmente chico, siendo dorsoventralmente bajo y ancho transversalmente (Fig. IV.65). Esta condición contrasta con los prominentes canales neurales presentes en Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022).

La vértebra dorsal no tiene diapofisis completas, aunque sus bases sugieren que estaban dirigidas laterodorsalmente (Fig. IV.65). Las diapofisis están sostenidas ventralmente por láminas robustas que delimitan cavidades (Fig. IV.65). Las láminas prezigodiapofiseal, prezigoparapofiseal y paradiapofiseal, delimitan la fosa prezigapofiseal-centrodiapofiseal, de aspecto subtriangular y cóncava (Fig. IV.65). A diferencia de la fosa prezigapofiseal-centrodiapofiseal de la dorsal media de *Patagonykus*, la fosa observada en *Bonapartenykus* es chica, lo que refleja una posición más posterior en la secuencia respecto a la vértebra media de *Patagonykus*. Las láminas paradiapofiseal y centrodiapofiseal posterior se caracterizan por ser prominentes y robustas, y delimitan la fosa parapofiseal-centrodiapofiseal, ubicada centralmente en el arco neural (Fig. IV.65). Esta fosa tiene un contorno subtriangular, y a diferencia de la vértebra dorsal media de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), está profundamente excavada (Fig. IV.65). Distalmente, la fosa postzigapofiseal-centrodiapofiseal se encuentra delimitada anterior y posteriormente por las láminas centrodiapofiseal posterior y centropostzigapofiseal, respectivamente (Fig. IV.65). Esta última se limita a una cresta débil y de desarrollo corto, tal como se observa en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). Dorsalmente, esta fosa se encuentra limitada por la lámina postzigodiapofiseal (Fig. IV.65).

Las prezigapófisis son craneocaudalmente cortas y transversalmente anchas en vista dorsal, mostrando un contorno subcircular (Fig. IV.65) como se observa en la vértebra dorsal posterior y el arco neural indeterminado de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). Además,

las prezigapófisis no superan cranealmente el margen craneal (Fig. IV.65), reafirmando que dicho material es topográficamente más posterior que la vértebra dorsal media de *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). En vista dorsal, las postzigapófisis tienen un contorno elipsoidal y son transversalmente anchas y craneocaudalmente cortas (Fig. IV.65), pareciéndose superficialmente a *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). Además, estas carecen de la proyección lateroventral exhibida por *Patagonykus* (MCF-PVPH-37).

El hipósfeno está bien desarrollado, siendo dorsoventralmente profundo como en *Patagonykus*, lo que contrasta con la condición de los Parvicursorinae, en donde las dorsales están desprovistas de articulaciones hipósfeno-hipantro (Chiappe *et al.*, 2002). Ambas láminas del hipósfeno están conectadas dorsalmente por una delgada lámina transversal, en contraste con los maniraptores, cuyas láminas hiposfenales no están conectadas (Norell *et al.*, 2001a,b).

La espina neural, aunque incompleta, es transversalmente gruesa y de contorno subrectangular (Fig. IV.65), siendo proporcionalmente más alta dorsoventralmente que en el subclado Parvicursorinae (*e.g.*, *Parvicursor*, *Mononykus*, *Xixianykus*; Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022), aunque se asemeja a la condición observada en formas más basales como *Haplocheirus* (IVPP V15988).

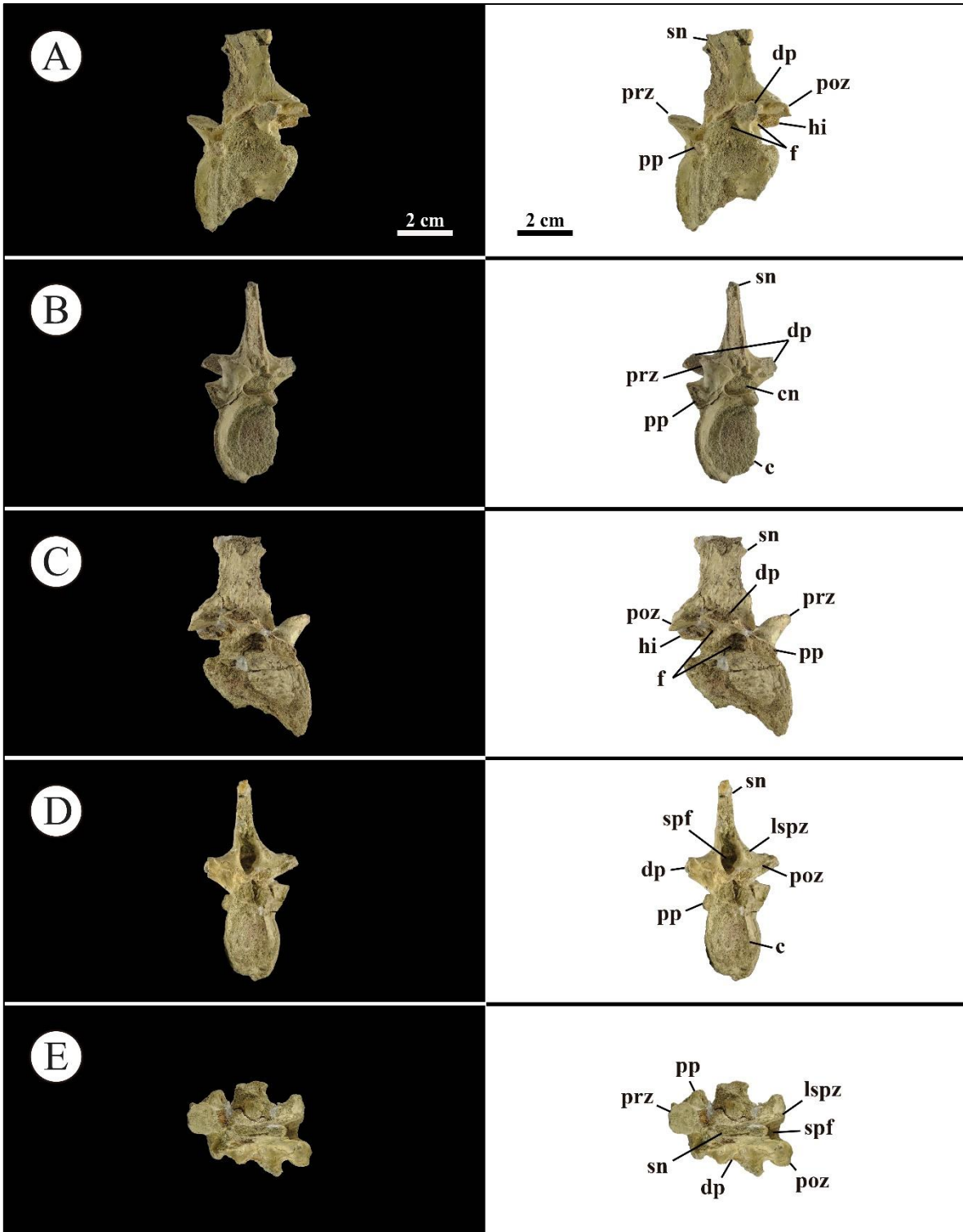


Figura IV.65. Vértebra dorsal del holotipo de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290). A, vista lateral izquierdo; B, vista craneal; C, vista lateral derecha; D, vista caudal; E, vista dorsal. Abreviaturas: prz, prezigapófisis; pp, parapófisis; dp, diapófisis; sn, espina neural; poz,

postzigapófisis; spf, fosa espinozigapofiseal; lspz, lámina espinozigapofiseal; c, centro; f, fosa; hi, hiposfeno. Escala equivalente a 2 cm.

4.6.7.2. ESQUELETO APENDICULAR

4.6.7.2.1. CINTURA ESCAPULAR

4.6.7.2.1.1. Escapulocoracoides

El holotipo de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290) preserva los dos escapulocoracoides, el derecho (Fig. IV.66) y el izquierdo (Fig. IV.67). Ambos se encuentran bien preservados, aunque el derecho carece de la mayor parte de la hoja escapular (Fig. IV.66), mientras que el izquierdo carece de la mitad distal de la hoja escapular (Fig. IV.67).

La hoja escapular de MPCA 1290.7 (*i.e.*, escapulocoracoides izquierdo) se desvía medialmente y craneodorsalmente (Fig. IV.67), tal como sucede en MPCN-PV 738. En *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), *Xiyunykus* (IVPP V22783) y *Bannykus* (IVPP V25026), si bien la hoja se desvía medialmente, también lo hace caudodorsalmente. Esta morfología contrasta con la observada en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010) y en Parvicursorinae (*e.g.*, *Mononykus olecranus* y *Shuvuuia deserti*; Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002), en el que la hoja escapular es recta, tanto en sentido lateromedial como craneocaudal.

Aunque los extremos distales de la lámina escapular no se han preservado, podrían estar comprimidos distalmente, ya que los márgenes dorsal y ventral en algún punto tenderían a converger distalmente (Fig. IV.67). Esta condición es comparable con MPCN-PV 738, *Alvarezsaurus* y en menor medida con *Xiyunykus*, y contraria a la condición observada en la mayoría de los alvarezsaurios, donde la porción distal se expande craneocaudalmente y termina abruptamente (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018). En vista dorsal o ventral, distalmente, la hoja escapular de MPCA 1290.7 se encuentra fuertemente comprimida lateromedialmente, como ocurre en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y en MPCN-PV 738, pero son sustancialmente diferentes de la condición observada en *Mononykus* y *Shuvuuia*, donde los bordes de las hojas son subparalelos (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002).

La cara lateral de la hoja escapular del elemento MPCA 1290.7 se caracteriza por ser convexa en su mitad proximal y ligeramente plana en su extremo más distal (Fig. IV.67). Esta condición es apreciable en los especímenes *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010), *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018), *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), MPCN-PV 738 y *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994).

La cara medial es atravesada longitudinalmente por un surco poco profundo (Fig. IV.67) que divide la cara medial en un sector dorsal y ventral, cuyas superficies son convexas dorsoventralmente (*i.e.*, en forma de riñón en sección transversal). Esta morfología solo se observa en el elemento MPCN-PV 738.3, y difiere de la cara medial convexa (sin surco) que ocurre en *Haplocheirus* (IVPP V 15988), *Bannykus* (IVPP V25026), *Xiyunykus* (IVPP V22783), *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Mononykus* (MPC 107/6).

En el extremo proximal del elemento MPCA 1290.7, sobre el borde lateroventral, el extremo se encuentra engrosado transversalmente (Fig. IV.67) tal como se observa en el elemento de MPCN-PV 738.3. Próximo a este tubérculo, sobre el margen ventral, se desarrolla un proceso pequeño y afilado, suavemente convexo (Fig. IV.67), que también está presente en MPCN-PV 738.3 y MPC 107/6. Además, entre este proceso y la cavidad glenoidea, en el margen ventral, hay una muesca bien desarrollada y extendida proximalmente, una condición observada también en *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994) y en MPCN-PV 738.3.

El acromion del espécimen MPCA 1290.7 está roto proximalmente y es casi imperceptible en MPCA 1290.1. Sin embargo, sus márgenes permiten reconstruir una forma subtriangular, una condición que ocurre en varios grupos dentro de Coelurosauria (*e.g.*, Maniraptora, Oviraptorosauria y otros alvarezsaurios). El margen del acromion se continúa con la lámina escapular (Fig. IV.66-67), como se observa en *Alvarezsaurus*, *Mononykus* y *Shuvuuia* (Bonaparte, 1991; Chiappe *et al.*, 2002). Sin embargo, esta condición difiere de la observada en *Haplocheirus* (IVPP V 15988), donde el borde anterior está evertido lateralmente con respecto a la lámina (Choiniere *et al.*, 2010).

La fosa glenoidea es craneocaudalmente más larga que lateromedialmente ancha en MPCA 1290.7 (Fig. IV.67), a diferencia de la condición observada en MPCA 1290.1 cuya fosa glenoidea es tan larga como ancha (Fig. IV.66). La fosa glenoidea está ligeramente orientada caudolateralmente en MPCA 1290.7 (Fig. IV.67), mientras que en MPCA 1290.1 está marcadamente orientada caudolateralmente y es visible en su vista lateral (Fig. IV.66). Los contrafuertes supraglenoideo y subglenoideo son prominentes y robustos tanto en MPCA 1290-7 como en MPCA 1290-1 (Fig. IV.66-67).

En vista lateral, ambos coracoides (*i.e.*, MPCA 1290.1 y MPCA 1290.7) son dorsoventralmente poco profundos y craneocaudalmente alargados (Fig. IV.66-67), como sucede en *Haplocheirus*, *Alnashetri*, *Patagonykus*, *Ceratonykus*, MPCN-PV 738.2, *Shuvuuia*, y *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994, Novas, 1996, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018) y probablemente en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54). La mitad ventral de ambas hojas coracoideas está fuertemente flexionada medialmente, como se observa en *Ceratonykus*, *Patagonykus* y MPCN-PV 738.2. El ángulo de flexión en el elemento MPCA 1290.1 es menor a 110°, mientras que el ángulo de flexión medial en MPCA 1290.7 es mayor a 110° tal como se observa en *Ceratonykus*, *Patagonykus* y MPCN-PV 738.2. En este sentido, MPCA 1290.7 tiene forma de arco en vista craneal o caudal; mientras que en MPCA 1290.1 tiene forma de “L” (Fig. IV.66).

A lo largo del margen lateral de la hoja coracoidea, hay una cresta longitudinal, cuyo ángulo de inclinación es mucho más pronunciado en MPCA 1290.7 que en MPCA1290.1 (Fig. IV.66-67). Cranealmente, la cresta lateral presente en MPCA 1290.1 culmina en un gran proceso, que se dirige craneolateralmente (Fig. IV.66); mientras que dicho proceso se encuentra ausente en MPCA 1290.7 (Fig. IV.67). La ausencia del proceso en este último elemento, es una condición que se comparte con MPCN-PV 738.2. La cresta longitudinal que se desarrolla craneocaudalmente sobre la superficie lateral del coracoides, divide al elemento en dos zonas (Fig. IV.66-67). La cara dorsal de ambos elementos se caracteriza por ser convexa, tal como se observa en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). Respecto a la cara ventral, la misma es plana a ligeramente cóncava en MPCA 1290.1 (Fig. IV.66) y convexa en MPCA 1290.7 y MPCN-PV 738.2.

Originalmente, Agnolin *et al.* (2012) mencionan que ambos coracoides están decorados con estrías y protuberancias anchas y profundas (Fig. IV.66-67). Este carácter se observa también en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y MPCN-PV 738.2. Sin embargo, en MPCA 1290.7, al igual que en MCF-PVPH-37 y MPCN-PV 738.2, estas estrías y protuberancias solo se desarrollan en su cara ventral y se limitan a la cresta lateral (Fig. IV.67). Por su parte, en MPCA 1290.1, estas estrías y protuberancias se desarrollan no solo en la cara ventral del coracoides, sino que también por encima de la cresta longitudinal sobre la zona más craneal de la cara dorsal del coracoides (Fig. IV.66).

El margen craneal de ambos coracoides es transversalmente grueso, como ocurre en los alvarezsaurios basales (*e.g.*, *Haplocheirus* y *Xiyunykus*; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018) y en formas patagónicas (*i.e.*, *Alvarezsaurus*, *Patagonykus*; Bonaparte, 1991; Novas, 1997), y cranealmente truncado, como ocurre en Coelurosauria (Gauthier, 1986; Xu y Wang, 2003; Turner *et al.*, 2012; Brusatte *et al.*, 2014). Caudalmente, ambos coracoides son dorsoventralmente bajos y terminan en una proyección aguda, una condición que también se observa en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y MPCN-PV 738.2.

Ambos elementos carecen de un tubérculo bicipital (= tubérculo coracoideo; Agnolin *et al.*, 2012; Choiniere *et al.*, 2010), como ocurre en los alvarezsáuridos, excepto en *Alnashetri* (Makovicky *et al.*, 2016) y *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994). Esta estructura también está presente en alvarezsaurios basales, tales como *Haplocheirus*, *Bannykus* y *Xiyunykus* (Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018). En cuanto al foramen coracoidal, el mismo se sitúa cranealmente a la fosa glenoidea en MPCA 1290.7 (Fig. IV.67), condición contraria a la observada en MPCA 1290.1, donde se ubica ventralmente a la fosa glenoidea (Fig. IV.66). El foramen coracoideo es elíptico en vista lateral, con su eje mayor en sentido caudodorsal-craneoventral en MPCA 1290.7 (Fig. IV.67), mientras que en MPCA 1290.1 (Fig. IV.66) es craneodorsal-caudoventral. Además, se observa un pequeño receso para el foramen coracoideo (Fig. IV.66-67). Como Agnolin *et al.* (2012) mencionan, tanto en MPCA 1390.1 como en MPCA 1290.7, existe una fosa que se desarrolla caudalmente a la fosa glenoidea, lo que podría corresponder a la inserción del *M. coracobrachialis brevis*.

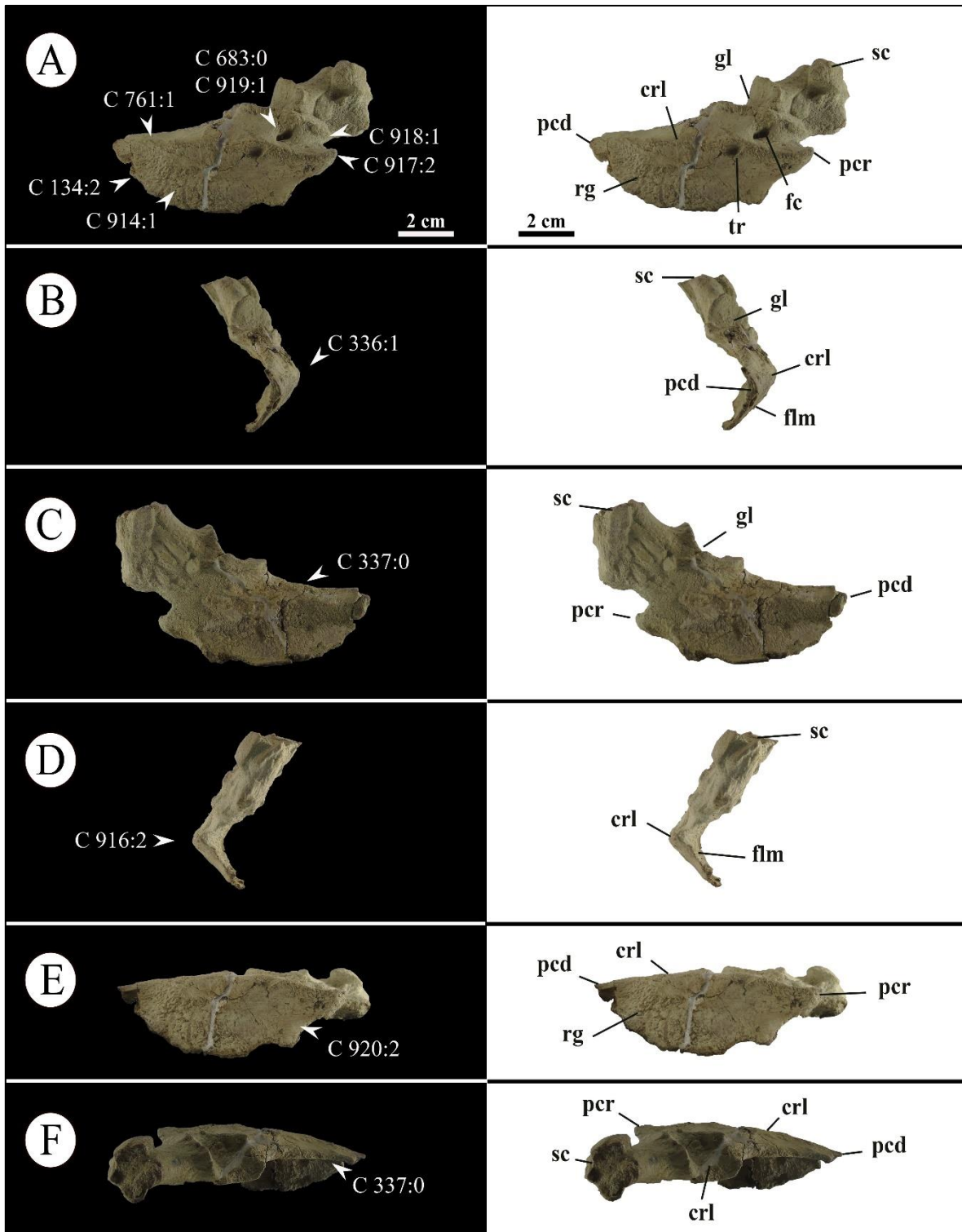


Figura IV.66. Escapulocoracoides derecho (MPCA 1290.1) del holotipo de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290). A, vista lateral; B, vista caudal; C, vista medial; D, vista craneal; E, vista dorsal; F, vista ventral. Abreviaturas: p, proceso; sc, escápula; gl, glenoides; acr, acromion; fc,

foramen coracoideo; crl, cresta lateral; rg, rugosidad (*i.e.*, estrías y protuberancias profundas y estrechas); pcd, proceso caudal; pcr, proceso craneal; flm, flexión medial. Escala equivalente a 2 cm.

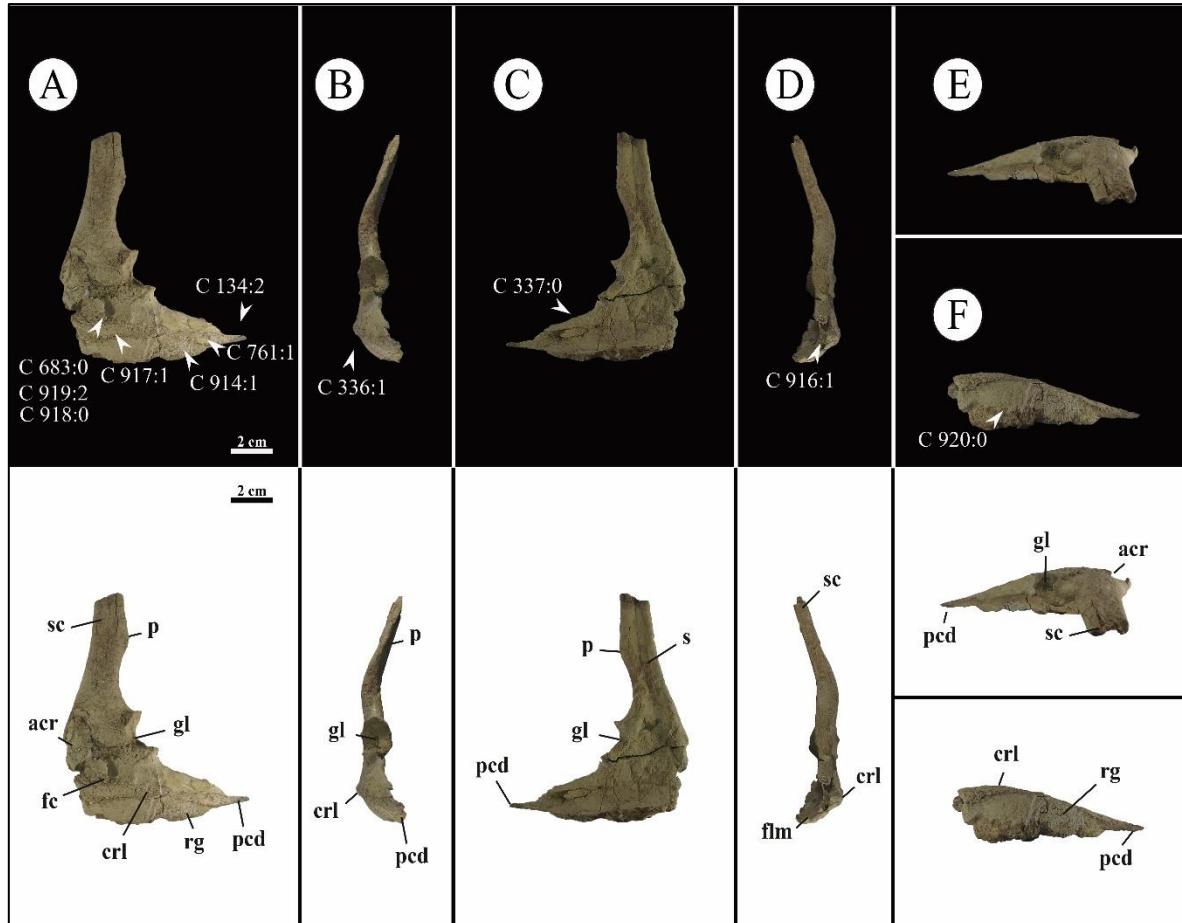


Figura IV.67. Escapulocoracoides izquierdo (MPCA 1290.7) del holotipo de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290). A, vista lateral; B, vista caudal; C, vista medial; D, vista craneal; E, vista dorsal; F, vista ventral. Abreviaturas: p, proceso; sc, escápula; gl, glenoides; acr, acromion; fc, foramen coracoideo; crl, cresta lateral; rg, rugosidad (*i.e.*, estrías y protuberancias profundas y estrechas); pcd, proceso caudal. Escala equivalente a 2 cm.

4.6.7.2.2. CINTURA PELVICA

4.6.7.2.2.1. Ilion

Agnolin *et al.* (2012) mencionan que el holotipo de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290) se encuentra compuesto por una hoja ilíaca izquierda, sin embargo, estos autores la

describen como un fragmento de hoja ilíaca derecha (Agnolin *et al.*, 2012; pg. 39). Aquí remitimos este elemento como un fragmento de hoja ilíaca izquierda (Fig. IV.68).

El pedúnculo púbico parecería estar comprimido lateromedialmente y proyectarse craneoventralmente, como ocurre en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). Agnolin *et al.* (2012) mencionan que el pubis se encuentra fusionado al pedúnculo púbico, siendo esta condición una autapomorfía para este taxón (Agnolin *et al.*, 2012; pg. 39). Sin embargo, no se encontraron indicios de una fusión en ambos elementos, por lo que consideramos adecuado tratar este carácter como dudoso hasta disponer de más material o indicios de una fusión entre ambos elementos. Posiblemente, el origen de este carácter sea consecuencia de una interpretación incorrecta respecto a la orientación del pubis (ver en **4.6.7.2.2.2. Pubis**).

Horizontalmente, sobre el fragmento del proceso preacetabular, se observa una cresta baja, ancha y suave como ocurre en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y presumiblemente en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). Esta cresta se encuentra ausente en el alvarezsaurio basal *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010). Por debajo de esta cresta, se encuentra la fosa *cuppedicus* (Fig. IV.68), poco profunda, transversalmente estrecha y alargada, tal como se observa en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54).

Agnolin *et al.* (2012), destacan que una fosa *cuppedicus* totalmente ausente en *Alvarezsaurus* y Parvicursorinae representa una condición sinapomórfica para Alvarezsauridae, en función de lo declarado por Novas (1996) y Chiappe *et al.* (2002). Sin embargo, estos autores parten de la premisa de que *Alvarezsaurus* y Parvicursorinae tienen una fosa ausente, y dado que no se observa una cresta dorsal que delimita dorsalmente dicha fosa en *Patagonykus* y *Mononykus*, asumen que dicho carácter debe estar ausente en Alvarezsauridae. Al indagar en la bibliografía, la historia de este carácter es confusa y contradictoria; no obstante, aquí se interpreta que *Alvarezsaurus* y *Bonapartenykus* poseen una fosa *cuppedicus* reducida, y en función de una pequeña cresta rota que se logra apreciar en la hoja ilíaca de *Patagonykus*, se interpreta que, probablemente, dicha fosa estuvo efectivamente presente.

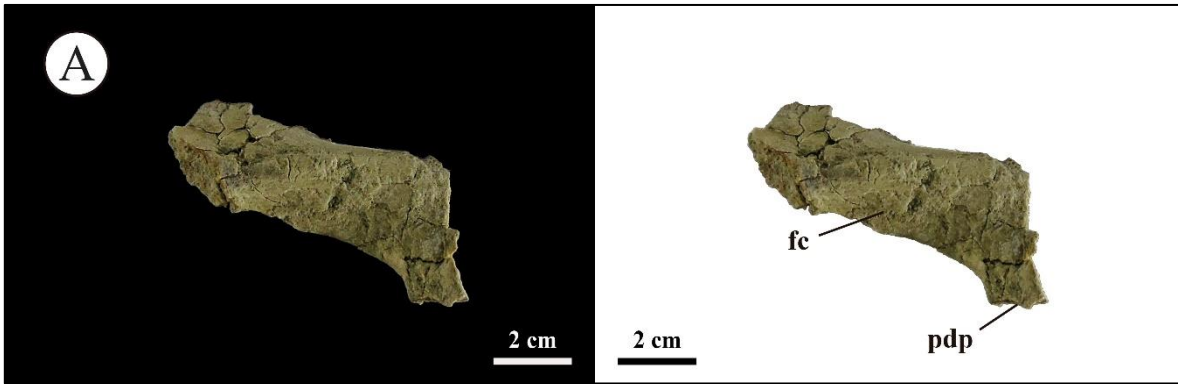


Figura IV.68. Fragmento del ilion izquierdo del holotipo de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290). A, vista lateral. Abreviaturas: pdp, pedúnculo púbico; fc, fosa *cuppedicus*. Escala equivalente a 2 cm.

4.6.7.2.2.2. Pubis

Originalmente, Agnolin *et al.* (2012) refieren que el holotipo de *Bonapartenykus ultimus* se encuentra constituido por un pubis izquierdo, y aunque grafican al pubis como derecho, se describe como izquierdo (Agnolin *et al.*, 2012). Aquí se se interpreta este elemento como un pubis derecho en función de las siguientes características: 1) distalmente, en la superficie medial, se observa una cresta que representa la sínfisis púbica. Esta surge proximalmente, desde su extremo caudal, y se dirige distalmente cerca del margen craneal para luego dirigirse distalmente en sentido caudal. Esta misma morfología se observa en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y en el alvarezsáurido recientemente publicado *Khulsanurus* (Averianov y Lopatin, 2022). 2) el proceso anterior del pie púbico es el más corto de los dos (Novas, 1997; Choiniere *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022), y no el anterior como declara Agnolin *et al.* (2012). 3) los ángulos entre los márgenes anteriores y posteriores del eje del pubis y los márgenes dorsales del proceso anterior y posterior indican que el proceso conservado en *Bonapartenykus* representa el proceso anterior del pie púbico. Cabe señalar que dichas comparaciones se efectuaron con *Patagonykus* y MPCN-PV 738, y que si bien no conservan los procesos en su totalidad, dichos ángulos son posibles de calcular. Por todo esto, remitimos este elemento como un pubis derecho y no izquierdo como interpretan Agnolin *et al.* (2012).

Se conserva un pubis derecho casi completo, careciendo de su superficie articular iliaca e isquiática, y del proceso posterior del pie púbico (Fig. IV.69). En general, el eje del pubis es largo y delgado, como se observa en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y MPCN-PV 738, y difiere de la condición en forma de varilla de los Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Hutchinson y Chiappe, 1998; Chiappe *et al.*, 2002, Xu *et al.*, 2010).

En sentido craneocaudal, el eje se encuentra ligeramente arqueado, con un margen anterior ligeramente recto a ligeramente convexo y un margen posterior cóncavo, mientras que caudalmente el eje es recto (Fig. IV.69). Esta condición difiere sutilmente de la observada en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y MPCN-PV 738, donde el eje es ligeramente convexo cranealmente y fuertemente arqueado caudalmente. A diferencia de lo mencionado por Agnolin *et al.* (2012), el eje se caracteriza por ser fuertemente sigmoide en vista craneal o caudal (Fig. IV.69). Esta característica se observa en todos los Patagonykinae (*e.g.*, *Bonapartenykus* y MPCN-PV 738). A pesar de que el extremo proximal no se conserva en su totalidad, la morfología de este elemento podría indicar una orientación posteroventral en función de la base del pedicelo ilíaco e isquiático que se conserva (ver Macaluso y Tschopp, 2018).

En sección transversal, el eje del pubis es ovoide (Fig. IV.69) como en *Patagonykus* y MPCN-PV 738, y difiere del eje subcircular de los Parvicursorinae (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Hutchinson y Chiappe, 1998; Chiappe *et al.*, 2002, Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022).

La superficie medial de la diáfisis de MPCA 1290 es cranealmente convexa, y caudalmente ligeramente cóncava. Distalmente, hay una pequeña cresta que discurre hacia el margen craneal que representa una sínfisis púbica reducida (Fig. IV.69), una plesiomorfía que también se observa en *Patagonykus* y MPCN-PV 738, pero que se encuentra ausente en la mayoría de las especies derivadas, a excepción de *Khulsanurus* (Novas, 1997; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022). La superficie lateral también es lisa, pero ligeramente convexa (Fig. IV.69) como en *Patagonykus* y MPCN-PV 738.

Distalmente, el eje púbico se expande craneocaudalmente, observando un pie púbico que solo conserva el proceso anterior (Fig. IV.69). En vista lateral, este proceso es corto y redondeado, similar al que se describe en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37).

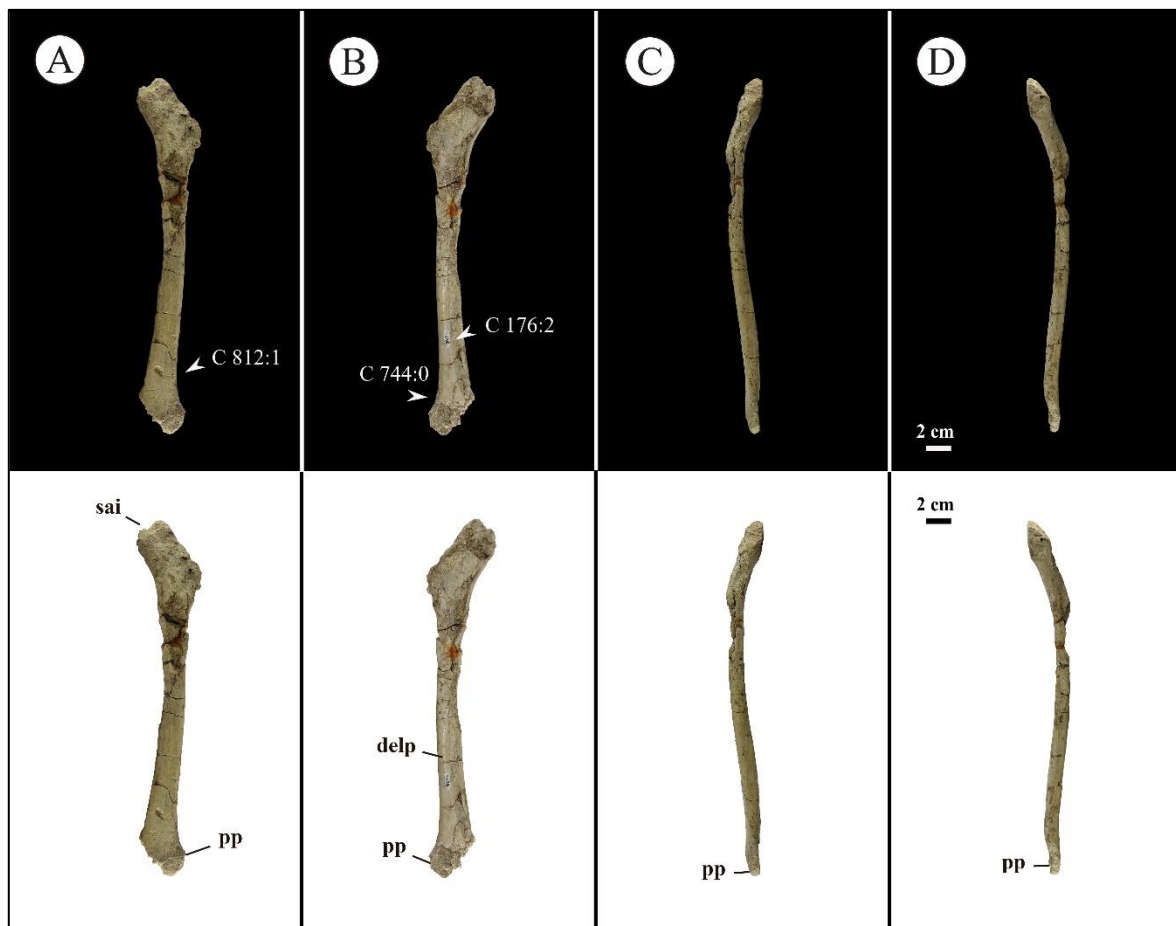


Figura IV.69. Pubis derecho del holotipo de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290). A, vista lateral; B, vista medial; C, vista craneal; D, vista caudal. Abreviaturas: sai, superficie articular del isquion; delp, sínfisis púbica; pp, pie púbico. Escala equivalente a 2 cm.

4.6.7.2.3. MIEMBRO POSTERIOR

4.6.7.2.3.1. Fémur

MPCA 1290 conserva un fémur izquierdo, que carece de su extremo proximal y distal (Fig. IV.70). La diáfisis está aplastada y deformada, pero conserva varios sectores que brindan información relevante (Fig. IV.70). Los alvarezsaurios *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019),

Haplocheirus (Choiniere *et al.*, 2010), *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018), *Tugulusaurus* (Rauhut y Xu, 2005) y probablemente *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), se caracterizan por tener un fémur largo y robusto, mientras que los Parvicursorinae (*e.g.*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*, *Xixianykus*, *Linhenykus*; Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010, 2013) poseen un fémur largo y esbelto. En función de las proporciones preservadas en el fémur de *Bonapartenykus*, éste habría sido corto y robusto, oscilando en un rango de 169-172 mm de longitud (Fig. IV.70). Lamentablemente, no se conserva la cabeza femoral, ni las porciones proximales de los trocánteres mayor y anterior (Fig. IV.70), por lo que es imposible conocer sus proyecciones proximales. No obstante, las bases de dichos trocánteres dejan en evidencia que éstos se encuentran separados entre sí por una hendidura profunda ubicada en la superficie lateral (Fig. IV.70). Esta morfología está presente en *Alvarezsaurus* (MUCPv-54) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), y ausente en *Shishugounykus* (IVPP V23567) y *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116), en donde el surco se produce sobre la superficie laterocraneal, por debajo del nivel ventral de la cabeza femoral. A diferencia de lo que mencionan Agnolin *et al.* (2012), este surco no se encuentra presente en *Xixianykus* (Xu *et al.*, 2010) ya que como ocurre en otros Parvicursorinae, el trocánter mayor y anterior se fusionan para formar la cresta trocantérica (Xu *et al.*, 2010; pg. 8). Además, la base preservada del trocánter anterior permite inferir que se habría orientado craneomedialmente, como ocurre el alvarezsaurio basal *Shishugounykus* (IVPP V23567), *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y probablemente en *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116).

En la superficie caudomedial, sobre su sector más proximal, se logra discernir una cresta baja que se desarrolla en sentido distal (Fig. IV.70). Esta pequeña cresta preservada se interpreta aquí como aquella que se extiende ventralmente desde el cuello femoral y que se prolonga distalmente para alcanzar el cuarto trocánter, también presente en *Shishugounykus*, *Alvarezsaurus*, y *Patagonykus* (Bonaparte, 1991; Novas, 1997; Qin *et al.*, 2019).

Por su parte, la superficie lateral es esencialmente convexa y ancha craneocaudalmente, probablemente como resultado del desarrollo del trocánter mayor y anterior (Fig. IV.70), aunque no tan expandido como sucede en *Shishugounykus* (IVPP

V23567), *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), y *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116). En este sentido, la diáfisis femoral está ligeramente comprimida lateromedialmente y tiene una sección transversal subcircular a nivel del cuarto trocánter (Fig. IV.70). Esta morfología difiere de la observada en *Alvarezsaurus* (Bonaparte, 1991), *Achillesaurus* (Martinelli y Vera, 2007). Distalmente, la diáfisis se vuelve elíptica, con la superficie caudal plana a ligeramente cóncava, mientras que las superficies craneal, medial y lateral son convexas. Además, se observa una pequeña concavidad rugosa en la porción proximal de la superficie lateral, la cual probablemente constituye la cicatriz para la inserción del *M. iliofemoralis externus* (Carrano y Hutchinson, 2002).

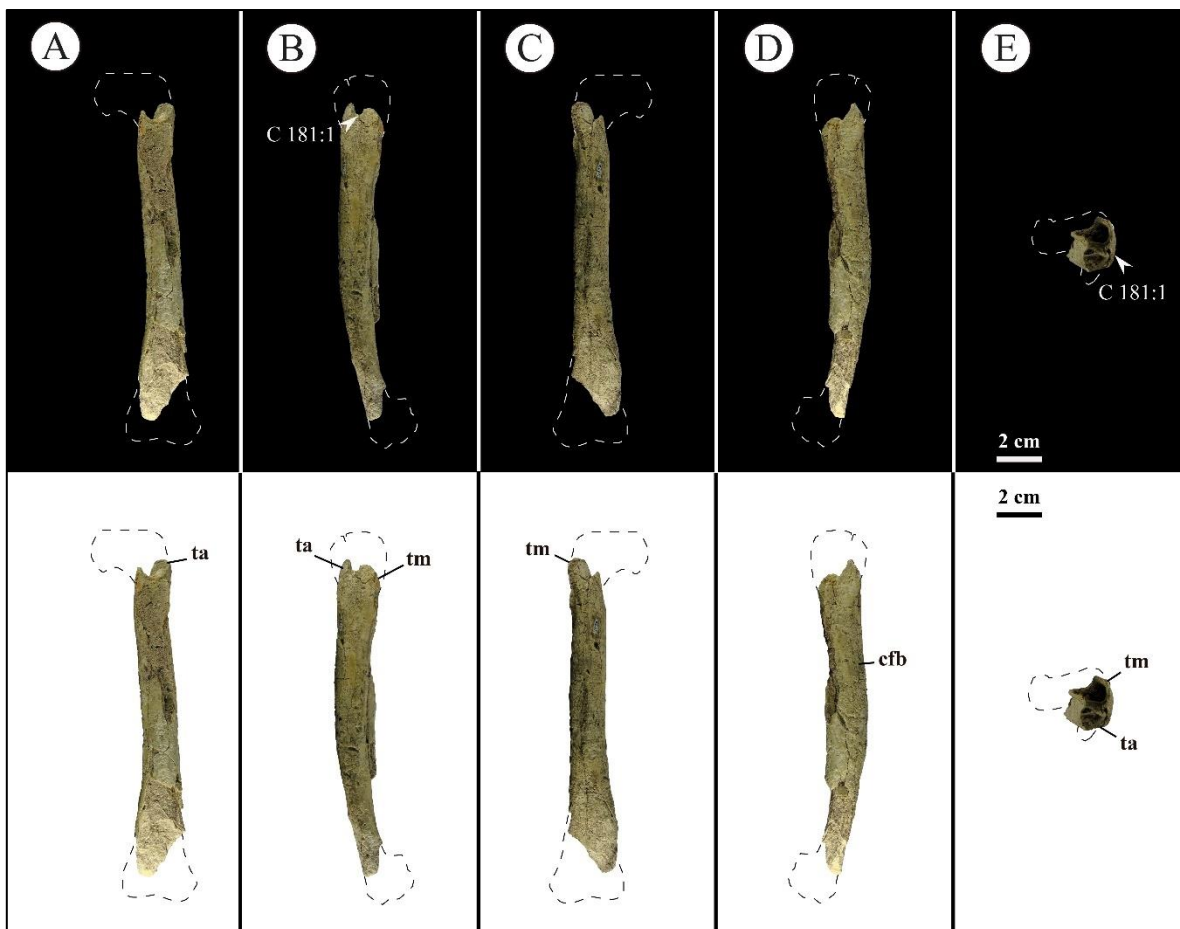


Figura IV.70. Fémur izquierdo del holotipo de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290). A, vista craneal; B, vista lateral; C, vista caudal; D, vista medial; E, vista proximal. Abreviaturas: ta, trocánter anterior; tm, trocánter mayor. Escala equivalente a 1 cm.

4.6.7.2.3.2. Tibia

El material tipo de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290) ha preservado una tibia izquierda parcial, que carece del extremo proximal y distal (Fig. IV.71). Este elemento se encuentra mal conservado y deformado (Fig. IV.71). La reconstrucción tentativa que se ofrece aquí, indica que este elemento era ligeramente más largo que el fémur, representando probablemente el 105-115% de la longitud total del mismo. Estas proporciones son similares a las observadas en *Bannykus* (IVPP V25026) y *Xiyunykus* (IVPP V22783).

Como se mencionó, la superficie articular está mal conservada y solo se observan las bases de los cóndilos fibular y posterior y de la cresta cnemial (Fig. IV.71). En este sentido, se puede inferir que la superficie articular proximal era robusta y expandida transversalmente, tal como sucede en Alvarezsauria (e.g., *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Xiyunykus*, *Tugulusaurus*, *Patagonykus*, *Mononykus*, *Parvicursor*, *Shuvuuia*, *Xixianykus*, *Linhenykus*; Perle *et al.*, 1994; Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Martinelli y Vera, 2007; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2010, 2013, 2018; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022).

Si bien la cresta cnemial no se encuentra completa, está orientada craneolateralmente tal como ocurre en todos los alvarezsaurios (Perle *et al.*, 1994; Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Martinelli y Vera, 2007; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2010, 2013, 2018; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022). En sentido longitudinal, la cresta cnemial es larga, teniendo casi el doble de la extensión observada en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), tal como ocurre en *Shishugounykus* (IVPP V23567), y distinguiéndose de la cresta cnemial relativamente corta de *Tugulusaurus* (IVPP V4025) y *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). Proximalmente, sobre la cara lateral, se observa una extensa superficie craneocaudalmente cóncava (Fig. IV.71). Esta superficie recuerda a aquella que separa lateralmente la cresta cnemial del cóndilo fibular, y es más similar a la morfología presente en las formas basales (e.g., *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Tugulusaurus*, *Xiyunykus*, *Patagonykus*; Novas, 1997; Rauhut y Xu, 2005; Choiniere, 2010; Qin *et al.*, 2019), aunque difiere de la condición profundamente cóncava en Parvicursorinae (Chiappe *et al.*, 2002; Averianov y Lopatin, 2022).

En vista caudal, se observan las bases de los cóndilos fibular y posterior (Fig. IV.71). Del cóndilo fibular se observa las bases craneal y caudal, aunque esta última es mucho más grande que la craneal (Fig. IV.71). Esta morfología recuerda a la de los alvarezsaurios basales, cuyo cóndilo se subdivide en una prominencia craneal y otra caudal voluminosa (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Tugulusaurus*, *Xiyunykus*, *Patagonykus*; Novas, 1997; Rauhut y Xu, 2005; Choiniere, 2010; Qin *et al.*, 2019). Respecto al cóndilo posterior, su base tiene forma triangular (Fig. IV.71) como ocurre en los especímenes mencionados anteriormente, y ambos cóndilos se encuentran separados por una superficie triangular, estrecha y levemente cóncava (Fig. IV.71).

Distal al cóndilo fibular se extiende longitudinalmente la cresta fibular (Fig. IV.71), y aunque este sector está bastante mal conservado y distorsionado, probablemente su extensión es similar a la condición observada en *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019).

Proximalmente, en sección transversal, la diáfisis parecería ser subtriangular, asemejándose a la condición descrita para *Patagonykus* (MCF-PVPH-37). Distalmente, el eje parecería ser elíptico en sección transversal, una característica común en otros alvarezsaurios.

El extremo más distal preservado, se encuentra comprimido craneocaudalmente, y expandido lateromedialmente (Fig. IV.71). Al igual que en otros alvarezsaurios, cranealmente hay un área extensa, cóncava y de contorno triangular, probablemente para recibir el proceso ascendente del astrágalo.



Figura IV.71. Tibia izquierda del holotipo de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290). A, vista caudal; B, vista lateral; C, vista craneal; D, vista medial. Abreviaturas: cext, cóndilo externo (cóndilo fibular); cint; cóndilo interno (cóndilo posterior); cf, cresta fibular. Escala equivalente a 6 cm.

4.7. Osteología de MPCN-PV 738

4.7.1. Paleontología Sistemática

Theropoda Marsh, 1881

Coelurosauria Huene, 1920

Alvarezsauria Bonaparte, 1991

Alvarezsauridae Bonaparte, 1991

Patagonykinae Agnolin, Powell, Novas, Kundrát, 2012

cf. *Bonapartenykus ultimus* Agnolin, Powell, Novas, Kundrát, 2012

4.7.2. Material

El material consiste en un fragmento de arco neural cervical medio (MPCN-PV 738.26); arco neural cervical medio casi completo (MPCN-PV 738.27); fragmento de un arco neural cervical (MPCN-PV 738.28); fragmento de un centro cervical (MPCN-PV 738.32); fragmento de un arco neural cervical (MPCN-PV 738.43); fragmento de arco neural de una vértebra cervical proximal (MPCN-PV 738.47); fragmento de postzigapófisis cervical (MPCN-PV 738.48); fragmento de postzigapófisis cervical (MPCN-PV 738.50); prezigapófisis cervical (MPCN-PV 738.51); fragmento de un arco neural de una vértebra cervical (MPCN-PV 738.52); fragmento de postzigapófisis cervical (MPCN-PV 738.55); dos arcos neurales cervico-dorsales casi completos (MPCN-PV 738.15-16); costilla dorsal casi completa (MPCN-PV 738.36); extremo proximal de una costilla dorsal (MPCN-PV 738.35); fragmento de postzigapófisis dorsal (MPCN-PV 738.49); dos centros sacros fusionados incompletos (MPCN-PV 738.14; anteriormente MGPIFD-GR 171); fragmento de una posible última vértebra sacra (MPCN-PV 738.31); centro de vértebra caudal (MPCN-PV 738.11); centro caudal proximal casi completo (MPCN-PV 738.10); prezigapófisis de vértebra caudal (MPCN-PV 738.9); centro vertebral caudal distal (MPCN-PV 738.12); vértebra caudal media casi completa (MPCN-PV 738.8); fragmento distal de un centro caudal (MPCN-PV 738.38); fragmento proximal de un centro caudal (MPCN-PV 738.37); centro caudal casi completo (MPCN-PV 738.29); fragmento distal de un centro caudal (MPCN-PV 738.30); fragmento distal de un centro caudal (MPCN-PV 738.40); arco neural de una vértebra caudal casi completo (MPCN-PV 738.58); extremo proximal de un chevrón (MPCN-PV 738.7); extremo proximal de una escápula izquierda (MPCN-PV 738.3; anteriormente MGPIFD-GR 184); coracoides izquierdo casi completo (MPCN-PV 738.2); pubis izquierdo parcial (MPCN-PV 738.4; MGPIFD-GR 194); fémur derecho casi completo (MPCN-PV 738.1; antes MEdPyG 177); extremo proximal de un fíbula derecha (MPCN-PV 738.13); fragmento de tibia derecha (MPCN-PV 738.24); extremo distal de un metatarsal I (MPCN-PV 738.6); extremo proximal, medio y distal de un metatarsal izquierdo II (MPCN-PV 738.5); fragmento de un metatarsal derecho III

(MPCN-PV 738.25); fragmento de un metatarsal izquierdo III (MPCN-PV 738.34); fragmento de un metatarsal izquierdo III (MPCN-PV 738.33); falange pedal izquierda III-2 (MPCN-PV 738.18); falange pedal derecha IV-3 (MPCN-PV 738.19); falange pedal derecha IV-4 (MPCN-PV 738.21); falange pedal izquierda IV-2 (MPCN-PV 738.23); falange pedal izquierda IV-4 (MPCN-PV 738.20); fragmento proximal de una falange pedal derecha III-1 (MPCN-PV 738.22); fragmento proximal de una falange no ungueal indeterminada del pie (MPCN-PV 738.39); fragmento proximal de una falange no ungueal indeterminada del pie (MPCN-PV 738.41); fragmento de una falange no ungueal indeterminada del pie (MPCN-PV 738.17); falange ungueal pedal IV casi completa (MPCN-PV 738.44); falange ungueal pedal III casi completa (MPCN-PV 738.45); falange ungueal pedal II (MPCN-PV 738.46); fragmento proximal de falange ungueal indeterminada del pie (MPCN-PV 738.54); y varios fragmentos indeterminados.

4.7.3. Localidad y horizonte

Cantera “Arriagada III” (39°25’55” S; 67°17’40” O), en la localidad Salitral Ojo de Agua, provincia de Río Negro, Argentina. Esta cantera tiene una superficie reducida (no más de 30-40m², Salgado, com. pers.), y corresponde a sedimentos de la Formación Allen (Campaniano tardío- Maastrichtiano temprano; Salgado *et al.*, 2007b) (ver Capítulo II).

4.7.4. Reseña histórica

Como se vio, Jaime Powell (1992) fue el primero en registrar restos de pequeños terópodos en la localidad de Salitral Ojo de Agua (SOA), en niveles correspondientes a la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano). Estos restos osteológicos se asociaron con huevos y cáscaras de huevo asignados tanto a saurópodos titanosaurios como a Theropoda. Entre el material oológico, Powell (op. cit.) reportó numerosas cáscaras de huevo de terópodos y dos huevos parciales de un tipo caracterizado por cáscara de huevo delgada y ornamentación externa que consiste en crestas bajas y cortas.

En 2006, Agnolin y colaboradores describieron brevemente una serie de restos de alvarezsáuridos colectados por J.E. Powell en SOA a finales de la década de 1980 (presumiblemente parte de estos materiales son los mismos que menciona Powell en 1992).

Seis años después, estos restos fueron la base para erigir la especie de alvarezsáurido *Bonapartenykus ultimus* (Agnolin *et al.*, 2012).

En 2003 y 2004, Leonardo Salgado y Rodolfo Coria realizaron viajes de campo a SOA, comprendiendo algunos de los sitios fosilíferos originales de Powell, incluida la cantera que brindó los pequeños huesos de terópodos y cáscaras de huevo mencionados en 1992. Estas salidas de campo dieron como resultado abundantes huesos y huevos de dinosaurios, y parte del material oológico proviene del sitio “Arriagada III” que había sido explorado por Powell a fines de los 80’s (Salgado *et al.*, 2007c; Paulina Carabajal y Salgado, 2007; Coria *et al.*, 2007). Es de destacar que el espécimen estudiado por Coria *et al.* (2007; MEPyG 177) fue posteriormente referido a *Bonapartenykus* por Agnolin *et al.* (2012). De la cantera “Arriagada III”, Salgado *et al.* (2009) describieron huesos de pequeños terópodos, asignándolos a Alvarezsauridae bajo el número de colección MGPIFD-GR 166/194. En la misma publicación se menciona por primera vez la íntima asociación entre los huesos de alvarezsaurios y las cáscaras de huevo. Además, otros materiales fragmentarios de alvarezsáuridos procedentes de la cantera “Arriagada III” fueron comunicados por Juárez Valieri *et al.* (2015). En resumen, los materiales de alvarezsáuridos estudiados por Agnolin *et al.* (2006, 2012), Coria *et al.* (2007), Salgado *et al.* (2009) y Juárez Valieri *et al.* (2015), todos provienen de la misma cantera (los de Salgado *et al.* y Juárez Valieri con total certeza, Salgado com. pers.) y, presumiblemente, del mismo nivel (egg level 2), y se encuentran depositados en el Museo Patagónico de Ciencias Naturales de General Roca bajo el número de colección MPCN-PV 738, con excepción del holotipo de *Bonapartenykus* que se encuentra depositado en el Museo Provincial “Carlos Ameghino” de Cipolletti (MPCA 1290).

4.7.5. Asignación taxonómica de Salgado *et al.* (2009)

Originalmente, los materiales reunidos como MPCN-PV 738 fueron asignados a Alvarezsauridae sobre la base de los siguientes caracteres: epipófisis de las vértebras cervicales que no superan el margen caudal de las postzigapófisis; centros de vértebras caudales fuertemente comprimidas transversalmente; y centros vertebrales caudales procélicos.

4.7.6. Asignación taxonómica revisada

Los materiales exhiben caracteres que permiten su asignación a Alvarezsauridae: vértebras cervicales con espinas neurales craneocaudalmente cortas y dorsoventralmente bajas; última vértebra sacra procélica con un centro comprimido transversalmente y con una quilla aguda ventralmente; vértebras caudales procélicas y fuertemente comprimidas transversalmente; coracoides sin tubérculo bicipital; cavidad glenoidea orientada laterocaudalmente; sínfisis púbica reducida a una pequeña cresta; pubis con un extremo proximal fuertemente comprimido lateralmente y diáfisis del MT III se sección subtriangular (Novas, 1996, 1997; Chiappe *et al.*, 2002). Dentro de Alvarezsauridae, parte del material muestra sinapomorfías inequívocas de Patagonykinae (MPCN-PV 738.2): la presencia de una cresta longitudinal en la superficie lateral del coracoides; mitad ventral del coracoides fuertemente vermiculada; mitad ventral del coracoides desviada medialmente (Agnolin *et al.*, 2012). Algunos especímenes (MPCN-PV 738.2-3-49) exhiben algunas autapomorfías de *Bonapartenykus ultimus*: porción ventral del coracoides decorada con delicados pero profusos surcos (convergentes con *Xixianykus*); escapulocoracoides fusionados (convergentes con *Ceratonykus*); escápula con muesca ancha en el margen caudal del hueso (Agnolin *et al.*, 2012). Sin embargo, otros materiales muestran ligeras variaciones con respecto al holotipo de *Bonapartenykus ultimus*. De esta manera, y hasta tanto se colecten materiales más completos y articulados que permitan confirmar que en el sitio no existe más de una especie de alvarezsáurido, se asigna el conjunto de materiales MPCN-PV 738 como cf. *Bonapartenykus ultimus*.

4.7.7. Descripción del lote MPCN-PV 738

4.7.7.1. ESQUELETO AXIAL

4.7.7.1.1. Vértebras cervicales

El espécimen MPCN-PV 738 incluye seis arcos neurales, dos de ellos parcialmente completos (MPCN-PV 738.26 y MPCN-PV 738.27). El elemento MPCN-PV 738.26 carece de ambas postzigapófisis, la prezigapófisis izquierda, gran porción de ambos procesos transversos, la mayor parte de la espina neural, y la base del arco neural. En cuanto a

MPCN-PV 738.27, este elemento carece del proceso transversal izquierdo, porción de la prezigapófisis izquierda, postzigapófisis derecha, y una pequeña porción anterior de la espina neural. De los cuatro arcos neurales restantes, dos de ellos son los más completos, conservando la mitad lateral del arco neural (MPCN-PV738.28 es significativamente mayor que MPCN-PV 738.47). En este sentido, MPCN-PV 738.28 carece de la mitad lateral izquierda, postzigapófisis derecha y parte del proceso transversal derecho, mientras que MPCN-PV 738.47, carece de la mitad lateral derecha. MPCN-PV 738.43 y MPCN-PV 738.52 son fragmentos de arco neural que no aportan información adicional dado su mal estado de conservación. También se conserva un fragmento de un centro (MPCN-PV 738.32), una prezigapófisis (MPCN-PV 738.51) y tres fragmentos de postzigapófisis (MPCN-PV 738.48, MPCN-PV 738.50 y MPCN-PV 738.55).

El arco neural de MPCN-PV 738.47 probablemente representa una vértebra cervical anterior sobre la base de su morfología general, es decir, en función de su longitud craneocaudal, altura dorsoventral, forma y disposición de las pre- y postzigapófisis (Fig. IV.72). Respecto a las vértebras cervicales medias-posteriores, probablemente se encuentren representadas por los elementos MPCN-PV 738.26, MPCN-PV 738.28, MPCN-PV 738.32, MPCN-PV 738.51, MPCN-PV 738.48, MPCN-PV 738.50 y MPCN-PV 738.55. En cuanto al elemento MPCN-PV 738.27 representa a un elemento que corresponde a la serie posterior en base a su morfología general.

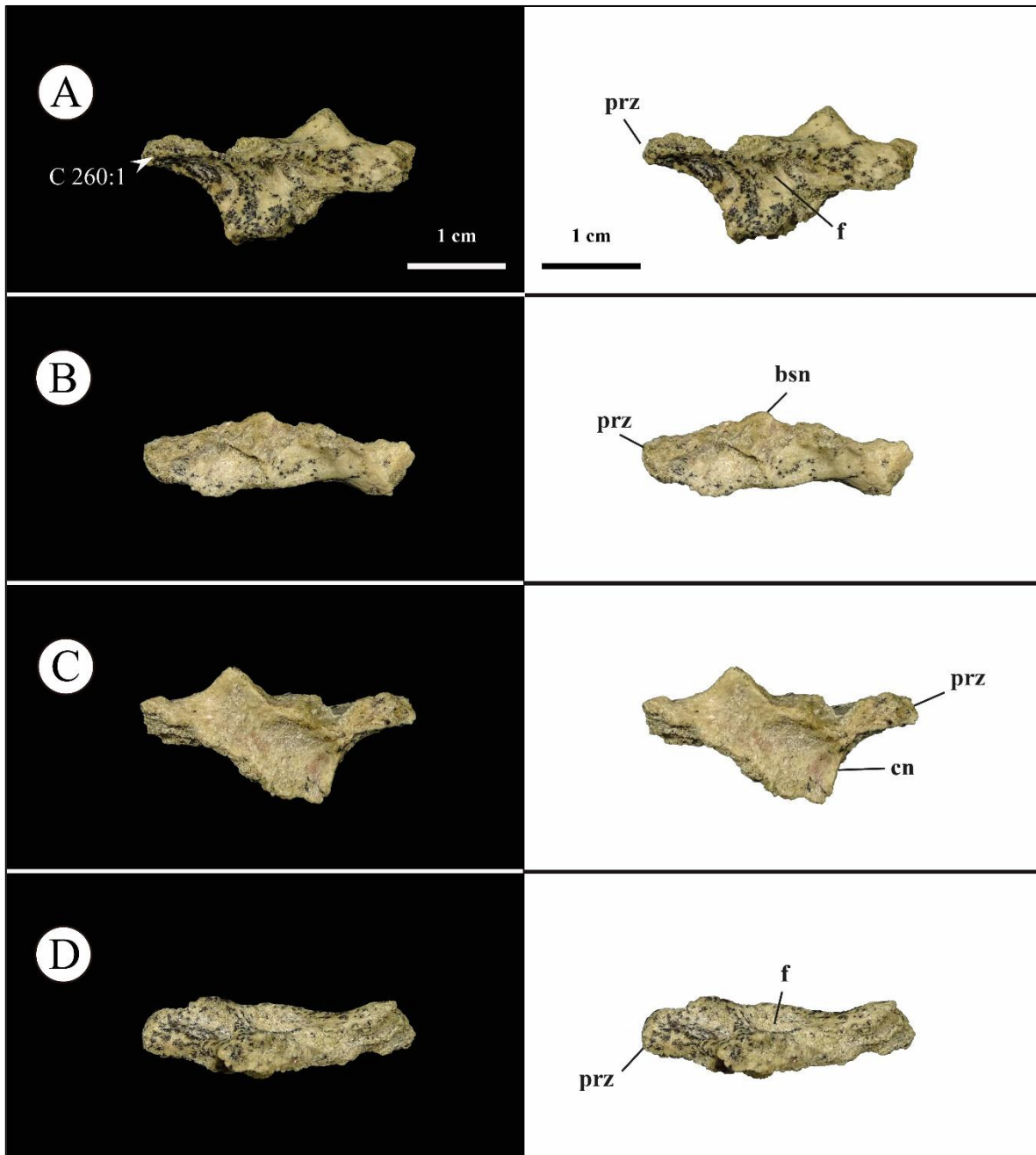


Figura IV.72. Vértebra cervical anterior MPCN-PV 738.47. A, vista lateral; B, vista dorsal; C, vista medial; D, vista ventral. Abreviatura: f, fosa; bsn, base de la espina neural; cn, canal neural; prz, prezigapófisis. Escala equivalente a 1 cm.

El elemento MPCN-PV 738.47 es largo craneocaudalmente, estrecho lateromedialmente y bajo dorsoventralmente. La prezigapófisis es craneocaudalmente larga, y lateromedialmente estrecha, con su superficie articular plana y orientada

craneomedialmente, tal como se observa en otros alvarezsaurios (Bonaparte, 1991; Perle *et al.*, 1994; Novas, 1996, 1997; Chiappe *et al.*, 1998, 2002; Alifanov y Barsbold, 2009; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2011, 2013; Choiniere *et al.*, 2013; Lü *et al.*, 2018; Xu *et al.*, 2018; Lee *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2021). Esta condición difiere de las superficies articulares convexas y orientadas dorsalmente presentes en la mayoría de los celurosaurios (Gauthier, 1986; Rauhut, 2003b). Si bien la postzigapófisis no se encuentra preservada completamente, su morfología general indicaría que la faceta articular está orientada lateroventralmente. A pesar de que la espina neural no se encuentra preservada, las bases de las láminas espinoprezigapofiseal (sprl) y espinopostzigapofiseal (spol), indicarían que la espina neural es corta anteroposteriormente y probablemente situada en el centro del arco neural, como ocurre con *Haplocheirus* (Choiniere, 2010), *Aorun* (Choiniere *et al.*, 2013), *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018), *Alvarezsaurus* (Bonaparte, 1991; Chiappe *et al.*, 2002), y *Shuvuuia* (Chiappe *et al.*, 2002). En vista lateral, la postzigapófisis se eleva apenas dorsalmente con respecto a la prezigapófisis. Todas estas características podrían dar una idea sobre su posición dentro de la serie cervical, refiriéndola tentativamente como una cervical dentro del sector 3-5 de la serie. El canal neural es alto en comparación con el arco neural, lo que también se observa en los alvarezsaurios basales (*e.g.*, *Aorun* y *Haplocheirus*; Choiniere, 2010). Además, en vista craneal, la prezigapófisis se desarrolla por encima del nivel del canal neural, mientras que la postzigapófisis se desarrolla por debajo del nivel del canal neural (Fig. IV.72). El sistema de láminas y fosas están bien desarrollados, a diferencia de los alvarezsáuridos derivados (Chiappe *et al.*, 2002). Lateralmente y desde la base de la postzigapófisis se extiende la lámina postzigodiapofisial (podl), que la vincula con la diapófisis (Fig. IV.72). Ventralmente a esta lámina se halla la lámina centrodiapofisial (cdl), que delimita de manera posterior la fosa prezigapofisial-centrodiapofisial (prcdf), y de manera anterior a la fosa postzigapofisial-centrodiapofisial (pocdf). La fosa prezigapofisial-centrodiapofisial se encuentra fuertemente excavada en sentido caudomedial, estando delimitada anteriormente por la lámina prezigoparapofisial (prpl), posteriormente por la lámina centrodiapofisial, y dorsalmente por la lámina prezigodiapofisial (prdl). Respecto a la fosa postzigapofisial-centrodiapofisial, la misma se encuentra delimitada anteriormente por la lámina centrodiapofisial, y posterodorsalmente por lámina postzigodiapofisial. Esta pequeña fosa,

fuertemente excavada en sentido craneomedial, se encuentra dividida en dos fosas por una pequeña lámina subdesarrollada orientada en sentido dorsoventralmente.

Los arcos neurales de las vértebras cervicales medias a posteriores son alargados anteroposteriormente en comparación con las vértebras cervicales distales. En otros alvarezsaurios tales como *Alvarezsaurus*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Ceratomykus*, *Haplocheirus*, *Linhenykus* y *Khulsanurus*, las cervicales medias a posteriores (elementos 5-7) son claramente los elementos más largos de la serie cervical (Bonaparte, 1991, Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 1998, 2002; Alifanov y Barsbold, 2009; Choiniere, 2010; Xu *et al.*, 2011, 2013; Averianov y Lopatin, 2021). Esta condición también se encuentra en los ornitomimosaurios (Osmólska *et al.*, 1972; Kobayashi y Lü, 2003; Kobayashi, 2004), dromaeosáuridos (Ostrom, 1969; Xu, 2002; Burnham, 2004), unenlagiinos (Gianechini *et al.*, 2018), paravianos (Xu y Norell, 2004; Wellnhofer, 1974; Pei *et al.*, 2014, 2017), y Avialae (Wellnhofer, 1974, Chiappe y Walker, 2002). Las prezigapófisis y las postzigapófisis se reducen de tamaño progresivamente a lo largo de la secuencia cervical, tal como ocurre en otros alvarezsaurios (Bonaparte, 1991; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere, 2010; Averianov y Lopatin, 2021). Los elementos más posteriores muestran prezigapófisis y postzigapófisis que son tan largas craneocaudalmente como anchas lateromedialmente. Las epipófisis se encuentran bien desarrolladas en la superficie dorsal de las postzigapófisis a lo largo del margen laterocraneal, tal como se menciona para *Haplocheirus* (Choiniere, 2010). A lo largo del borde craneomedial de las postzigapófisis se desarrolla un pequeño reborde que se orienta en sentido caudoventral. Esta característica no se conoce que ocurra en otros alvarezsaurios. En cuanto a los procesos transversos, aquellos interpretados aquí como pertenecientes a la serie cervical media, se proyectan laterocaudalmente; mientras que aquellos que pertenecen a la serie cervical posterior se proyectan laterodorsalmente como ocurre en *Haplocheirus* (Choiniere, 2010) y *Khulsanurus* (Averianov y Lopatin, 2021). Las espinas neurales se reducen de tamaño progresivamente, volviéndose más cortas anteroposteriormente, robustas lateromedialmente, y orientadas verticalmente. Respecto a los canales neurales, estos son tan anchos lateromedialmente como altos dorsoventralmente, y poseen un contorno subcircular.

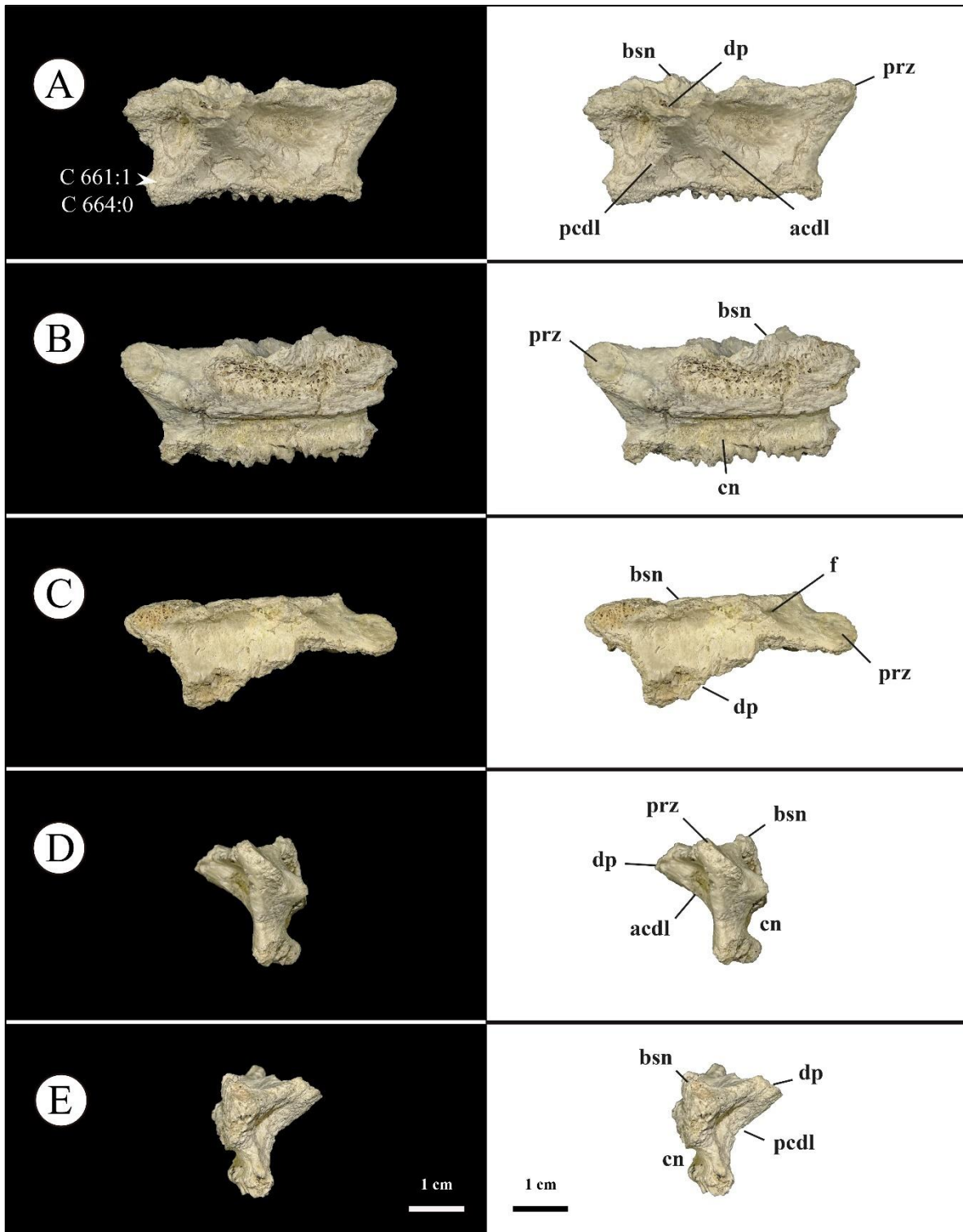


Figura IV.73. Vértebra cervical media-posterior del espécimen MPCN-PV 738.28. A, vista lateral; B, vista medial; C, vista dorsal; D, vista craneal; E, vista caudal. Abreviatura: f, fosa; bsn, base de la

espinas neurales; cn, canal neural; dp; diapófisis; prz, prezigapófisis; acdl, lámina centrodiapofisial anterior; pcdl, lámina centrodiapofisial posterior. Escala equivalente a 1 cm.

En las cervicales medias a posteriores, la fosa postzigapofisial-centrodiapofisial, que se desarrolla posteriormente a la lámina centrodiapofisial posterior (=fosa infrapostzigapofisial; Salgado *et al.*, 2009), se vuelve cada vez más profunda y disminuye de tamaño a lo largo de la serie. Distalmente en la serie, la lámina centrodiapofisial posterior se proyecta caudoventralmente, mientras que la lámina centrodiapofisial anterior se proyecta craneoventralmente. Ambas láminas se unen dorsalmente contactando de manera ventral a los procesos transversos, en un ángulo cada vez más agudo. La fosa centrodiapofisial pasa de ser ancha craneocaudalmente y ligeramente excavada a estrecha craneocaudalmente y profundamente excavada a lo largo de la serie. Respecto a la fosa prezigapofisial-centrodiapofisial, ésta se vuelve cada vez más estrecha craneocaudalmente y profundamente excavada a lo largo de la serie. En las vértebras medias, esta fosa se encuentra delimitada posteriormente por la lámina centrodiapofisial anterior, y dorsalmente por la lámina prezigodiapofisial, mientras que, en las vértebras cervicales posteriores, dicha fosa se encuentra delimitada anteriormente por la lámina centroprezigapofisial (cpl), de manera posterior por la lámina centrodiapofisial anterior, y dorsalmente por la lámina prezigodiapofisial.

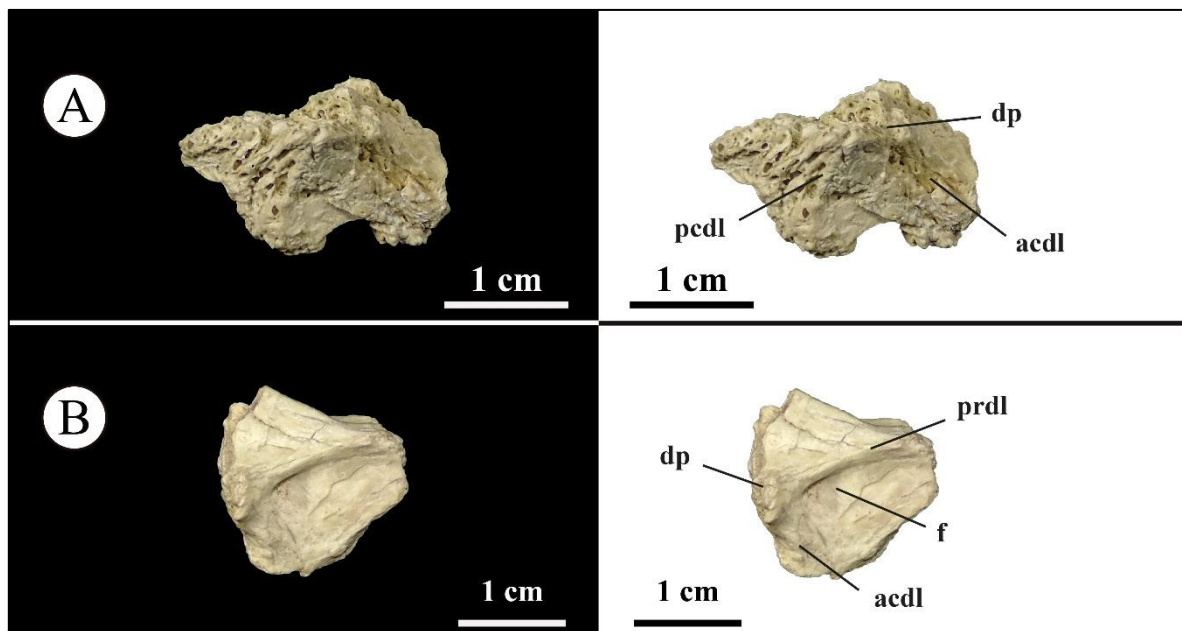


Figura IV.74. Vértebra cervical media-posterior del espécimen MPCN-PV 738. A, MPCN-PV 738.52 en vista lateral; y B, MPCN-PV 738.43 en vista lateral. Abreviatura: f, fosa; dp, diapófisis; acdl, lámina centrodiapofisial anterior; pcdl, lámina centrodiapofisial posterior; prdl, lámina prezigodiapofisial. Escala equivalente a 1 cm.

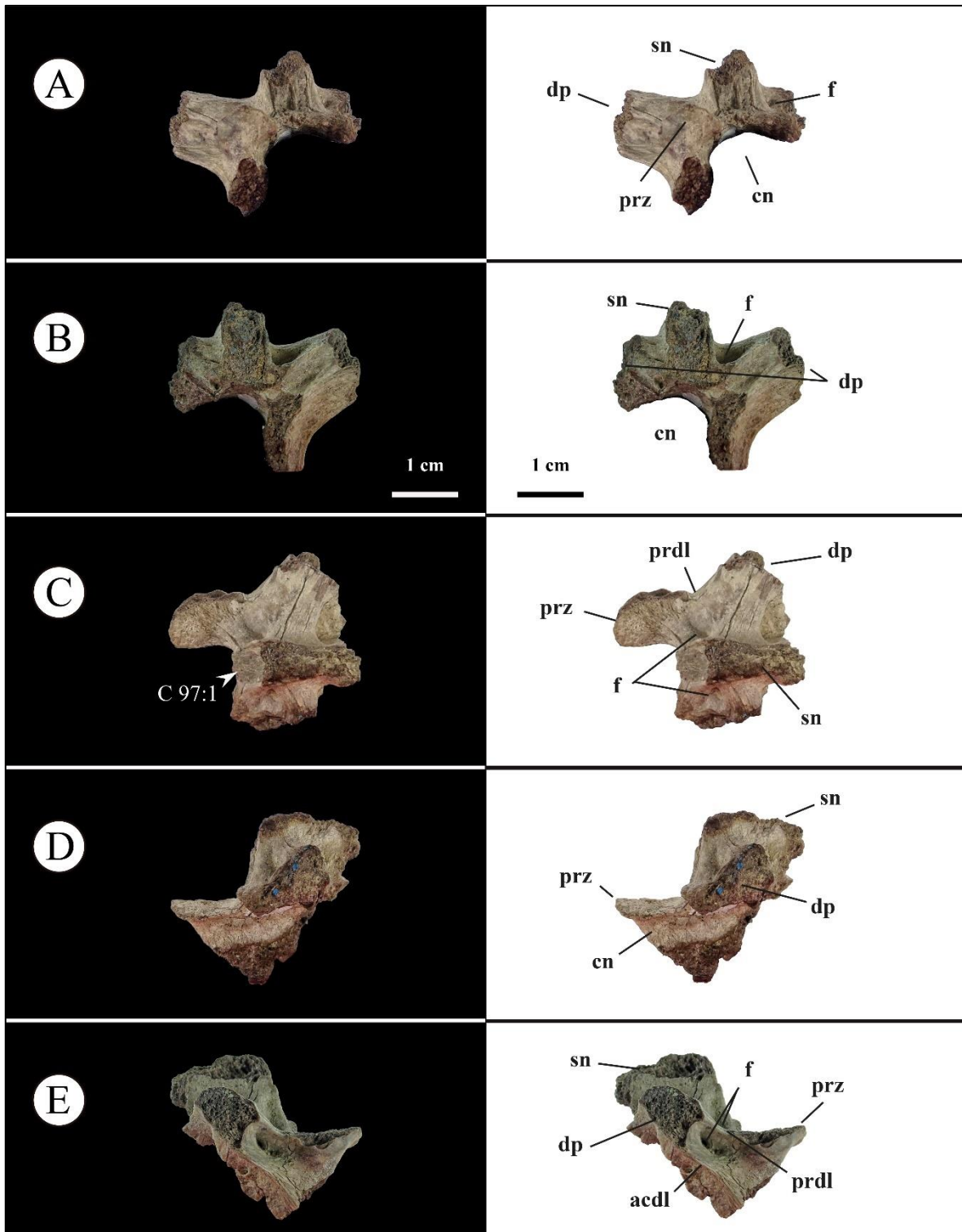


Figura IV.75. Vértebra cervical media-posterior del espécimen MPCN-PV 738.26. A, vista craneal; B, vista caudal; C, vista dorsal; D, vista lateral izquierdo; E, vista lateral derecho. Abreviatura: f, fosa; cn, canal neural; dp, diapófisis; sn, espina neural; prz, prezigapófisis; acdl, lámina

centrodiapofisial anterior; pcdl, lámina centrodiapofisial posterior; prdl, lámina prezigodiapofisial. Escala equivalente a 1 cm.

A lo largo de la serie, la lámina prezigodiapofisial se acorta, mientras que la lámina postzigodiapofisial está bien desarrollada como resultado de la proyección laterodorsal del proceso transversal y el ascenso de la diapofisis (Fig. IV.72-78).

En vista dorsal, los procesos transversales de los arcos neurales aquí interpretados como anteriores, poseen una fosa espinodiapofisial fuertemente cóncava que recorre toda su longitud. No obstante, en las vértebras medias se observa el desarrollo prominente de la lámina espinodiapofisial, separando dos fosas, la fosa espinodiapofisial anterior y la posterior. Sin embargo, en los arcos interpretados como vértebras cervicales posteriores, dicha lámina se reduce de tal forma que es casi vestigial en comparación con la sección media del cuello.

MPCN-PV 738.32 es un fragmento de un centro cervical al que le falta su mitad dorsal. Este elemento es opistocélico, una condición común entre Alvarezsauridae, pero que difiere de los alvarezsaurios basales tales como *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010).

En vista lateral, la superficie ventral del centro tiene un ángulo caudoventral, con las superficies articulares inclinadas craneodorsalmente y caudoventralmente, respectivamente, indicando que es un elemento anterior de la serie cervical. Esta característica es típica de los centros cervicales anteriores de los terópodos (Makovicky *et al.*, 2004; Choiniere, 2010). La superficie ventral del centro es cóncava, y tiene un surco bien pronunciado que se extiende en sentido craneocaudal, siendo ancho transversalmente, el cual se encuentra flanqueado por dos pequeñas crestas laterales. En el extremo craneal de la superficie ventral del centro se observan dos protuberancias colocadas lateralmente que forman los procesos carotídeos. Estos se encuentran separados por el surco anteriormente descrito. El centro está fuertemente comprimido transversalmente en su longitud media (Fig. IV.77). La porción dorsal del centro revela cámaras neumáticas internas bilateralmente simétricas (Fig. IV.77).

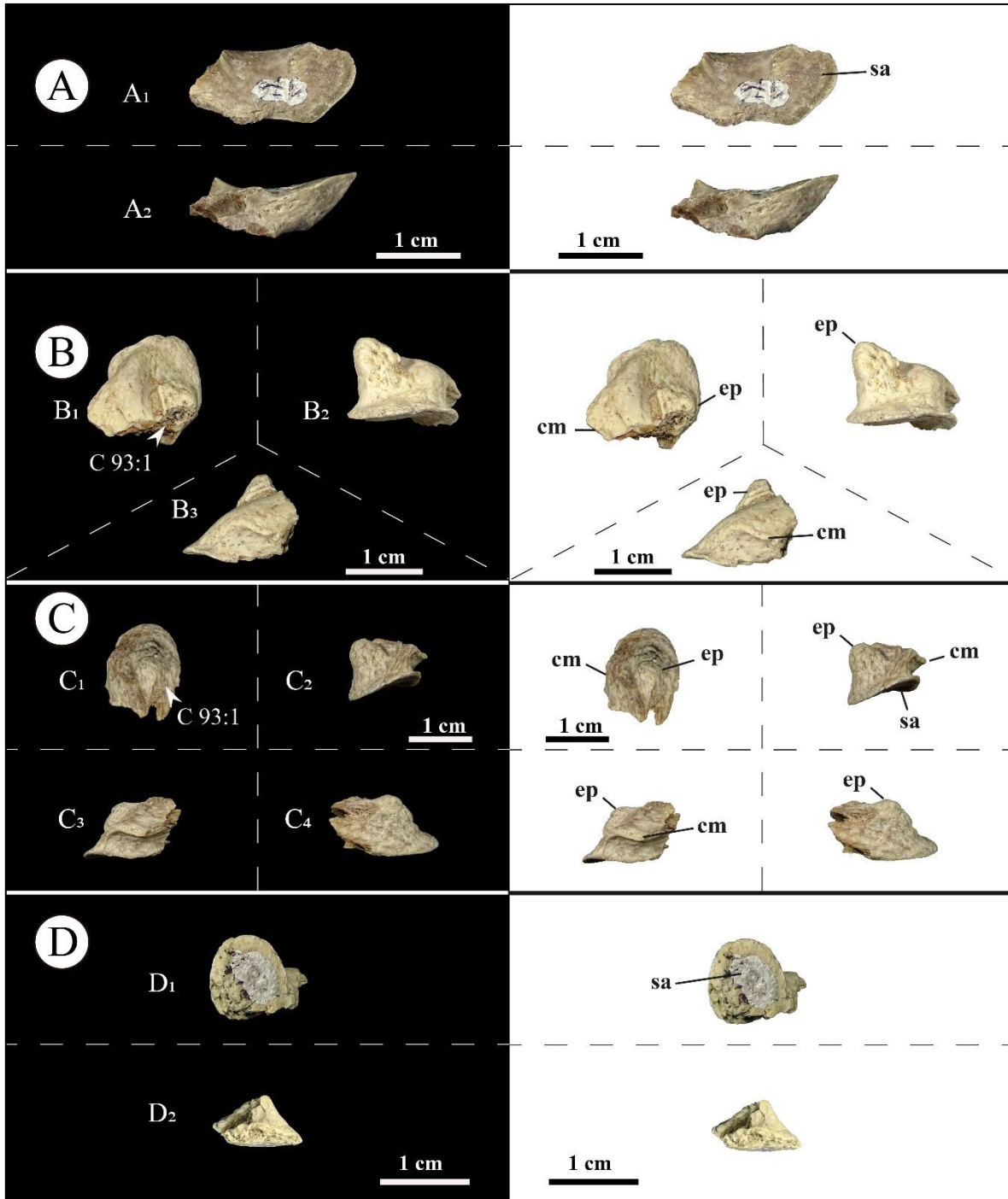


Figura IV.76. Fragmentos de elementos de vértebras cervicales medias-posteriores del lote de materiales MPCN-PV 738. A, MPCN-PV 738.51 en vista dorsal (A1) y lateral (A2); B, MPCN-PV 738.50 en vista dorsal (B1), caudal (B2) y medial (B3); C, MPCN-PV 738.48 en vista dorsal (C1), caudal (C2), medial (C3), y lateral (C4); D, MPCN-PV 738.55 en vista ventral (D1) y medial (D2). Abreviatura: ep, epipófisis; sa, superficie articular; cm, cresta medial. Escala equivalente a 1 cm.

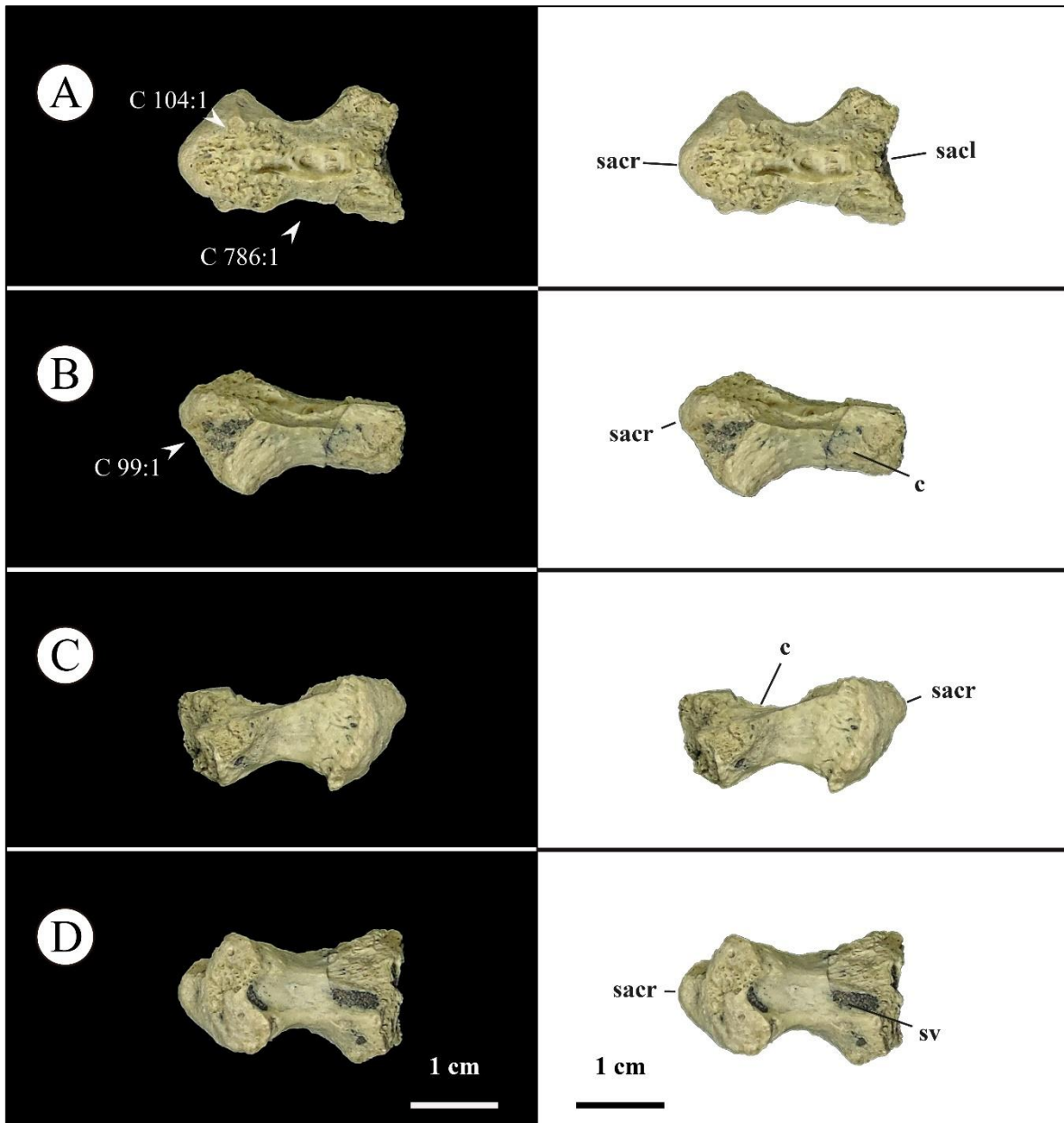


Figura IV.77. Vértebra cervical media-posterior del espécimen MPCN-PV 738.32. A, vista dorsal; B, vista lateral izquierdo, C, vista lateral derecho; y D, vista ventral. Abreviatura: c, centro; sacr, superficie articular craneal; cacl, superficie articular caudal. Escala equivalente a 1 cm.

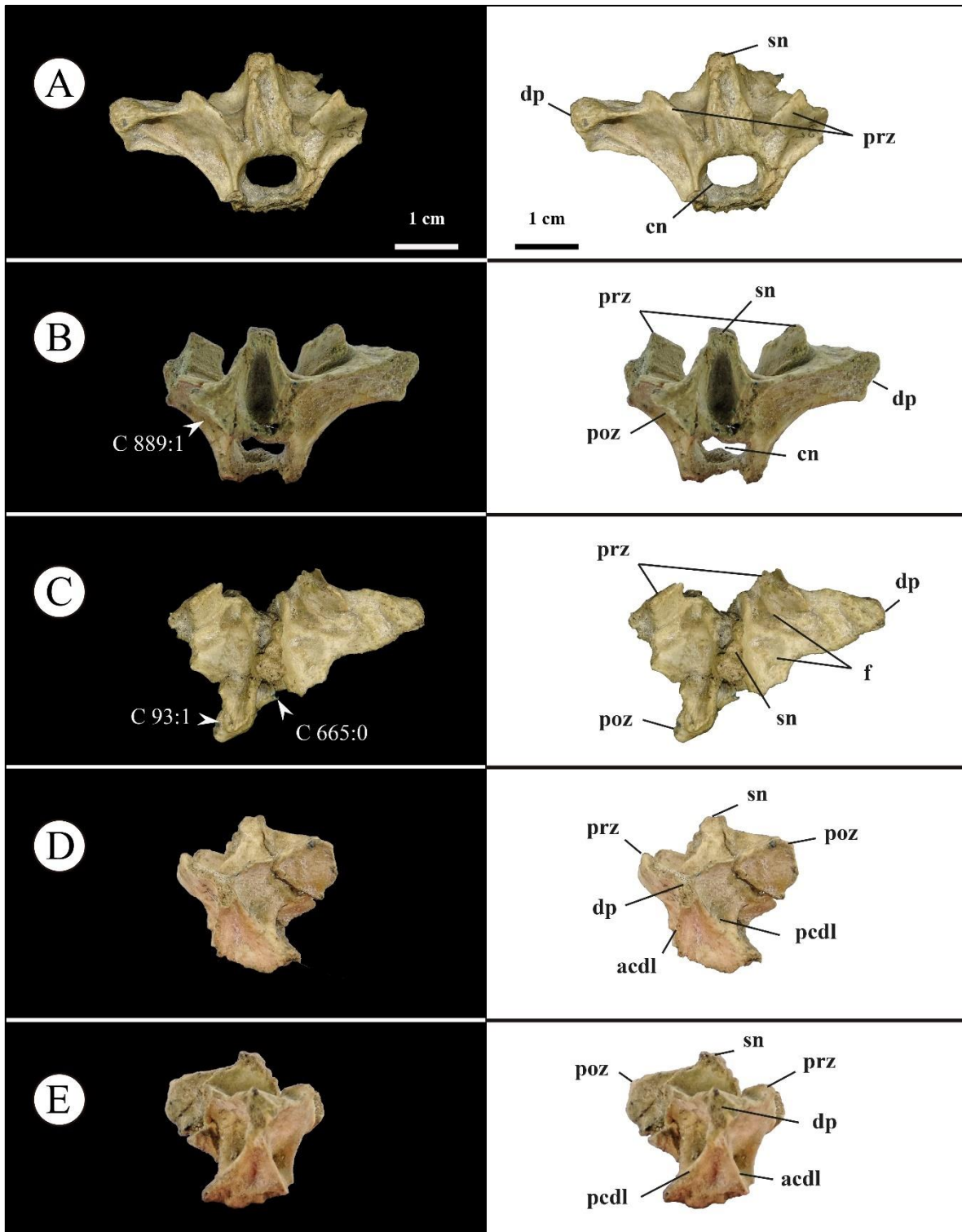


Figura IV.78. Vértebra cervical posterior del espécimen MPCN-PV 738.27. A, vista craneal; B, vista caudal; C, vista dorsal; D, vista lateral izquierda; E, vista lateral derecha. Abreviatura: cn, canal neural; dp, diapófisis; prz, prezigapófisis; poz, pozigapófisis; sn, espina neural; acdl, lámina

centrodiapofisial anterior; pcdl, lámina centrodiapofisial posterior; prdl, lámina prezigodiapofisial. Escala equivalente a 1 cm.

4.7.7.1.2. Vértebras dorsales

La serie dorsal se conoce a partir de los elementos MPCN-PV 738.15 y MPCN-PV 738.16, que solo conservan el arco neural parcialmente completo. Aquí se consideran ambos elementos como pertenecientes a la transición cérvico-dorsal, a partir de la morfología de los elementos que se conocen de este sector para Parvicursorinae (e.g., *Mononykus*, *Parvicursor*; Chiappe *et al.*, 2002; Averianov y Lopatin, 2022). Los arcos neurales son muy altos en comparación con su longitud craneocaudal, con una relación de 1,6. Esta relación es semejante a la que se observa en *Mononykus* y *Parvicursor* (Chiappe *et al.*, 2002; Averianov y Lopatin, 2022).

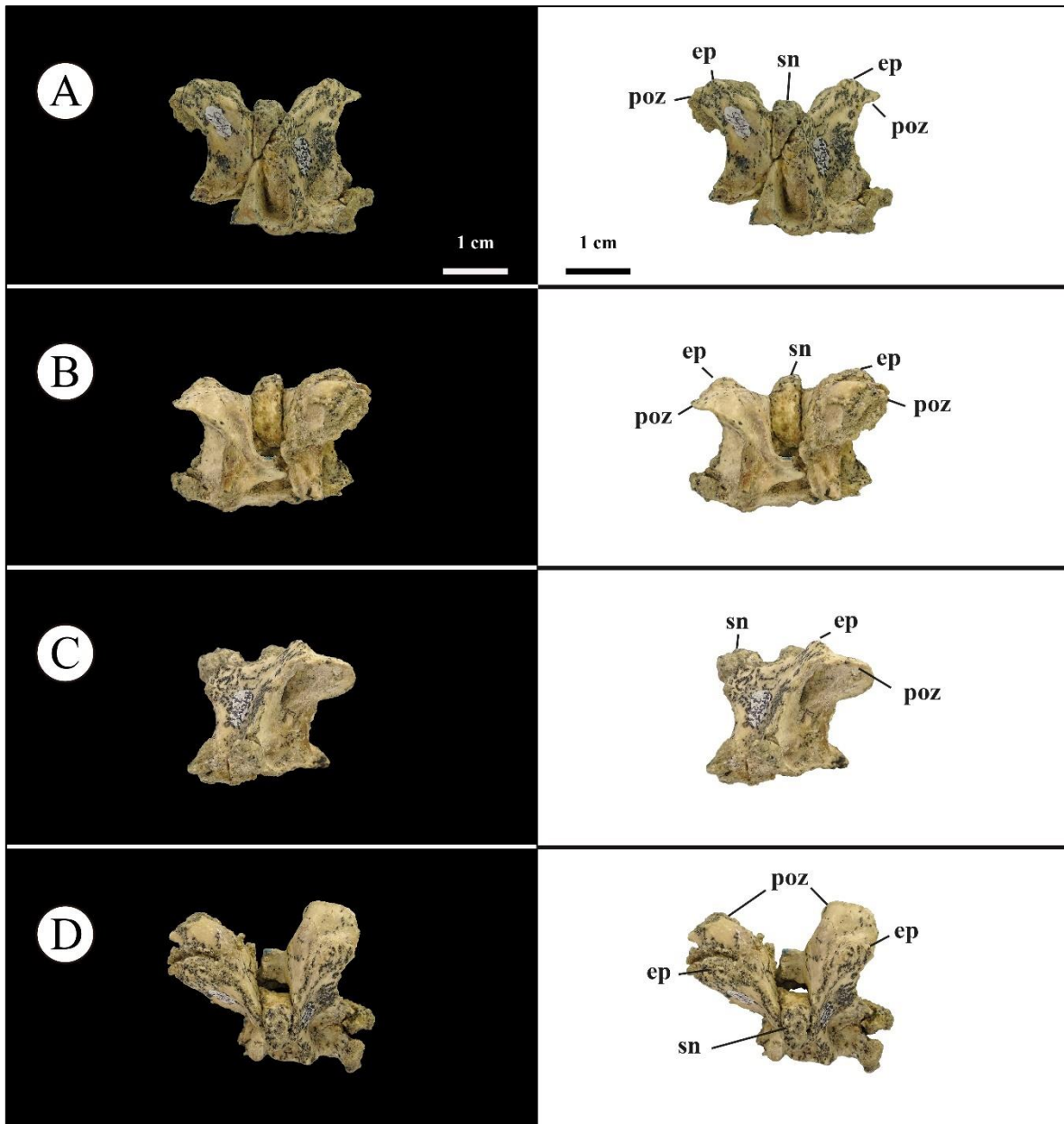


Figura IV.79. Vértebra cérvico-dorsal del espécimen MPCN-PV 738.16. A, vista craneal; B, vista caudal; C, vista lateral izquierda; D, vista dorsal. Abreviatura: ep, epipófisis; sn, espina neural; poz, postzigapófisis. Escala equivalente a 1 cm.

En vista dorsal, las prezigapófisis son ovaladas, anchas y fuertemente proyectas dorsolateralmente. Las postzigapófisis son tan largas como anchas y se proyectan ventromedialmente. Las epipófisis son prominentes y se ubican laterodorsalmente por

encima de las postzigapófisis. La espina neural es dorsoventralmente alta, craneocaudalmente corta, y lateralmente estrecha.

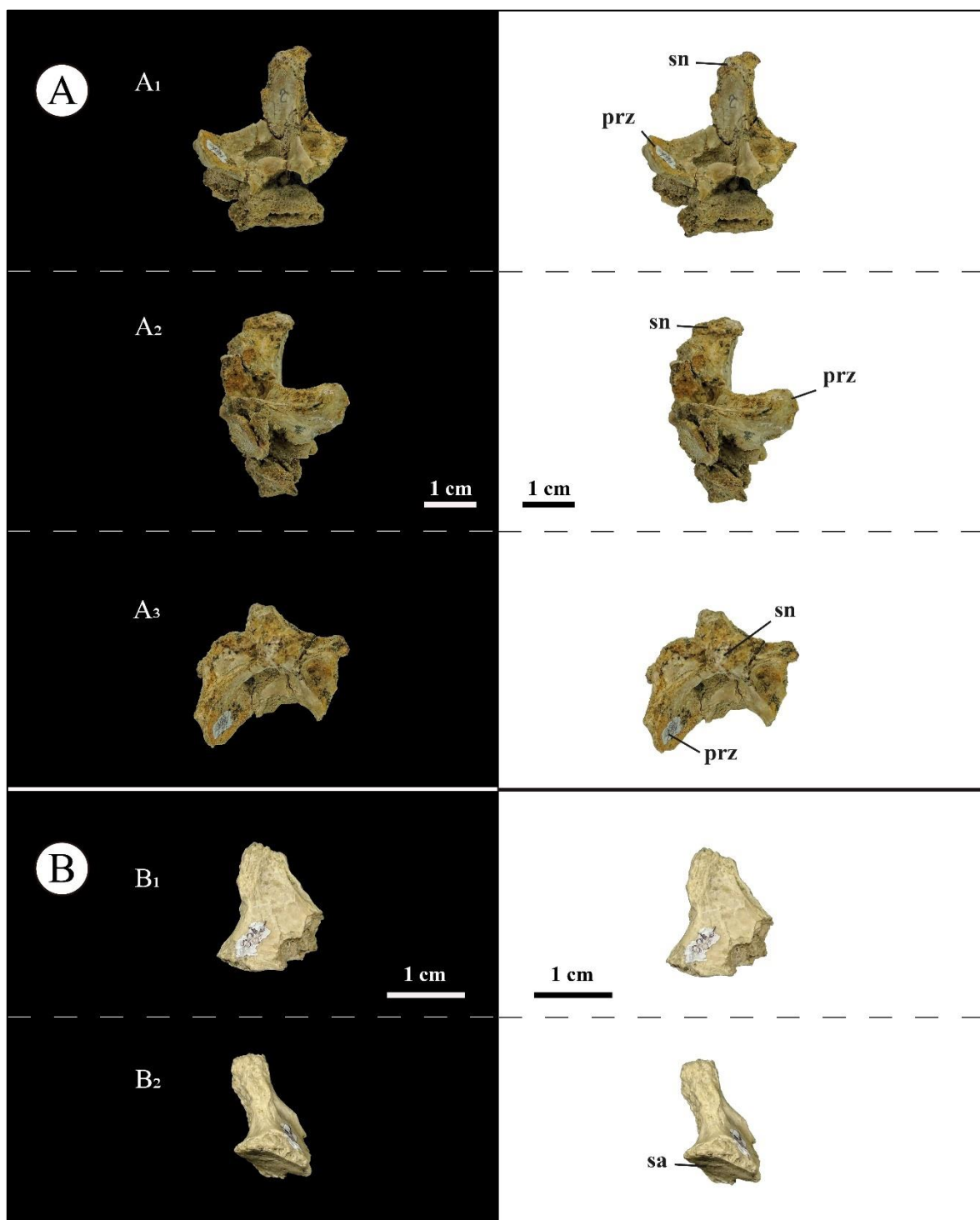


Figura IV.80. Vértebra cérvico-dorsal del espécimen MPCN-PV 738. A, MPCN-PV 738.15 en vista craneal (A1), lateral derecha (A2), y dorsal (A3); B, MPCN-PV 738.49 en vista lateral (B1) y caudal (B2). Abreviatura: sa, superficie articular; sn, espina neural; prz, prezigapófisis. Escala equivalente a 1 cm.

Se identificó una postzigapófisis aislada (MPCN-PV 738.49). En vista dorsal, este elemento es elipsoidal y transversalmente comprimido, condición presente en *Patagonykus* y *Bonapartenykus* (Novas, 1997; Agnolin *et al.*, 2012). La postzigapófisis es transversalmente ancha y craneocaudalmente corta como en *Bonapartenykus*. En la descripción original de *Bonapartenykus*, Agnolin *et al.* (2012) mencionan que la lámina espinopostzigapofiseal es ancha, gruesa, y termina abruptamente por encima de la postzigapófisis, interpretándola como una autapomorfía de *Bonapartenykus ultimus*. Esta característica está presente en el elemento MPCN-PV 738.49 pero también en *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37; ob. pers.), sugiriendo que este carácter se interpreta mejor como una sinapomorfía de Patagonykinae.

4.7.7.1.3. Vértebras sacras

Se han preservado tres vértebras sacras, de las cuales dos de ellas fueron originalmente descritas de manera breve por Salgado *et al.* (2009). Tal como mencionan estos autores, las dos vértebras sacras más anteriores (MPCN-PV 738.14; Fig. IV.81) están fuertemente fusionadas entre sí, y ambas están representadas por un centro parcialmente completo. En *Shishugounykus inexpectus* (IVPP V23567), *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37) y en Parvicursorinae (*e.g.*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*, *Nemegtomykus*; Chiappe *et al.*, 2002; Lee *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022) se observa una fuerte fusión entre las vértebras sacras. El elemento restante se interpreta aquí como la última vértebra sacra (MPCN-PV 738.31; Fig. IV.81), y se encuentra representado por un centro mucho más completo.

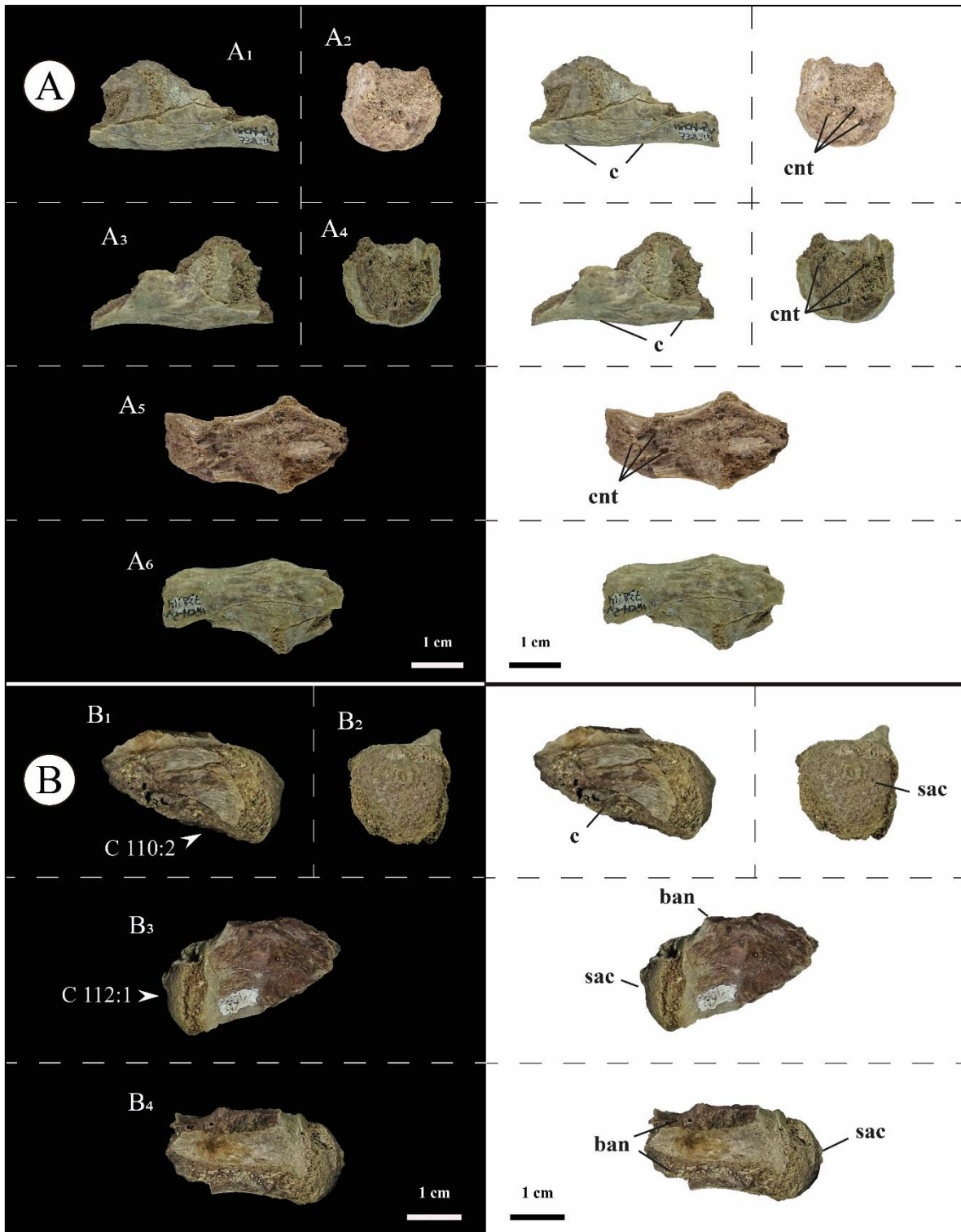


Figura IV.81. Vértex sacras del lote de materiales MPCN-PV 738. A, MPCN-PV 738.14 en vista lateral izquierda (A1), caudal (A2), lateral derecha (A3), craneal (A4), dorsal (A5) y ventral (6); B, MPCN-PV 738.31 en vista lateral izquierda (B1), caudal (B2), lateral derecha (B3) y dorsal

(B4). Abreviatura: c; centro; sac, superficie articular caudal; ban, base del arco neural; cnt, cámaras neumáticas. Escala equivalente a 1 cm.

Como en otros alvarezsaurios, las fosas neumáticas (pleurocelos) están ausentes en la serie sacra (Bonaparte, 1991; Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Lee *et al.*, 2019; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022). Las superficies ventrales de los centros sacros más anteriores son convexas, con un surco longitudinal poco profundo (Fig. IV.81), como ocurre en los alvarezsáuridos *Alvarezsaurus*, *Xixianykus* y *Linhenykus* (Bonaparte, 1991; Xu *et al.*, 2010, 2013). Aunque estos elementos carecen de gran parte de sus porciones dorsales, los mismos están comprimidos transversalmente, dando a todo el hueso una forma subcilíndrica (Fig. IV.81), como en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Patagonykus*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Nemegtomykus*, *Parvicursor*; Chiappe *et al.*, 2002; Lee *et al.*, 2019; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022). En base a estas características, se coincide con Salgado *et al.* (2009) en considerarlos como el segundo y tercer centro sacro. También se interpreta el centro más fragmentario (el más pequeño) como el elemento más proximal, basado en el conocimiento de la serie sacra en Alvarezsauria. Al igual que en *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019), MPCN-PV 738.14 tiene pequeñas cámaras neumáticas internas cameladas y dispuestas bilateralmente (Fig. IV.81).

MPCN-PV 738.31 es comprimido transversalmente, dorsoventralmente alto y posee una quilla ventral (Fig. IV.81), como ocurre en otros alvarezsáuridos (*e.g.*, *Patagonykus*, *Mononykus*, *Linhenykus*, *Parvicursor*; Perle *et al.*, 1994; Novas, 1997; Xu *et al.*, 2013; Averianov y Lopatin, 2022). La superficie articular distal es hemisférica (Fig. IV.81), con la parte convexa orientada caudodorsalmente, pero no en el grado observado para *Patagonykus* (Novas, 1997).

Aunque este elemento es fragmentario, ambas superficies laterales poseen una lámina longitudinal corta en la porción dorsal media del centro (Fig. IV.81). Esta lámina subdivide el centro en dos mitades, una dorsal y otra ventral, ambas ligeramente cóncavas. Ventral al proceso transversal hay una pequeña concavidad, también presente en *Patagonykus*, por lo que probablemente representa una sinapomorfía de Patagonykinae.

4.7.7.1.4. Vértebras caudales

En el lote de materiales MPCN-PV 738 se reconocen once elementos caudales de diferentes sectores de la cola (contra seis elementos caudales descritos originalmente por Salgado *et al.*, 2009, pg. 72). Como refieren Salgado *et al.* (2009), todos los centros son procélicos (*n.b.*, sinapomorfía de Alvarezsauridae; Meso *et al.*, 2021), con las superficies articulares craneales transversalmente más anchas que las superficies caudales, como ocurre en otros alvarezsáuridos (Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Lee *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022).

Sobre la base de su morfología general (*i.e.*, proporción de largo/alto, largo/ancho y alto/ancho) y sus superficies articulares prominentes (ver Meso *et al.*, 2021), MPCN-PV 738.10 se interpreta como la primera vértebra caudal (Fig. IV.82). Los centros MPCN-PV 738.11 y MPCN-PV 738.29 están erosionados y ligeramente deformados. No obstante, según sus dimensiones, podrían corresponder a caudales proximales, tentativamente ubicadas en el sector 2 a 4 de la serie caudal (*n.b.*, para ver cómo varían estas dimensiones a lo largo de la serie caudal ver Meso *et al.*, 2021). Al igual que las vértebras caudales proximales de otros alvarezsáuridos (ver Meso *et al.*, 2021 y referencias allí), estos elementos se caracterizan por tener superficies laterales relativamente altas que son ligeramente cóncavas craneocaudalmente y convexas dorsoventralmente (Fig. IV.83-84). Contrariamente a lo indicado por Salgado *et al.* (2009), el centro vertebral MPCN-PV 738.11 muestra signos de pequeñas depresiones subcirculares en ambas superficies laterales (Fig. IV.83).

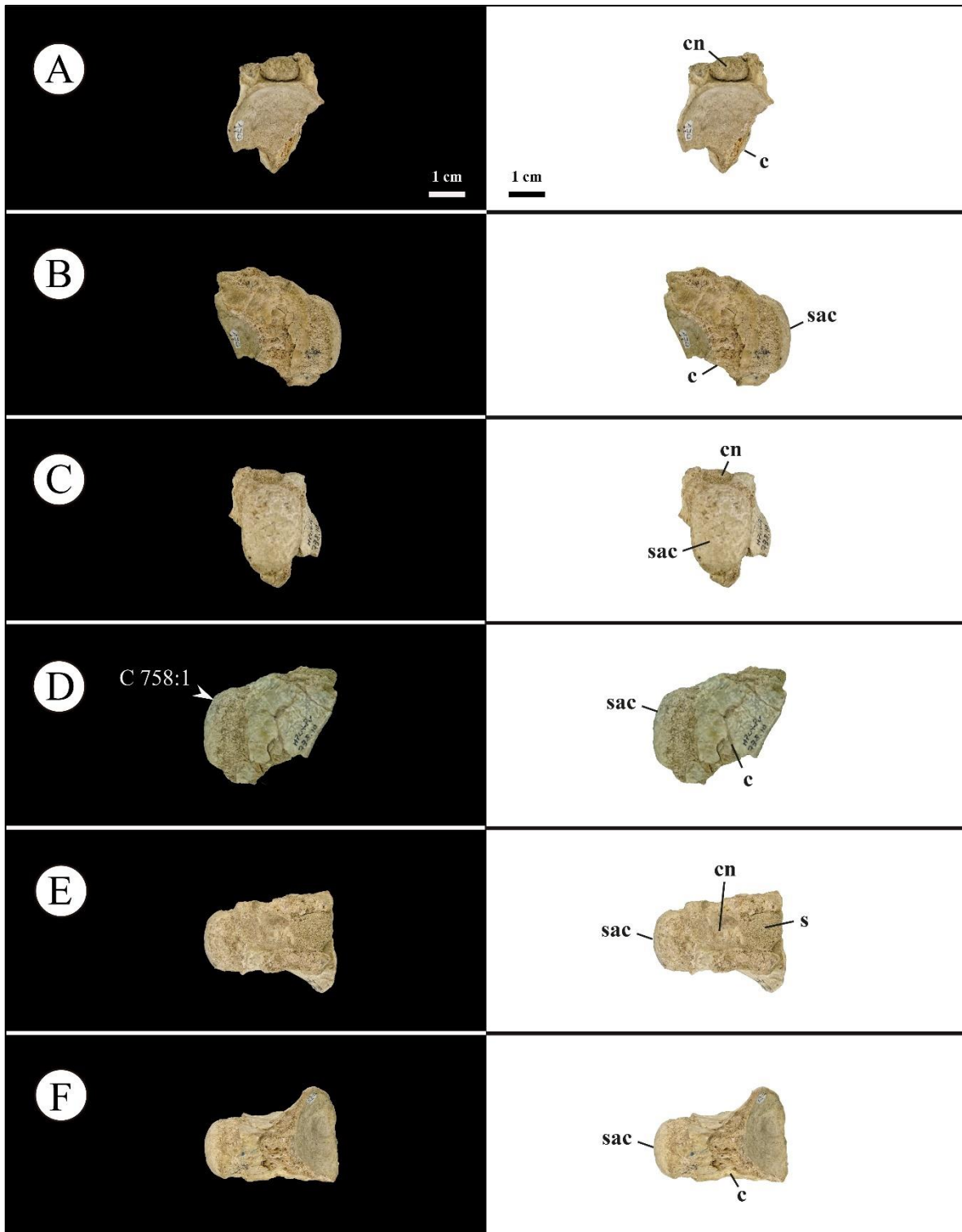


Figura IV.82. Vértebra caudal proximal del espécimen MPCN-PV 738.10. A, vista craneal; B, vista lateral izquierda; C, vista caudal; D, vista lateral derecha; E, vista dorsal, F, vista ventral.

Abreviaturas: c, centro; s, sedimento; cn, canal neural; sac, superficie articular caudal. Escala equivalente a 1 cm.

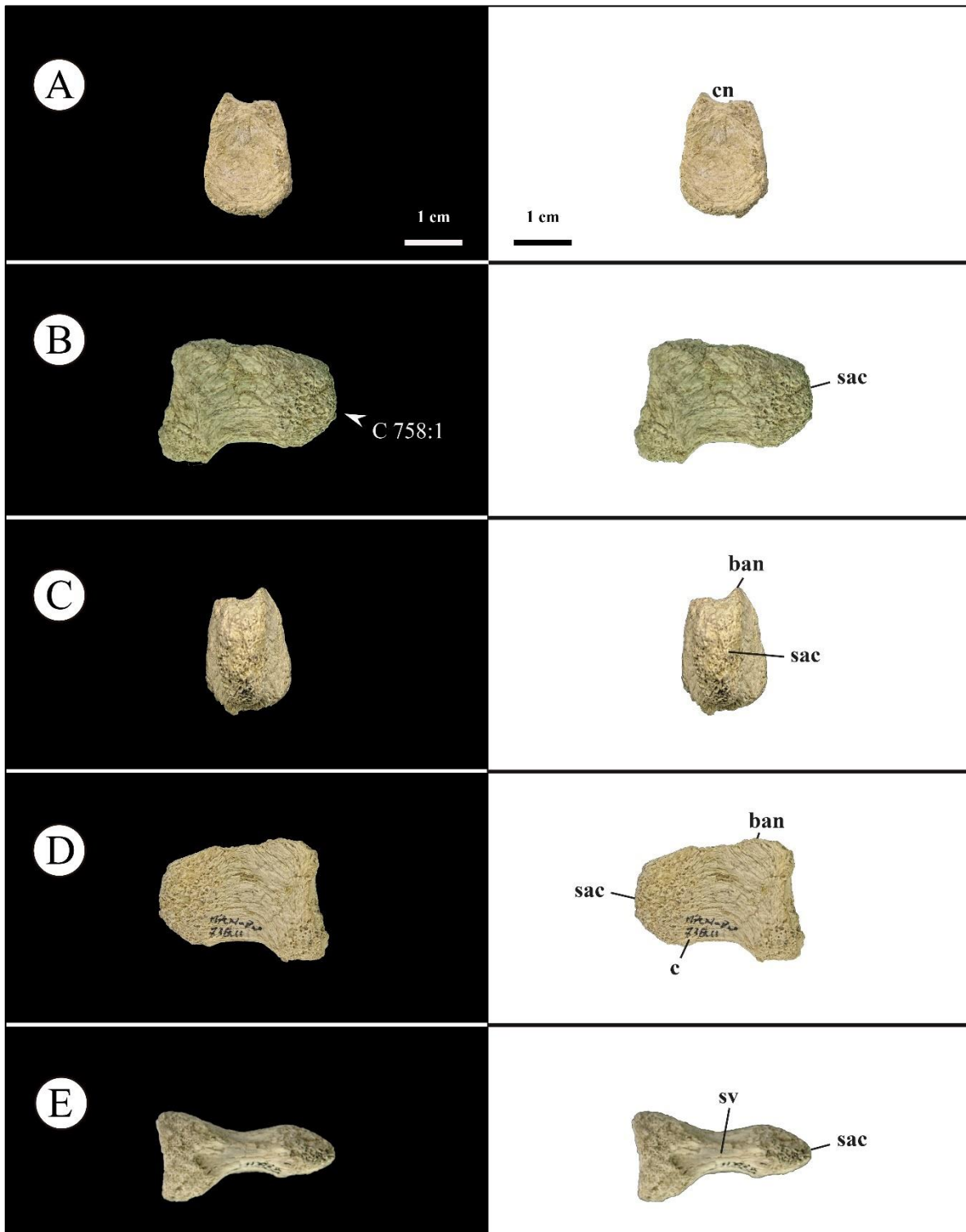


Figura IV.83. Vértebra caudal proximal del espécimen MPCN-PV 738.11. A, vista craneal; B, vista lateral izquierda; C, vista caudal; D, vista lateral derecha; E, vista dorsal, F, vista ventral. Abreviaturas: c, centro; cn, canal neural; ban, base del arco neural; sv, surco ventral; sac, superficie articular caudal. Escala equivalente a 1 cm.

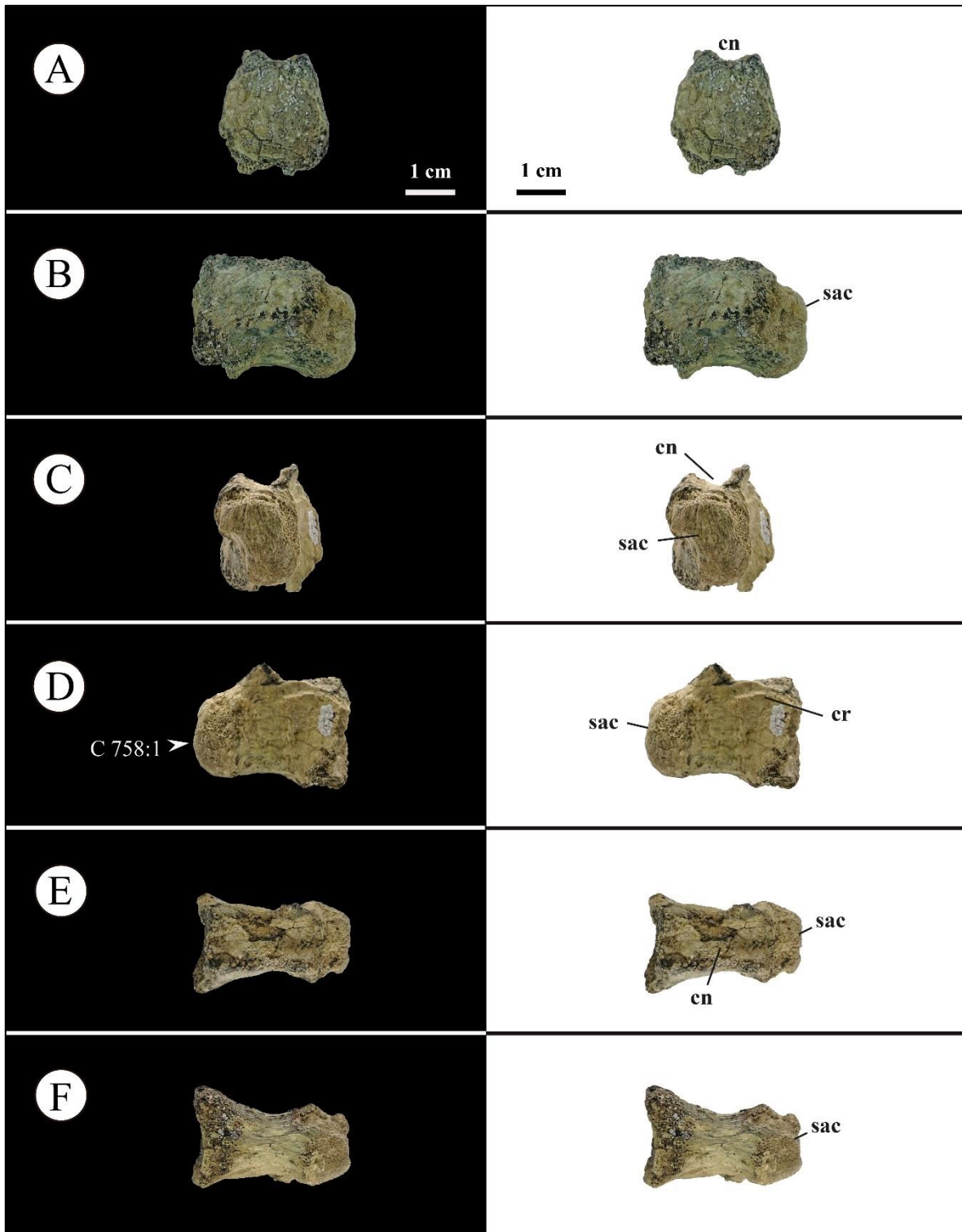


Figura IV.84. Vértebra caudal proximal del espécimen MPCN-PV 738.29. A, vista craneal; B, vista lateral izquierda; C, vista caudal; D, vista lateral derecha; E, vista dorsal, F, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; sac, superficie articular caudal. Escala equivalente a 1 cm.

Si bien los elementos MPCN-PV 738.30, MPCN-PV 738.37, MPCN-PV 738.38 y MPCN-PV 738.40 son fragmentarios (a veces solo se conservan sus superficies articulares), pueden identificarse como caudales proximales debido a su fuerte compresión lateral, y probablemente representan las posiciones 5–8 sobre la base de las dimensiones proporcionadas por Meso *et al.* (2021).

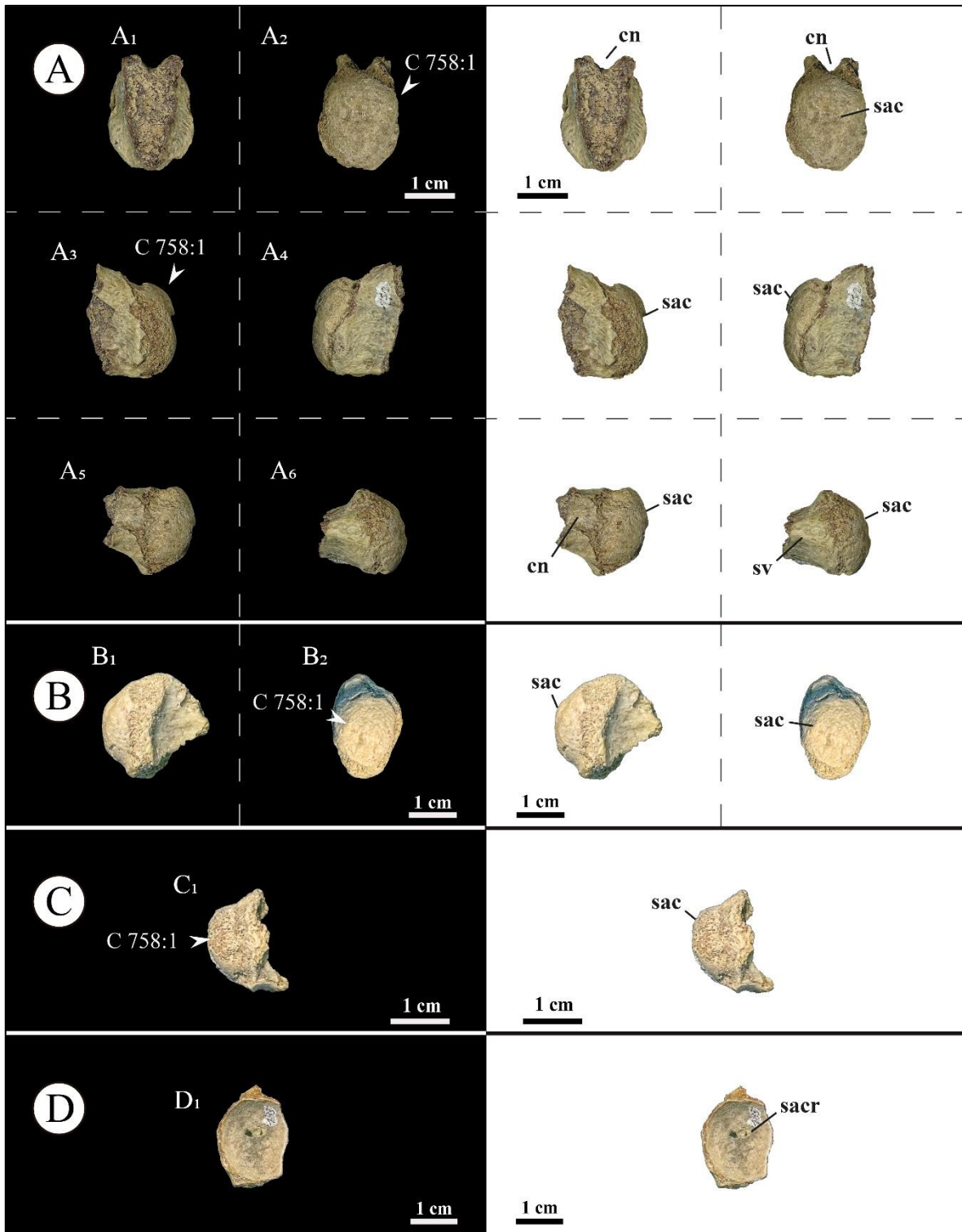


Figura IV.85. Vértabras caudales proximales del espécimen MPCN-PV 738. A, MPCN-PV 738.30 en vista craneal (A1), vista caudal (A2), vista lateral izquierda (A3), vista lateral derecha (A4), dorsal (A5) y ventral (A6); B, MPCN-PV 738.37 en vista lateral derecha (B1) y caudal (B2); C,

MPCN-PV 738.38 en vista lateral derecha (C1); D, MPCN-PV 738.40 en vista craneal (D1). Abreviaturas: cn, canal neural; sacr, superficie articular craneal; sac, superficie articular caudal; cn, canal neural; sv, surco ventral. Escala equivalente a 1 cm.

Las vértebras caudales MPCN-PV 738.8 y MPCN-PV 738.58 son los elementos más completos y los únicos que aportan abundante información anatómica (Fig. IV.86-87). Estos elementos corresponden a las posiciones 8 y 9 de la serie caudal, según el ángulo de proyección de los procesos transversos y la orientación laterocraneal y laterocaudal de las pre- y postzigapófisis, respectivamente (Fig. IV.86-87). El arco neural es más largo que alto y las prezigapófisis se extienden cranealmente más allá del nivel del centro, mientras que las postzigapófisis terminan al mismo nivel caudal que la superficie articular posterior (Fig. IV.86-87) tal como ocurre en otros alvarezsaurios (Meso *et al.*, 2021; Averianov y Lopatin, 2022). La espina neural es baja, extendida craneocaudalmente e inclinada hacia atrás, presumiblemente a nivel de las postzigapófisis, como ocurre en los especímenes MPC 100/975, MPC-D 100/203 y IVPP V15988 (Meso *et al.*, 2021). Las prezigapófisis son más largas que anchas (contorno ovalado en vista dorsal; Fig. IV.86-87), con sus ejes principales orientados craneolateralmente, mientras que las postzigapófisis son pequeñas y proyectadas caudolateralmente (ver Meso *et al.*, 2021 y referencias allí). Los procesos transversos se proyectan caudolateralmente, siendo tan largos como anchos, levemente inclinados ventralmente y situados distalmente en el centro (Fig. IV.86-87). Como destacan Salgado *et al.* (2009), ventralmente al proceso transversal hay un reborde longitudinal que recorre el centro (Fig. IV.86-87). Este carácter no ha sido mencionado en otros alvarezsaurios. Ventralmente, los centros muestran un borde ventral filoso que lleva un surco longitudinal, tal como refirieron Salgado *et al.* (2009).

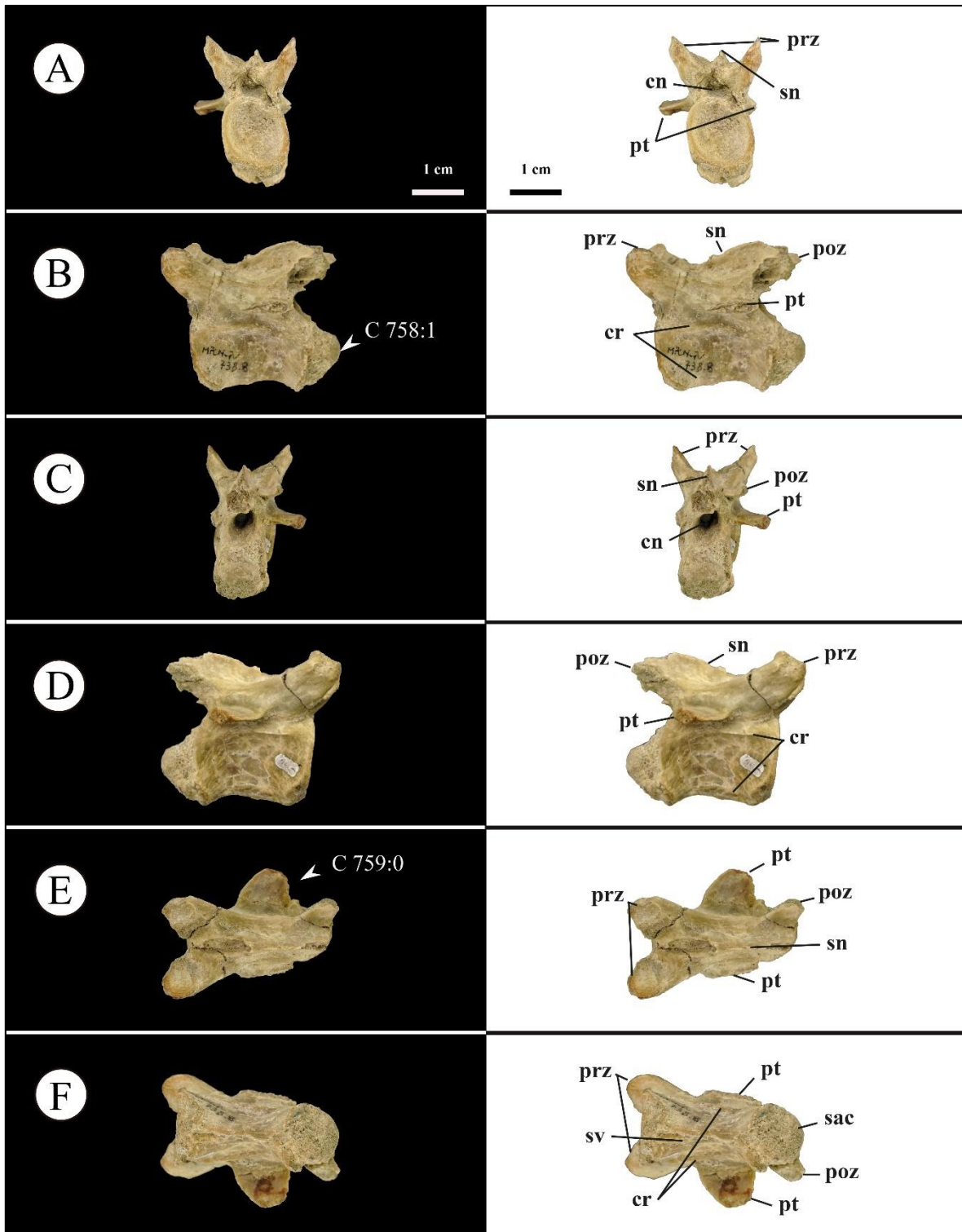


Figura IV.86. Vértebra caudal proximal del espécimen MPCN-PV 738.8. A, vista craneal; B, vista lateral izquierda; C, vista caudal; D, vista lateral derecha; E, vista dorsal, F, vista ventral. Abreviaturas: cn, canal neural; sac, superficie articular caudal; pt, procesos transversos; sv, surco

ventral; cr, crestas; poz, postzigapófisis; prz, prezigapófisis; sn, espina neural. Escala equivalente a 1 cm.

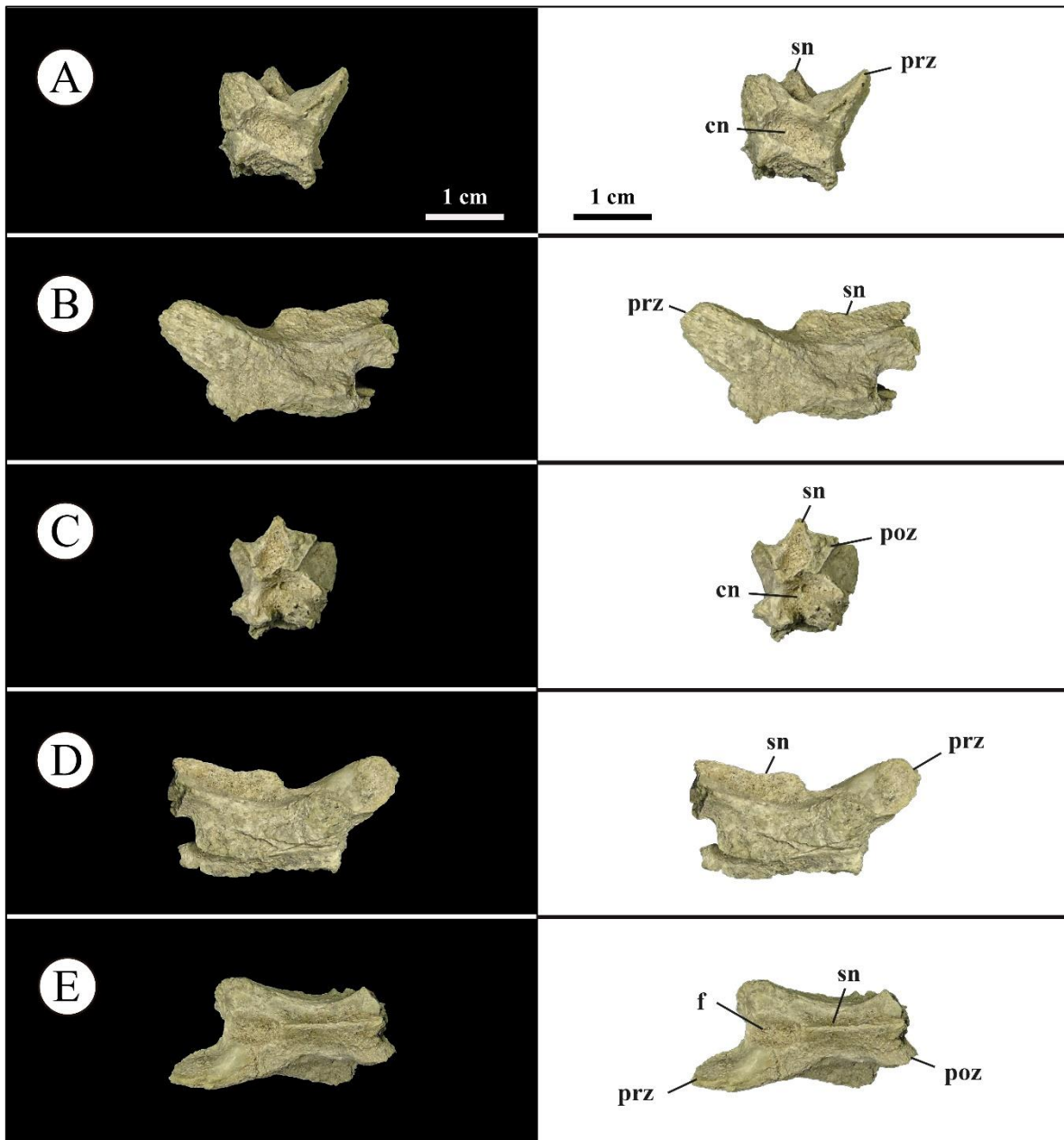


Figura IV.87. Vértebra caudal proximal del espécimen MPCN-PV 738.58. A, vista craneal; B, vista lateral izquierdo; C, vista caudal; D, vista lateral derecho; E, vista dorsal. Abreviaturas: f, fosa; sn, espina neural; cn, canal neural; poz, postzigapófisis; prz, prezigapófisis. Escala equivalente a 1 cm.

MPCN-PV 738.9 es una postzigapófisis aislada tentativamente referida a la vértebra caudal séptima u octava según la morfología caudal de los especímenes MPC-D 100/203 y IVPP V15988 (ver Meso *et al.*, 2021 y referencias allí).

El elemento MPCN-PV 738.12 está fuertemente comprimido transversalmente, siendo seis veces más largo que ancho. Aunque está mal conservado, es fuertemente procélico y tiene una quilla longitudinal ventral prominente (Fig. IV.88). Por estas razones, se la identifica como una vértebra caudal distal, pero sin asignarla a una posición específica dentro de la serie caudal, ya que no se menciona este último carácter en otros alvarezsaurios.

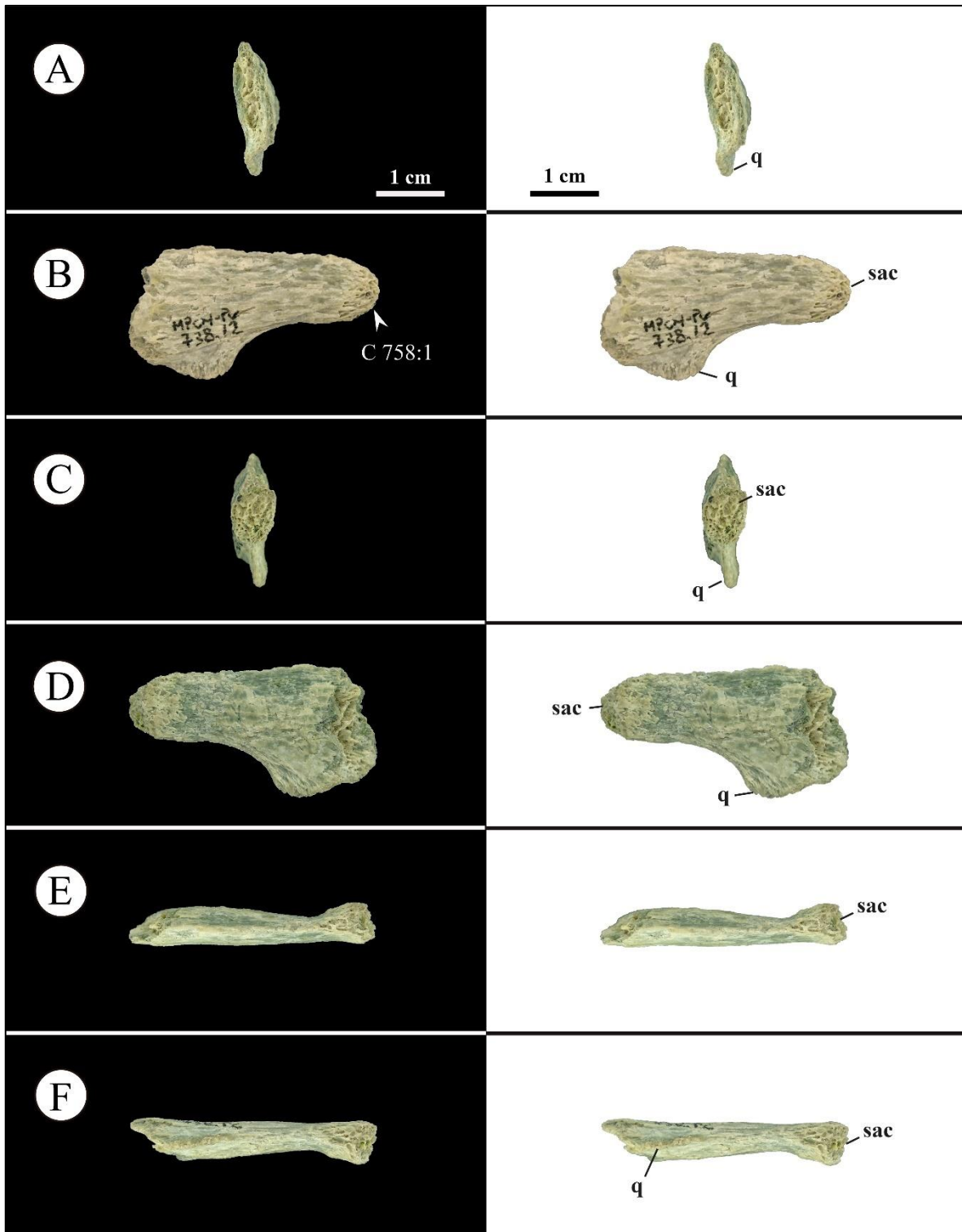


Figura IV.88. Vértebra caudal distal del espécimen MPCN-PV 738.12. A, vista craneal; B, vista lateral izquierda; C, vista caudal; D, vista lateral derecha; E, vista dorsal, F, vista ventral. Abreviaturas: q, quilla; sac, superficie articular caudal. Escala equivalente a 1 cm.

4.7.7.1.5. Costillas dorsales

Se conserva una costilla dorsal izquierda (MPCN-PV 738.36) y un fragmento de costilla dorsal (MPCN-PV 738.35), no descritos originalmente por Salgado *et al* (2009). El tubérculo no se ha conservado, y el capítulo es muy corto con una superficie articular elíptica y craneocaudalmente comprimida. El elemento más completo es proximalmente delgado y distalmente macizo, donde adopta un contorno en forma de riñón en sección transversal (Fig. IV.89).

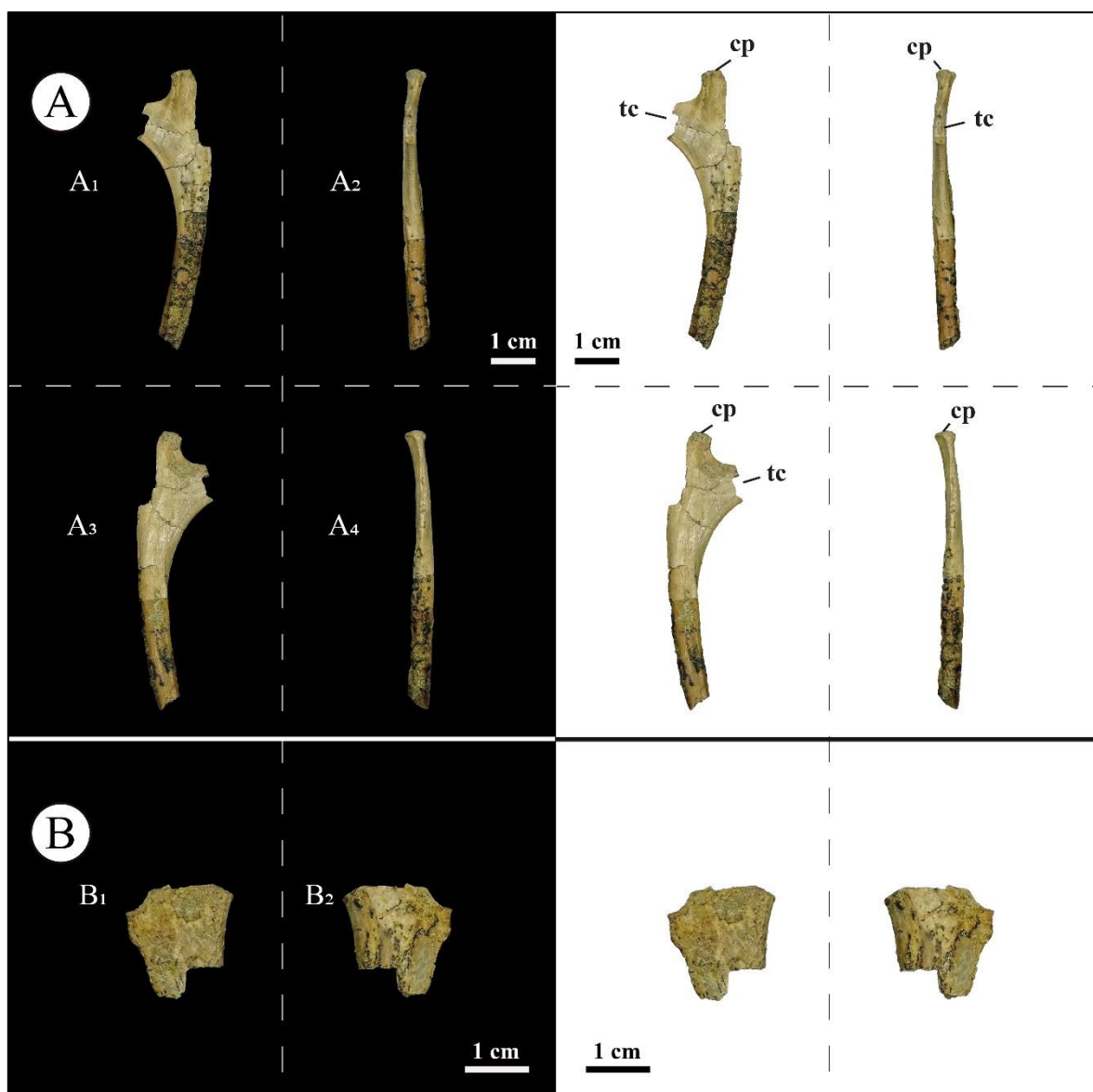


Figura IV.89. Costilla dorsal izquierda del espécimen MPCN-PV 738. A, MPCN-PV 738.36 en vista craneal (A1), medial (A2), caudal (A3) y lateral (A4); B, MPCN-PV 738.35 vista craneal (B1) y caudal (B2). Abreviaturas: cp, capítulo; tc, tubérculo. Escala equivalente a 1 cm.

4.7.7.1.6. Arcos hemales (Chevrone)

MPCN-PV 738.7 se interpreta como un chevrón proximal (Fig. IV.90) en base a la morfología observada en *Haplocheirus* y *Shuvuuia* (Meso *et al.*, 2021). El elemento es dorsoventralmente alargado y robusto. Dorsalmente se bifurca en dos ramas. En la superficie craneal de la lámina ventral, hay una cresta pequeña y robusta. En la superficie posterior, hay un surco longitudinal. Dorsalmente, el elemento es tan ancho como largo, pero caudalmente es más ancho que largo. Además, este elemento se comprime craneocaudalmente.

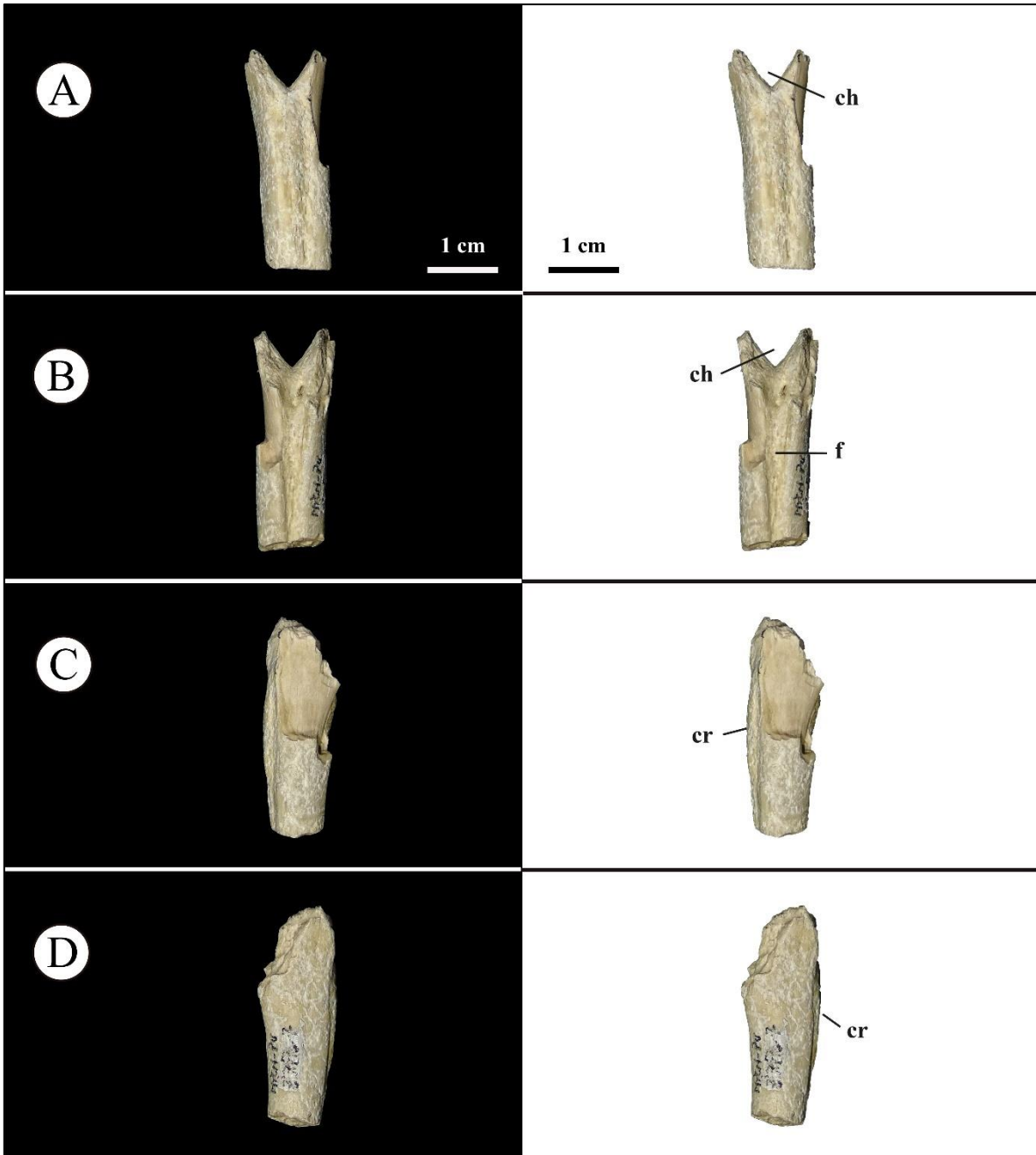


Figura IV.90. Arco hemal proximal del espécimen MPCN-PV 738.7. A, vista craneal; B, vista caudal; C, vista lateral izquierda; D, vista lateral derecha. Abreviaturas: f, fosa; cr, cresta; ch, canal hemal. Escala equivalente a 1 cm.

4.7.7.2. ESQUELETO APENDICULAR

4.7.7.2.1. CINTURA ESCAPULAR

4.7.7.2.1.1. Escápula y coracoides

El escapulocoracoides izquierdo del espécimen MPCN-PV 738 (que comprende MPCN-PV 738.3 y MPCN-PV 738.2) está bien conservado a pesar de estar roto y separado en dos elementos (Fig. IV.91). Estos elementos son proporcionalmente más pequeños con relación con los escapulocoracoides previamente descritos para *Bonapartenykus*.

Solo se conserva la mitad proximal de la hoja escapular, mientras que al coracoides le faltan sus porciones más craneal y más caudal. La hoja escapular se desvía medial y craneodorsalmente, a diferencia de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54) y *Xiyunykus pengi* (IVPP V22783), donde la hoja escapular se desvía caudodorsalmente. Al igual que en el alvarezsaurio basal *Haplocheirus sollers* (Choiniere *et al.*, 2010) y en ciertas formas derivadas (*e.g.*, *Mononykus olecranus* y *Shuvuuia deserti*; Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002), el escapulocoracoides se caracteriza por una hoja escapular recta. A pesar de que el extremo caudal de la hoja escapular no está preservado, habría sido comprimido, ya que los márgenes dorsal y ventral tienden a converger distalmente (Fig. IV.91). Esta condición es comparable con *Alvarezsaurus*, *Bonapartenykus* y en menor medida con *Xiyunykus*, y distinta a la condición observada en la mayoría de los alvarezsaurios, donde la porción distal se expande craneocaudalmente y termina abruptamente (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018).

La hoja escapular está fuertemente comprimida lateromedialmente en su extremo más distal, como se observa en *Alvarezsaurus* (Bonaparte, 1991) y *Bonapartenykus* (Agnolin *et al.*, 2012), pero es sustancialmente diferente de la condición observada en *Mononykus* y *Shuvuuia*, donde los bordes de la lámina son subparalelos (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002).

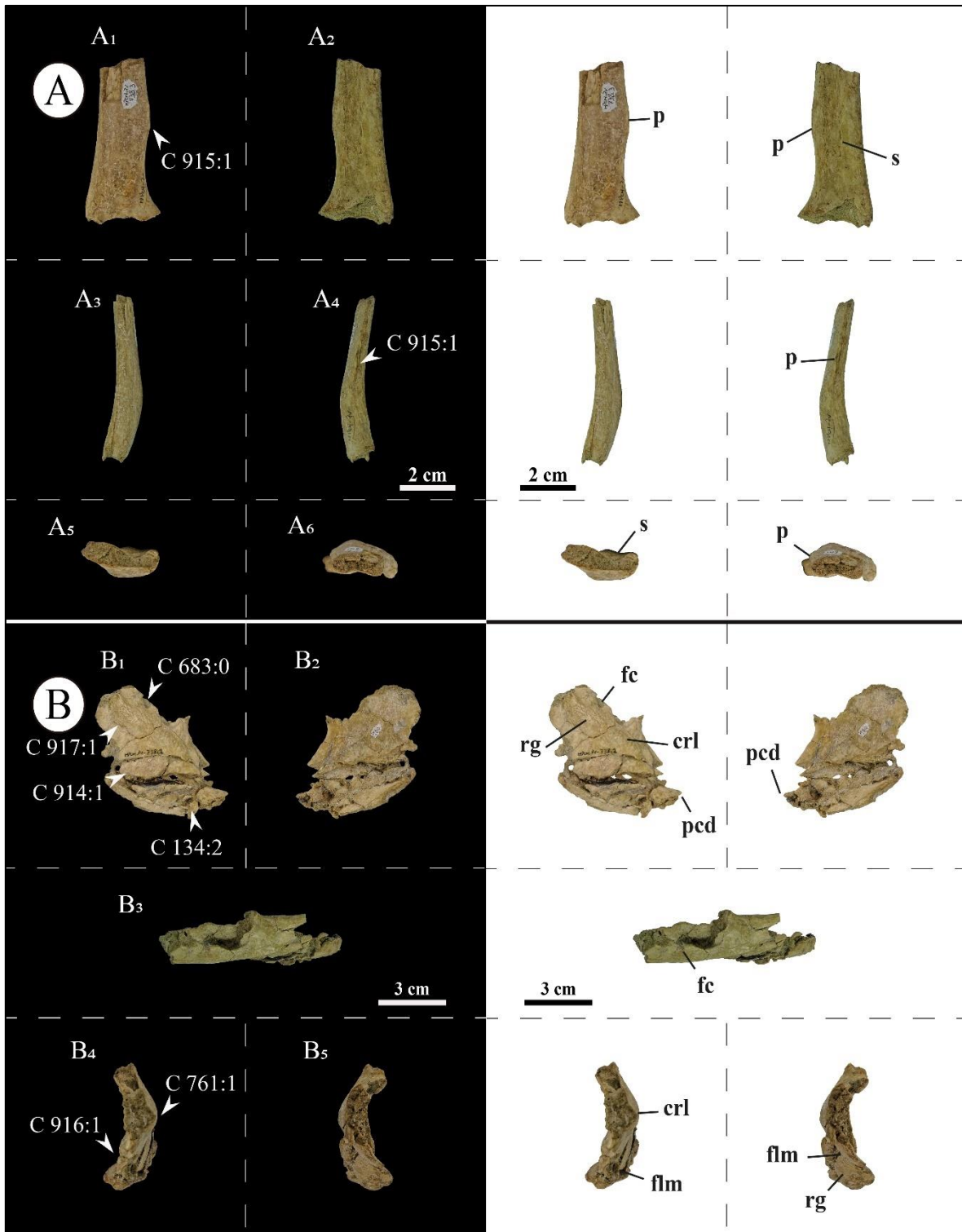


Figura IV.91. Escapulocoracoides izquierdo del espécimen MPCN-PV 738.3 A, MPCN-PV 738.3 en vista lateral (A1), medial (A2), craneal (A3), caudal (A4), proximal (A5) y distal (A6); B, MPCN-PV 738.2 en vista lateral (B1), medial (B2), dorsal (B3), craneal (B4), y caudal (B5).

Abreviaturas: p, proceso; s, surco; fc, foramen coracoideo; rg, rugosidades (= estrías y protuberancias estrechas y profundas); srl, cresta lateral; flm, flexión medial; pcd, proceso caudal. Escala equivalente a 2 y 3 cm, respectivamente.

El fragmento de la hoja escapular izquierda tiene una superficie lateral convexa y su superficie medial está atravesada longitudinalmente por un surco poco profundo. Tal surco divide la superficie medial en dos secciones, una dorsal y otra ventral, cuyas superficies son convexas dorsoventralmente (en forma de riñón en sección transversal), tal como menciona Salgado *et al.* (2009). Este carácter, originalmente descrito en el elemento MPCN-PV 738.3, también está presente en el holotipo de *Bonapartenykus* (MPCA 1290.7). El borde lateroventral del extremo craneal está engrosado transversalmente como observaron originalmente Salgado *et al.* (2009), y también presente en el material tipo de *Bonapartenykus*. Además, se observa un proceso pequeño y filoso, ligeramente convexo, que se desarrolla en el borde ventral (Fig. IV.91). Este carácter también se observa en *Bonapartenykus* y *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994). Entre este proceso y la cavidad glenoidea, sobre el margen ventral, hay una muesca bien desarrollada y extendida craneocaudalmente, una condición observada también en *Mononykus* (Perle *et al.*, 1994) y *Bonapartenykus* (MPCA 1290).

En vista lateral, el coracoides tiene una hoja ventral poco profunda y un proceso caudoventral alargado (Fig. IV.91), como en *Ceratonykus*, *Bonapartenykus*, *Shuvuuia*, *Mononykus*, *Patagonykus*, *Alnashetri*, *Haplocheirus*, *Xiyunykus* (Perle *et al.*, 1994, Novas, 1996, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Agnolin *et al.*, 2012, Gianechini *et al.*, 2018; Xu *et al.*, 2018) y probablemente en *Alvarezsaurus* (MUCPV-54). La mitad ventral de la hoja está fuertemente flexionada medialmente, como se observa en *Patagonykus* y *Bonapartenykus*, y en menor medida en *Ceratonykus*. En MPCA 1290.1, el ángulo de flexión es mucho menor que en *Ceratonykus*, *Patagonykus* y MPCN-PV 738.2. A lo largo del margen lateral de la hoja de MPCN-PV 738.2, la cresta longitudinal es menos pronunciada que en *Bonapartenykus*, lo que probablemente representa una variación ontogenética (Fig. IV.91). Esta cresta se proyecta con un ángulo menor que en MPCA 1290.7 y delimita el coracoides en dos zonas (Fig. IV.91). La superficie ventral del coracoides de MPCN-PV 738.2 se caracteriza por ser convexa en toda su longitud

craneocaudal. Las ranuras y estrías que se desarrollan sobre la superficie ventral del coracoides de MPCN-PV 738.2 se limitan a la cresta longitudinal, contrariamente a la condición presente en MPCA 1290.1, cuyas ranuras y estrías se desarrollan no sólo en la superficie ventral del coracoides, sino que también sobre la cresta longitudinal, sobre la zona más craneal de la superficie dorsal del coracoides. El margen craneal del coracoides es grueso lateromedialmente, como ocurre en los alvarezsaurios *Haplocheirus*, *Xiyunykus*, *Alvarezsaurus*, *Patagonykus*, *Bonapartenykus* y *Ceratomykus* (Bonaparte, 1991; Novas, 1997; Alifanov y Barsbold, 2009; Choiniere *et al.*, 2010; Agnolin *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2018), y cranealmente truncado, como ocurre en Coelurosauria de manera más general (Gauthier, 1986; Xu y Wang, 2003; Turner *et al.*, 2012; Brusatte *et al.*, 2014). Caudalmente, el coracoides es dorsoventralmente bajo y termina en una proyección aguda (Fig. IV.91), una condición que también se observa en *Bonapartenykus*.

4.7.7.2.2. CINTURA PÉLVICA

4.7.7.2.2.1. Pubis

El lote de materiales MPCN-PV 738 conserva un pubis izquierdo (MCN-PV 738.4) casi completo, al que solo le falta una porción caudomedial en el margen caudal (Fig. IV.92). Originalmente, Salgado *et al.* (2009) describieron un fragmento proximal de un pubis izquierdo; sin embargo, fue posible reconstruir una parte mayor de este elemento (Fig. IV.92). El eje del pubis en general es largo y delgado, condición similar a la observada en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y en el holotipo de *Bonapartenykus* (MPCA 1290). Esta condición contrasta con Parvicursorinae, donde el eje tiene forma de varilla (Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Hutchinson y Chiappe, 1998; Chiappe *et al.*, 2002, Xu *et al.*, 2010). El eje púbico está arqueado craneocaudalmente, con su margen anterior convexo y su margen posterior cóncavo (Fig. IV.92). Esta condición difiere sutilmente de la observada en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), donde el eje es ligeramente recto cranealmente y arqueado caudalmente como ocurre en MPCN-PV 738. Sin embargo, en el holotipo de *Bonapartenykus ultimus*, el eje está sutilmente curvado craneocaudalmente, con un margen anterior ligeramente recto a ligeramente convexo y un margen posterior cóncavo, mientras que caudalmente el eje es recto (Agnolin *et al.*, 2012, fig. 5). En vista craneal o caudal, el

eje del pubis perteneciente al lote MPCN-PV 738 es ligeramente sigmoidal (Fig. IV.92), como ocurre en *Patagonykinae*, pero más recto con respecto a la condición observada en los holotipos de *Bonapartenykus ultimus* y *Patagonykus puertai*. Aunque el extremo proximal no se conserva en su totalidad, la morfología de este elemento podría indicar una orientación posteroventral (= condición mesopública *sensu* Macaluso y Tschopp, 2018) en función de la base del pedicelo ilíaco e isquiático que se conserva.

En sección transversal, MPCN-PV 738.4 es ovalado como en *Patagonykus* (MCF-PVPH-37) y *Bonapartenykus* (MPCA 1290), a diferencia de los parvicursorinos donde es subcircular. *Bonapartenykus* mantiene sus proporciones de largo y ancho en sección transversal a lo largo de todo el eje púbico, a diferencia de *Patagonykus* y MPCN-PV 738.4 cuyo sector proximal-medial está fuertemente comprimido lateromedialmente como ocurre en MPCN-PV738.4.

La superficie medial de la diáfisis de MPCN-PV 738.4 es lisa y posee un surco longitudinal que se profundiza distalmente (Fig. IV.92), el cual divide la superficie medial en una sección craneal y otra caudal. Las superficies de estas dos secciones son convexas craneocaudalmente, dando al eje una forma de riñón en la sección transversal. Esta condición está ausente en el holotipo de *Bonapartenykus* y es sutilmente perceptible en *Patagonykus*. La superficie lateral también es lisa, pero ligeramente convexa (Fig. IV.92). Por encima del extremo proximal de la sección caudal hay un tubérculo prominente que se desarrolla oblicuamente, como ocurre en *Patagonykus*, aunque en MPCN-PV 738.4 es incipiente.

Distalmente, en su superficie medial, hay una pequeña cresta en el margen craneal que representa una sínfisis púbica reducida (Fig. IV.92), una plesiomorfía que también se observa en *Patagonykus* y el holotipo de *Bonapartenykus*, pero que está ausente en la mayoría de las especies derivadas (Novas, 1997; Xu *et al.*, 2010; Agnolin *et al.*, 2012). Debajo de esta estructura, hay un pie púbico prominente, expandido craneocaudalmente. Aunque no se conserva por completo, su superficie lateral es ligeramente cóncava con finos surcos y rugosidades distales, como se observa en *Patagonykus* (Novas, 1997). El proceso posterior o caudal del pie púbico, aparentemente, habría sido mucho mayor en extensión craneocaudal con respecto al proceso anterior o craneal. Esta condición se observa en los

alvarezsaurios *Aorun* (Choiniere *et al.*, 2013), *Patagonykus* (MCF-PVPH-37), *Khulsanurus* (Averianov y Lopatin, 2021), y probablemente en el holotipo de *Bonapartenykus* (MPCA 1290).

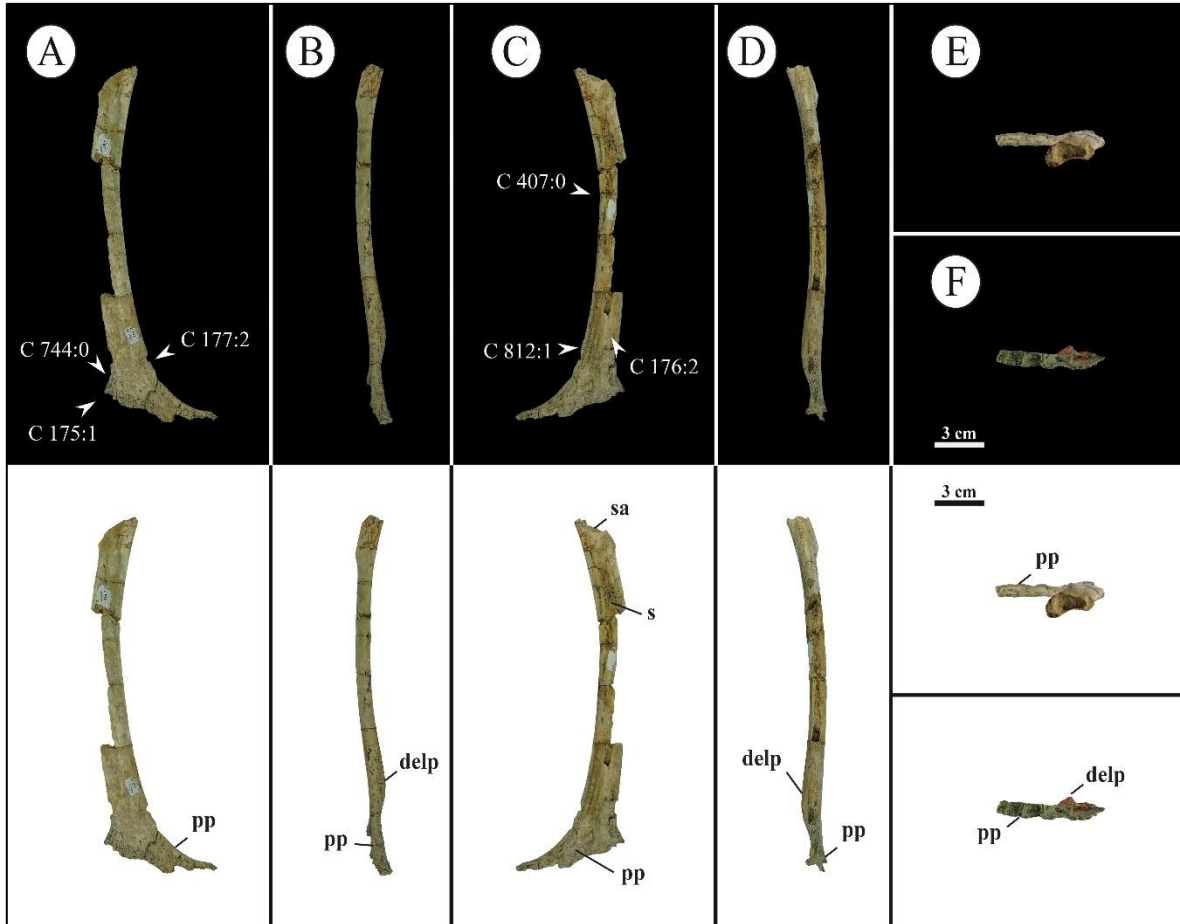


Figura IV.92. Pubis izquierdo del espécimen MPCN-PV 738.4. A, vista lateral; B, vista caudal; C, vista medial; D, vista craneal; E, vista proximal; F, vista distal. Abreviaturas: s, surco; sa, superficie acetabular; pp, pie púbico; delp, sínfisis púbica. Escala equivalente a 3 cm.

4.7.7.2.3. MIEMBRO POSTERIOR

4.7.7.2.3.1. Fémur

El elemento MPCN-PV 738.1 (catalogado previamente como MEPyG-177) es un fémur derecho casi completo pero mal conservado. Se encuentra craquelado como resultado del aplastamiento craneocaudal y carece de la mayor parte de su extremo distal. Coria *et al.*

(2007) asignaron este hueso a Iguanodontia, pero Agnolin *et al.* (2012) consideraron que es asignable a Alvarezsauridae, debido a que carece de un cuarto trocánter colgante y presenta una fosa basitrocantérea. En este trabajo se acepta la asignación de Agnolin *et al.* (2012).

En vista craneal o caudal, la diáfisis femoral es recta (Figura 22A-B), como ocurre en *Xiyunykus* y *Bannykus* (Xu *et al.*, 2018), el holotipo de *Bonapartenykus ultimus* (Agnolin *et al.*, 2012), y probablemente en muchas formas patagónicas (Bonaparte, 1991; Novas, 1997; Martinelli y Vera, 2007). Esta condición contrasta con la observada en alvarezsaurios derivados (Perle *et al.*, 1994; Karhu *et al.*, 1996; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022), y formas basales como *Alnashetri*, *Haplocheirus* y *Tugulusaurus*, donde la diáfisis femoral está ligeramente arqueada proximalmente y recta a ligeramente curvada distalmente (Rauhut y Xu, 2005; Choiniere *et al.*, 2010; Makovicky *et al.*, 2012). Sin embargo, esta condición en MPCN-PV 738.1 podría ser producto del aplastamiento craneocaudal. En vista lateral o medial, el fémur (MPCN-PV 738) es ligeramente sigmoidea (Fig. IV.93), con el eje lateralmente convexo en la parte proximal y medialmente convexo en la parte distal, como ocurre en Coelurosauria (Wellnhofer, 1974; Ostrom, 1975, 1976; Currie y Peng, 1993; Russell y Dong, 1993; Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Forster *et al.*, 1998; Norell y Makovicky, 1999; Currie y Dong, 2001; Elzanowski, 2002; Hwang *et al.*, 2002; Xu, 2002; Burnham, 2004; Novas y Pol, 2005; Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2010; Turner *et al.*, 2012; Brusatte *et al.*, 2014; Tsuihiji *et al.*, 2014; Xu *et al.*, 2018).

En general, aunque este elemento está muy craquelado, las proporciones de las partes conservadas indican que el fémur del lote MPCN-PV 738 era largo y robusto, como ocurre en alvarezsaurios basales y probablemente en *Patagonykus* (Novas, 1997; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018), a excepción del holotipo de *Bonapartenykus ultimus*, ya que sus proporciones indican un elemento corto y robusto (Agnolin *et al.*, 2012). Esto difiere en Parvicursorinae, ya que este elemento es alargado y delgado (Chiappe *et al.*, 2002; Averianov y Lopatin, 2022).

La cabeza femoral es robusta y se proyecta medialmente y en sentido ligeramente dorsal, tal como ocurre en *Bannykus* (IVPP V25026), y *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116). Esta condición no es discernible en *Bonapartenykus ultimus*, aunque es probable que

estuviera también presente en este taxon, en función de la morfología conservada en la base de su cabeza femoral. La cabeza femoral de MPCN-PV 738.1 es craneocaudalmente estrecha, como ocurre en *Anomalipes* (Yu *et al.*, 2018), a diferencia de otros taxones de alvarezsaurios donde la cabeza femoral tiene una sección transversal subcircular (Bonaparte, 1991; Perle *et al.*, 1994; Karhu y Rautian, 1996; Rauhut y Xu, 2005; Martinelli y Vera, 2007; Xu *et al.*, 2010; Gianechini *et al.*, 2018; Xu *et al.*, 2018). Caudalmente a la cabeza femoral, hay un surco ancho, prominente y oblicuo (Fig. IV.93), que corresponde al paso del *ligamentum capitis femoris* (Baumel y Witmer, 1993). Este surco está presente en *Zuolong salleei* (Choiniere, 2010), aunque no se observa en otros alvarezsaurios.

En vista craneal, la cabeza femoral y el trocánter mayor están separados por una hendidura (Fig. IV.93), una condición observable en *Patagonykus* (Novas, 1997), *Achillesaurus* (Martinelli y Vera, 2007), probablemente *Alvarezsaurus* (MUCPv-54), y en el material tipo de *Bonapartenykus* (MPCA 1290). Esta condición contrasta con la observada en *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Xiyunykus* y *Tugulusaurus*, donde la cabeza femoral confluye con el trocánter mayor (Rauhut y Xu, 2005; Xu *et al.*, 2005, 2018; Qin *et al.*, 2019). Como mencionan Coria *et al.* (2007), en MPCN-PV 738.1 el trocánter mayor es convexo dorsalmente, plano lateralmente y su borde superior al mismo nivel que la superficie dorsal de la cabeza femoral, y craneocaudalmente expandido (Fig. IV.93). Sin embargo, no hay evidencia de fusión parcial entre los trocánteres mayor, menor y posterior para formar una cresta trocantérica (*n.b.*, condición observada en Parvicursorinae). El trocánter posterior es prominente, de ubicación proximal y plano transversalmente, y probablemente su proyección dorsal habría sido más baja que la del trocánter mayor, tal como ocurre en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Shishugounykus*; Qin *et al.*, 2019). En la zona caudomedial, se aprecia una zona bastante rugosa en la diáfisis con numerosos pequeños tubérculos, que es la cicatriz de inserción del *M. caudofemoralis longus* (Carrano y Hutchinson, 2002).

En vista caudal, hay una cresta lateral longitudinal bien desarrollada (Fig. IV.93), como se observa en algunos dromeosáuridos (Norell y Makovicky, 1999; Hutchinson, 2001; Brisón Egli *et al.*, 2017; Gianechini *et al.*, 2018). Esta cresta constituye la línea intermuscular caudal que separa las áreas de inserción de *M. femorotibialis externus*

(cranealmente) y *M. adductor femoris* (caudomedialmente). Al igual que en el fémur de *Bonapartenykus*, la superficie lateral del fémur presenta una gran protuberancia esculpida, la cual probablemente constituye la cicatriz para la inserción del *M. iliofemoralis externus* (Carrano y Hutchinson, 2002; Agnolín *et al.*, 2012).

La superficie caudal de la diáfisis está muy aplastada, pero se observan los cóndilos medial y lateral, separados por una profunda fosa poplíteica que adopta la forma de un surco longitudinal (Fig. IV.93). Presumiblemente, el cóndilo lateral es un poco más grande que el cóndilo medial (Fig. IV.93). No se observa un tubérculo ectocondíleo femoral, dada la naturaleza fragmentaria del elemento.

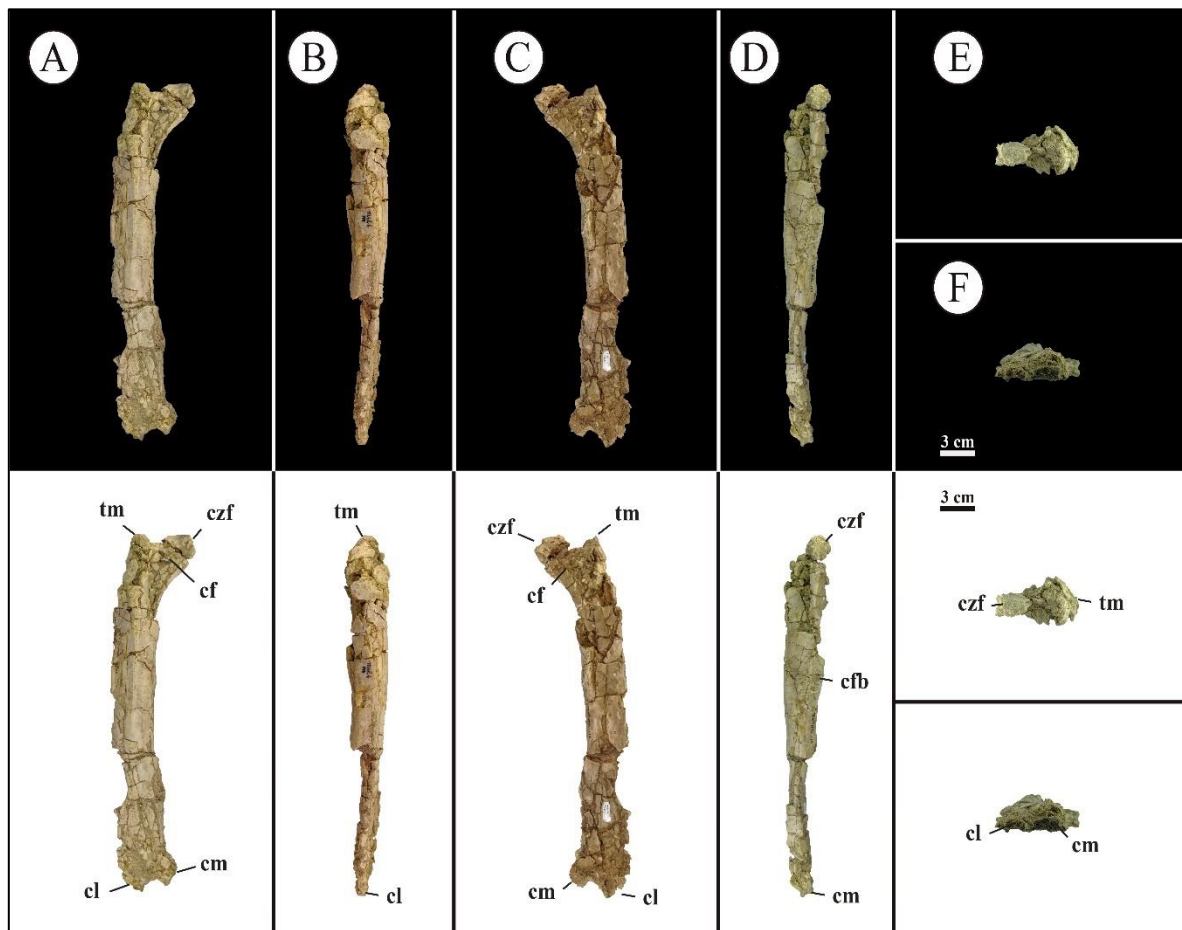


Figura IV.93. Fémur derecho del espécimen MPCN-PV 738.1. A, vista craneal; B, vista lateral; vista caudal; C, vista caudal; D, vista medial; E, vista proximal; F, vista distal. Abreviaturas: tm, trocánter mayor; cf, cuello femoral; czf, cabeza femoral; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial. Escala equivalente a 3 cm.

4.7.7.2.3.2. Tibia

MPCN-PV 738.24 corresponde a una porción proximal del eje tibial derecho (Fig. IV.94). Dado que carece de su superficie articular proximal, se reconoce principalmente por su morfología general y la cresta fibular (Fig. IV.94). La diáfisis de la tibia de MPCN-PV 738.24 es recta en vista craneal y caudal (Fig. IV.94), tal como ocurre en *Shishugouonykus* (Qin *et al.*, 2019), *Patagonykus* (MCF-PVPH 37) y *Bonapartenykus* (MPCA 1290). No obstante, esta condición difiere de la observada en formas de ramificación temprana (*e.g.*, *Tugulusaurus*; Rauhut y Xu, 2005) y tardía (*e.g.*, *Mononykus*, *Parvicursor*; Perle *et al.*, 1994; Averianov y Lopatin, 2022), cuyo eje está arqueado. En vista lateral y medial, el eje parecería arquearse ligeramente como en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Shishugouonykus*, *Tugulusaurus*, *Bonapartenykus*; Rauhut y Xu, 2005; Agnolin *et al.*, 2012; Qin *et al.*, 2019). Esta condición difiere de *Patagonykus* (MCF-PVPH 37), cuyo eje es recto, y de los alvarezsaurios derivados (*e.g.*, *Mononykus*, *Parvicursor*; Perle *et al.*, 1994; Averianov y Lopatin, 2022), donde el eje está fuertemente arqueado.

Proximalmente, el eje se expande transversalmente y tiene forma de “D”, mientras que distalmente se comprime siendo subcircular en sección transversal. Esta morfología se observa en los alvarezsaurios derivados (*e.g.*, *Xixianykus*, *Linhenykus*, *Parvicursor*; Xu *et al.*, 2010, 2013; Averianov y Lopatin, 2022), y se distingue del eje robusto y subcircular presente en los alvarezsaurios *Shishugouonykus* (Qin *et al.*, 2019), *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018), *Alnashetri* (MPCA 477), *Patagonykus* (MCF-PVPH 37) y *Bonapartenykus* (MPCA 1290).

La cresta fibular es muy prominente y afilada (Fig. IV.94), a diferencia de los alvarezsaurios basales como *Shishugouonykus* (Qin *et al.*, 2019), *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010) y *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018), algunas formas derivadas como *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Linhenykus* (Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2013), o incluso formas patagónicas como *Patagonykus* (Novas, 1996, 1997). En vista craneal o caudal, la cresta fibular tiene forma cuadrangular con el margen distal cóncavo, a diferencia de la característica cresta fibular de perfil convexo presente en los alvarezsaurios (Perle *et al.*, 1994; Novas, 1996, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010, 2013; Xu *et al.*, 2013, 2018; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022). Craneocaudalmente, esta cresta

se comprime fuertemente (Fig. IV.94). Esta cresta se eleva en la superficie lateral probablemente cerca del extremo proximal, como ocurre en otros alvarezsaurios (Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Rauhut y Xu, 2005; Choiniere *et al.*, 2010; Choiniere *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019).

La superficie caudal de la diáfisis tibial es plana, mientras que la superficie medial es convexa y ligeramente plana en su parte craneomedial tal como ocurre en Parvicursorinae (Xu *et al.*, 2010, 2013; Averianov y Lopatin, 2022). En la superficie craneal, cerca de la base de la cresta fibular, hay un surco que se orienta proximalmente, haciéndose más marcado distalmente. Proximalmente, esta ranura divide el eje en dos secciones convexas (Fig. IV.94).

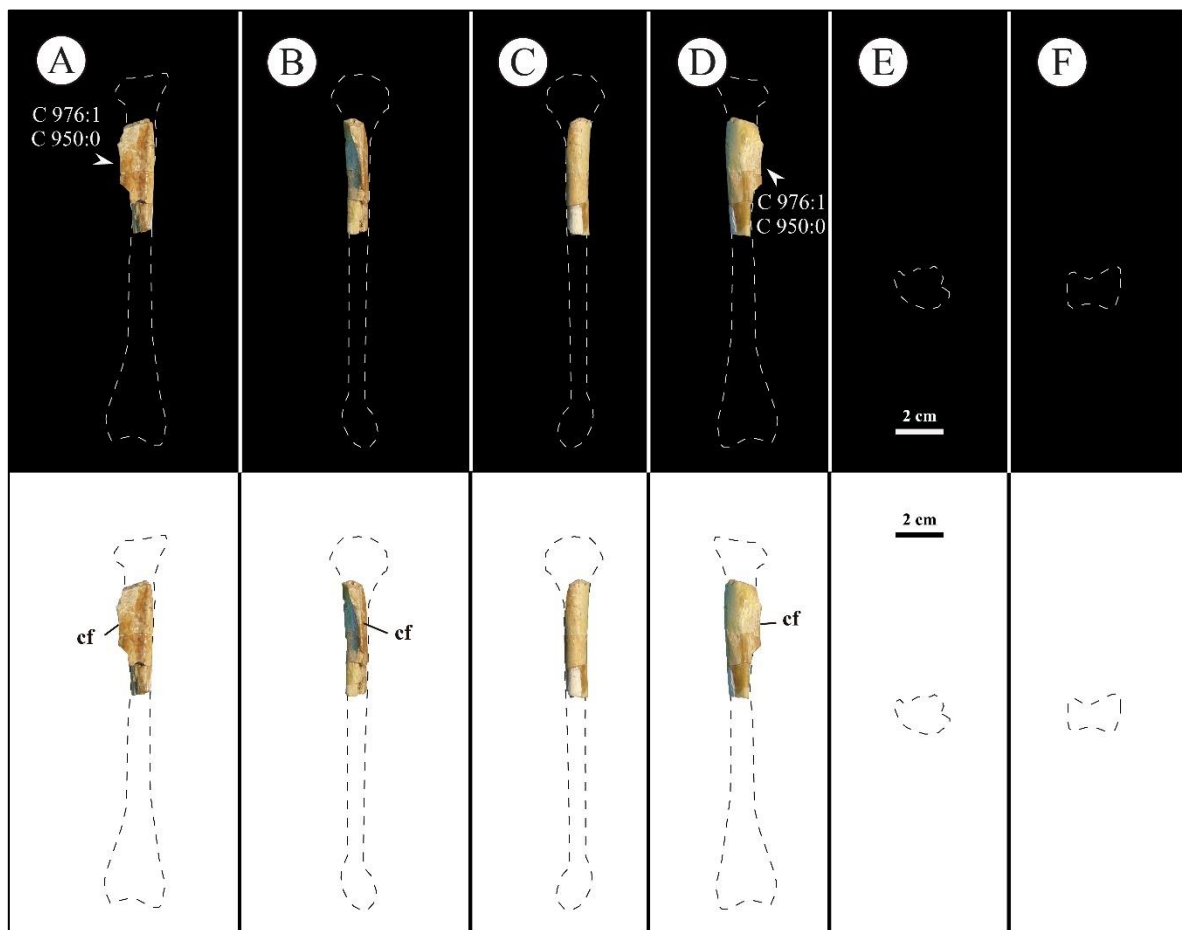


Figura IV.94. Tibia derecha del espécimen MPCN-PV 738.24. A, vista craneal; B, vista lateral; C, vista medial; D, vista caudal; E, vista proximal; F, vista distal. Las líneas punteadas representan la

reconstrucción del elemento a partir de los alvarezsaurios que conservan tibia. Abreviaturas: cf, cresta fibular. Escala equivalente a 2 cm.

4.7.7.2.3.3. Fíbula

La fíbula MPCN-PV 738.13 se encuentra representada por un extremo proximal derecho (Fig. IV.95). Este elemento se encuentra muy erosionado y con marcas de depredación (Fig. IV.95). Proximalmente, el eje de la fíbula se expande craneocaudalmente y se comprime lateralmente, adelgazándose distalmente, diferenciándose de la condición fuertemente comprimida lateromedialmente que se presenta en otros alvarezsaurios (Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2010, 2018; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022). En vista proximal, la fíbula tiene forma de media luna (Fig. IV.95), estando menos comprimida cranealmente que caudalmente (Fig. IV.95), tal como ocurre en otros alvarezsaurios (Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2010, 2018; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022). A su vez, la superficie articular proximal es convexa e inclinada caudalmente, como se observa en *Patagonykus* (MCF-PVPH 37). La cara lateral es convexa como en *Shishugounykus* (Qin *et al.*, 2019), *Xiyunykus* (Xu *et al.*, 2018), *Patagonykus* (MCF-PVPH 37) y Parvicursorinae (Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2010; Averianov y Lopatin, 2022). La cara medial es plana (Fig. X), a diferencia de otros alvarezsaurios (Novas, 1997; Chiappe *et al.*, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2010, 2018; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022), donde la cara medial es cóncava.

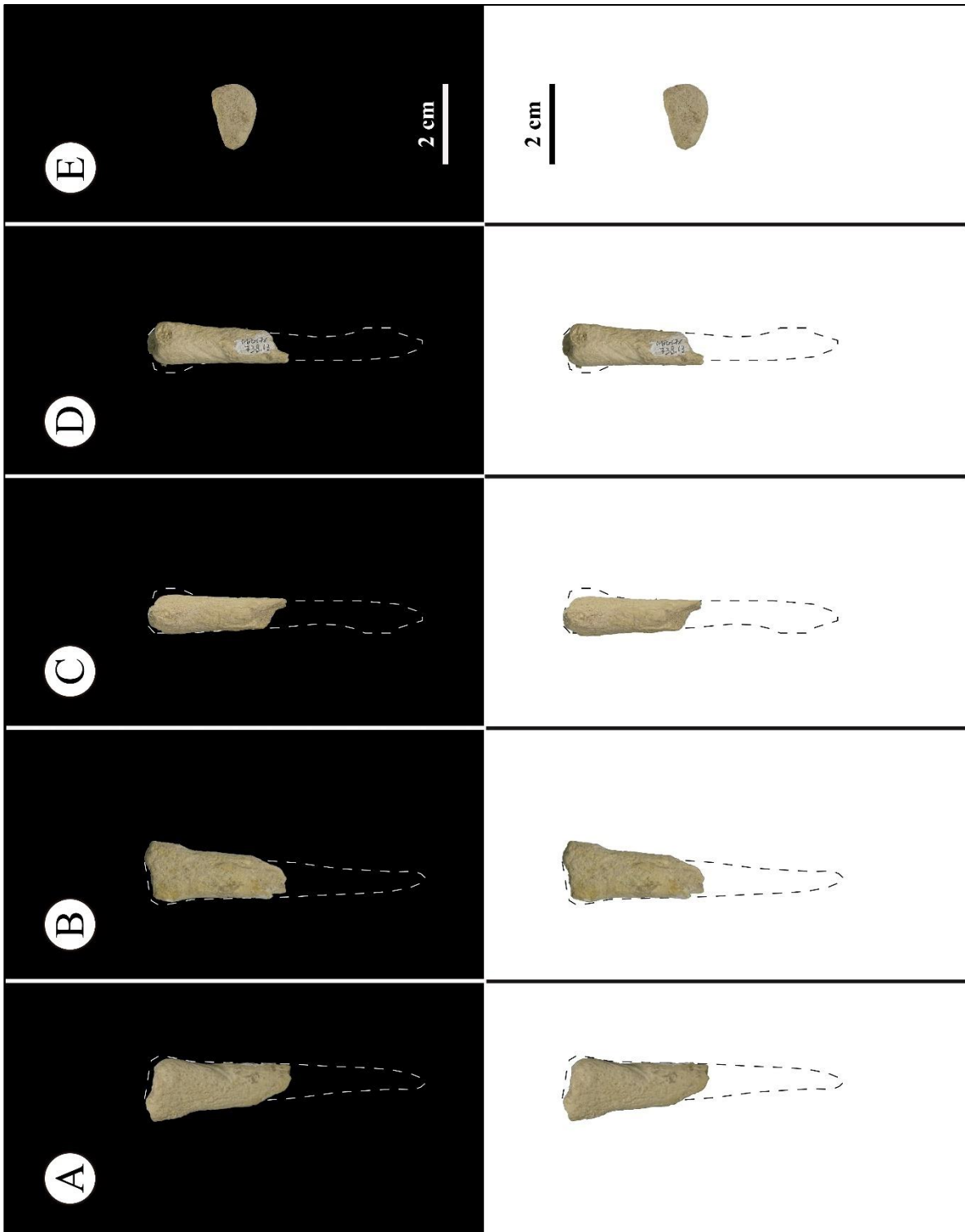


Figura IV.95. Fíbula derecha del espécimen MPCN-PV 738.13. A, vista lateral; B, vista medial; C, vista craneal; D, vista caudal; E, vista proximal. Las líneas punteadas representan la reconstrucción del elemento a partir de los alvarezsáuridos del Cretácico Superior. Escala equivalente a 2 cm.

4.7.7.2.3.4. Metatarsales

Metatarsal I

El metatarsal derecho I se encuentra bien conservado, aunque carece de su extremo proximal, por lo que es imposible conocer su forma exacta en este sector. Sin embargo habría estado atenuado proximalmente, donde se articularía con el metatarsal II, siendo una simple articulación a tope apoyada contra el eje del metatarsal II, como en otros alvarezsáuridos (*e.g.*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Albinykus*, *Linhenykus*; Perle *et al.*, 1994; Turner *et al.*, 2009; Nesbitt *et al.*, 2011; Hone *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2013), tiranosáuridos (Norell *et al.*, 2001; Brochu, 2003; Brusatte *et al.*, 2012), compsognatosáuridos (Hwang *et al.*, 2004), algunos ornitomimosaurios (Kobayashi y Barsbold, 2005; Makovicky *et al.*, 2010), oviraptorosaurios (Ji *et al.*, 1998; Makovicky y Sues, 1998; Funston *et al.*, 2018), dromeosáuridos (Ostrom, 1969; Norell y Makovicky, 1997; Hwang *et al.*, 2002; Xu, 2002; Novas y Pol, 2005; Turner *et al.*, 2011; Zheng *et al.*, 2010) y troodontidos (Currie y Dong, 2001; Xu, 2002; Xu y Norell, 2004).

El eje de este metatarsal es proximodistalmente corto como en la mayoría de los celurosaurios, en forma de espiga, comprimido craneocaudalmente, pero expandido distalmente como ocurre en algunos maniraptores (*e.g.*, *Buitreraptor*, *Neuquenraptor* y *Kol*; Turner *et al.*, 2009; Brissón Egli *et al.*, 2017; Gianechini *et al.*, 2018). La diáfisis está fuertemente comprimida craneocaudalmente y expandida transversalmente (Fig. IV.96), siendo su superficie medial filosa y su superficie lateral redondeada, como ocurre en unenlagiinos (Gianechini *et al.*, 2018). Proximodistalmente, el eje está ligeramente curvado craneocaudalmente, a diferencia del hueso en forma de "J" de aves como *Pengornis*, *Gobipteryx*, *Concornis*, *Neuquenornis*, *Sapeornis*, *Yixianornis*, *Yanornis*, *Jeholornis*, *Confuciusornis* (Turner *et al.*, 2009, 2012; Brusatte *et al.*, 2014; Xu *et al.*, 2018). La superficie laterocaudal del eje es ligeramente plana, a diferencia de la condición observada en unenlagiinos (Gianechini *et al.*, 2018). Distalmente, en la parte lateral de este elemento,

existe un pequeño proceso en forma de pestaña, como en *Buitreraptor* (MPCA 245) y *Neuquenraptor* (MCF PVPH 77), aunque en este último está más desarrollado.

En vista craneal o caudal, el extremo articular distal es asimétrico, con el cóndilo lateral desarrollado más distalmente que el cóndilo medial. El cóndilo lateral es grande y tiene un anillo troclear expandido transversalmente, donde los dos cóndilos están separados por un surco profundo (Fig. IV.96), una condición similar a la de algunos dromeosáuridos (*e.g.*, *Neuquenraptor*, *Mahakala*, *Deinonychus*, *Velociraptor*, *Bambiraptor* y *Adasaurus*; Ostrom, 1969; Norell y Makovicky, 1997; Burnham, 2004; Fowler *et al.*, 2011; Turner *et al.*, 2011, Brissón Egli *et al.*, 2017). En vista distal, el extremo articular está fuertemente desarrollado cranealmente, lo que se denota en la forma del cóndilo redondeado y robusto, que tiene una superficie lisa (Fig. IV.96). Tanto en el lado lateral como en el medial se encuentran las fosas de los ligamentos colaterales (Fig. IV.96), a diferencia de *Kol*, donde convergen caudalmente (Turner *et al.*, 2009). Ambas fosas están ubicadas en el centro y tienen un contorno subtriangular, siendo la fosa medial la más grande y profunda, a diferencia de lo que ocurre en *Buitreraptor* (Gianechini *et al.*, 2018) y *Parvicursor* (Karhu y Rautian, 1996; Averianov y Lopatin, 2022), aunque este último taxon la fosa de ligamento colateral medial es la más profunda.

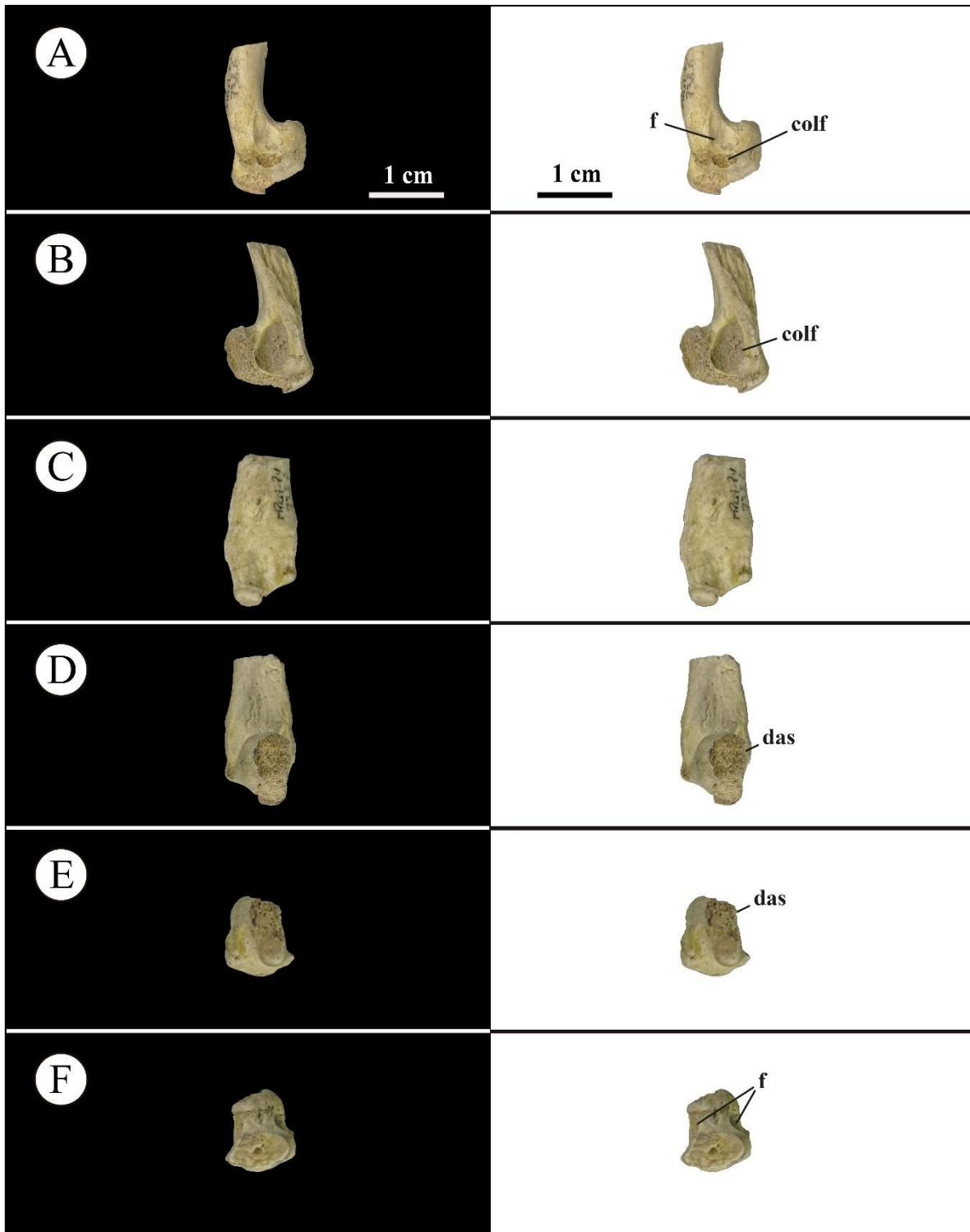


Figura IV.96. Metatarsal derecho I del espécimen MPCN-PV 738.6. A, vista lateral; B, vista medial; C, vista craneal; D, vista caudal; E, vista distal; F, vista proximal. Abreviaturas: f, fosa; das, superficie articular distal; colf, fosa de ligamento colateral. Escala equivalente a 1 cm.

Metatarsal II

Solamente se preservan tres fragmentos correspondientes a los sectores proximal, medio y distal del metatarsal II izquierdo (MPCN-PV 738.5; Fig. IV.97). Proximalmente, el eje se expande craneocaudalmente como sucede en otros alvarezsaurios (Turner *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2010). La superficie articular proximal es ligeramente cóncava craneocaudalmente, y de contorno ovalado (Fig. IV.97), a diferencia de la condición subrectangular presente en *Patagonykus* (MCF-PVPH 37). El margen medial es ligeramente convexo como en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Haplocheirus*, *Patagonykus*; Novas, 1997; Choiniere, 2010), pero fuertemente convexo en *Alvarezsaurus* (MUCPv 54), *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116) y *Alnashetri* (MPCA 477). A diferencia de otros alvarezsaurios, el metatarsal II del lote de materiales MPCN-PV 738 presenta unas crestas delgadas que se desarrollan longitudinalmente sobre el sector más caudal de la cara medial (Fig. IV.97). Respecto a la cara lateral, donde contacta con el metatarsal III, ésta es ligeramente cóncava, recorrida longitudinalmente por un surco. Distalmente, este surco desaparece, aunque el sector más craneal se comprime, formando una pestaña en su sector más caudal. Probablemente este sector sea donde el metatarsal III se comprime lateromedialmente, originando la forma típica de contorno en forma de triángulo. Este elemento tiene una sección transversal subtriangular a lo largo de su mitad distal (Fig. IV.97). Así, las superficies craneal y medial de la diáfisis son ligeramente convexas, mientras que la superficie lateral es plana y está inclinada caudomedialmente.

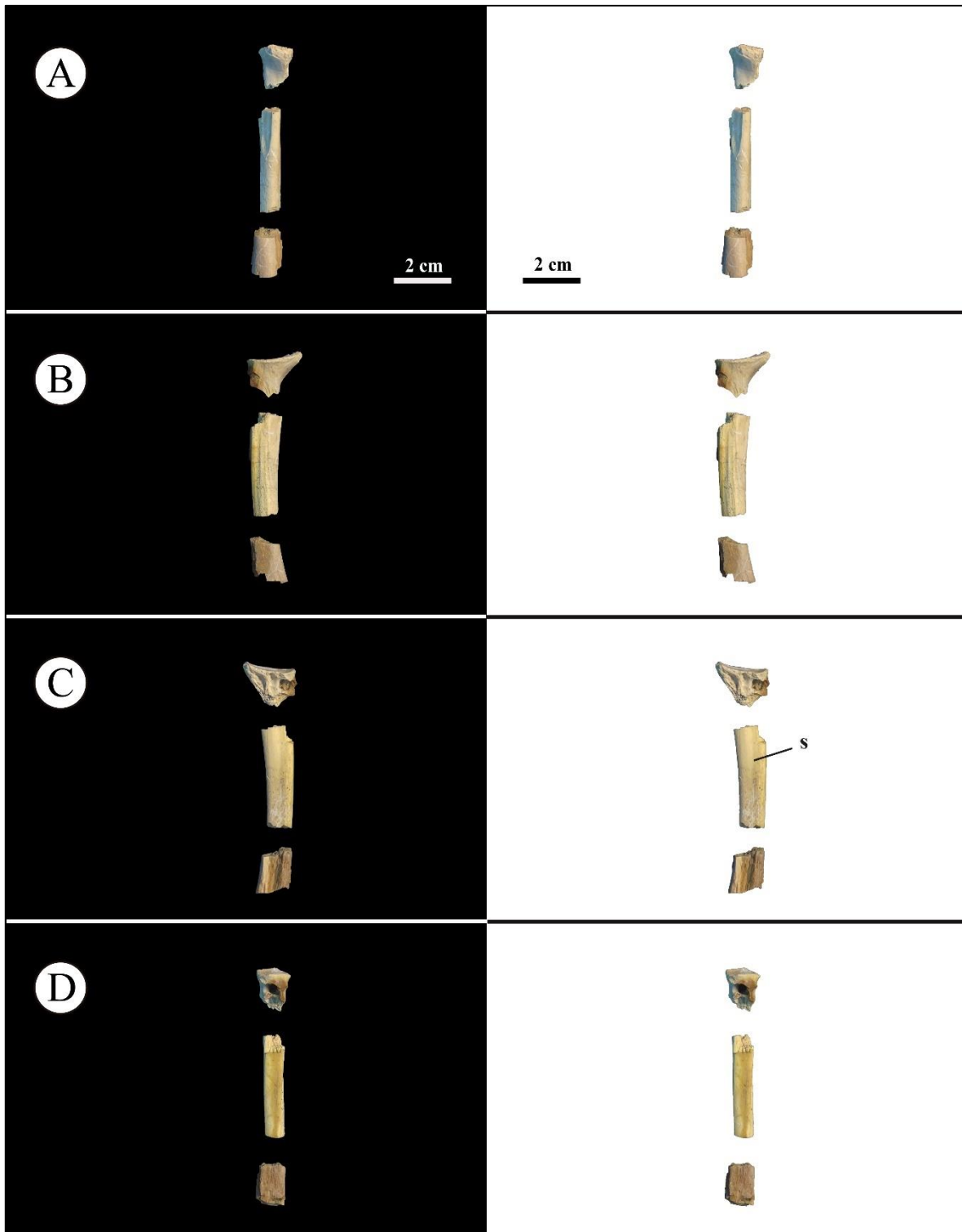


Figura IV.97. Metatarsal II izquierdo del espécimen MPCN-PV 738.5. A, vista craneal; B, vista medial; C, vista lateral; D, vista caudal. Abreviaturas: s, surco. Escala equivalente a 2 cm.

Metatarsal III

Tres elementos se interpretan como fragmentos correspondientes al sector próximo-medio y distal del metatarsal III (MPCN-PV 738.25/33/34; Fig. IV.98), representando a tres individuos probablemente de diferentes etapas ontogenéticas. Los dos fragmentos más pequeños corresponderían a la porción distal de un metatarsal III izquierdo (MPCN-PV 738.33/34; Fig. IV.98), probablemente perteneciente a un individuo juvenil por sus proporciones, mientras que el fragmento de mayor tamaño es el sector próximo-medio de un metatarsal III derecho (MPCN-PV 738.25; Fig. IV.98), representando un individuo de mayor tamaño. En general, los dos fragmentos más pequeños están bien conservados, mientras que el otro está muy erosionado.

El metatarsal III derecho del lote MPCN-PV 738 es alargado y delgado, como en otros alvarezsaurios (Bonaparte, 1991; Perle *et al.*, 1994; Chiappe *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Alifanov y Barsbold, 2009; Turner *et al.*, 2009; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2018). Este elemento se encuentra ligeramente arqueado craneocaudalmente (Fig. IV.98), como ocurre en *Kol ghuva* (Turner *et al.*, 2009; fig. 2). La superficie craneal del eje es convexa a lo largo de su longitud próximo-distal, como en los alvarezsaurios basales (*i.e.*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Alvarezsaurus* y *Achillesaurus*). La porción distal de la superficie craneal se expande transversalmente, lo que también se puede ver en los otros dos fragmentos más pequeños (Fig. IV.98). Esta condición se observa solo en algunos Parvicursorinae tales como *Kol*, *Mononykus*, *Albertonykus*, *Parvicursor* y *Linhenykus* (Perle *et al.*, 1994; Longrich y Currie, 2009; Turner *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2013, Averianov y Lopatin, 2022), y unenlagiinos (Gianechini *et al.*, 2018). La superficie caudal está claramente pellizcada, como ocurre en los alvarezsaurios (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Alvarezsaurus*, *Achillesaurus*, *Kol*, *Mononykus*, *Albertonykus*, *Parvicursor*, *Linhenykus*; Perle *et al.*, 1994; Longrich y Currie, 2009; Turner *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2013, Averianov y Lopatin, 2022), lo que produce surcos sinuosos en la línea media que definen las superficies de contacto de los metatarsales II y IV. Estos surcos para los metatarsales II y IV discurren paralelos y longitudinalmente a lo largo de la diáfisis en la superficie caudal del metatarsal III (Fig. IV.98). No hay evidencia de que el extremo proximal del metatarsal III esté completamente oculto entre los metatarsales II y IV, como se observa en

Parvicursorinae. Esta morfología corresponde a una condición subarctometatarso, intermedia entre las formas de ramificación temprana (*e.g.*, *Aorun*, *Bannykus*; Choiniere *et al.*, 2013; Xu *et al.*, 2018) y los Parvicursorinae (Bonaparte, 1991; Holtz, 1995; Perle *et al.*, 1994; Longrich y Currie, 2009; Turner *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2010, 2013).

El extremo proximal del eje tiene una sección transversal subtriangular, como ocurre en *Achillesaurus* (MACN-PV-RN 1116), pero no está tan comprimido lateromedialmente como en este último taxón. La condición en MPCN-PV 738 contrasta con la observada en formas basales como *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Alnashetri*, *Alvarezsaurus* y *Patagonykus*, donde el eje está fuertemente comprimido, dando como resultado una sección transversal elíptica. En MPCN-PV 738, el eje distal tiene forma de T en la sección transversal, como ocurre en los alvarezsaurios basales (*Shishugounykus*, *Xiyunykus*; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019) y Parvicursorinae (Xu *et al.*, 2013; Fowler *et al.*, 2020; Averianov y Lopatin, 2022).

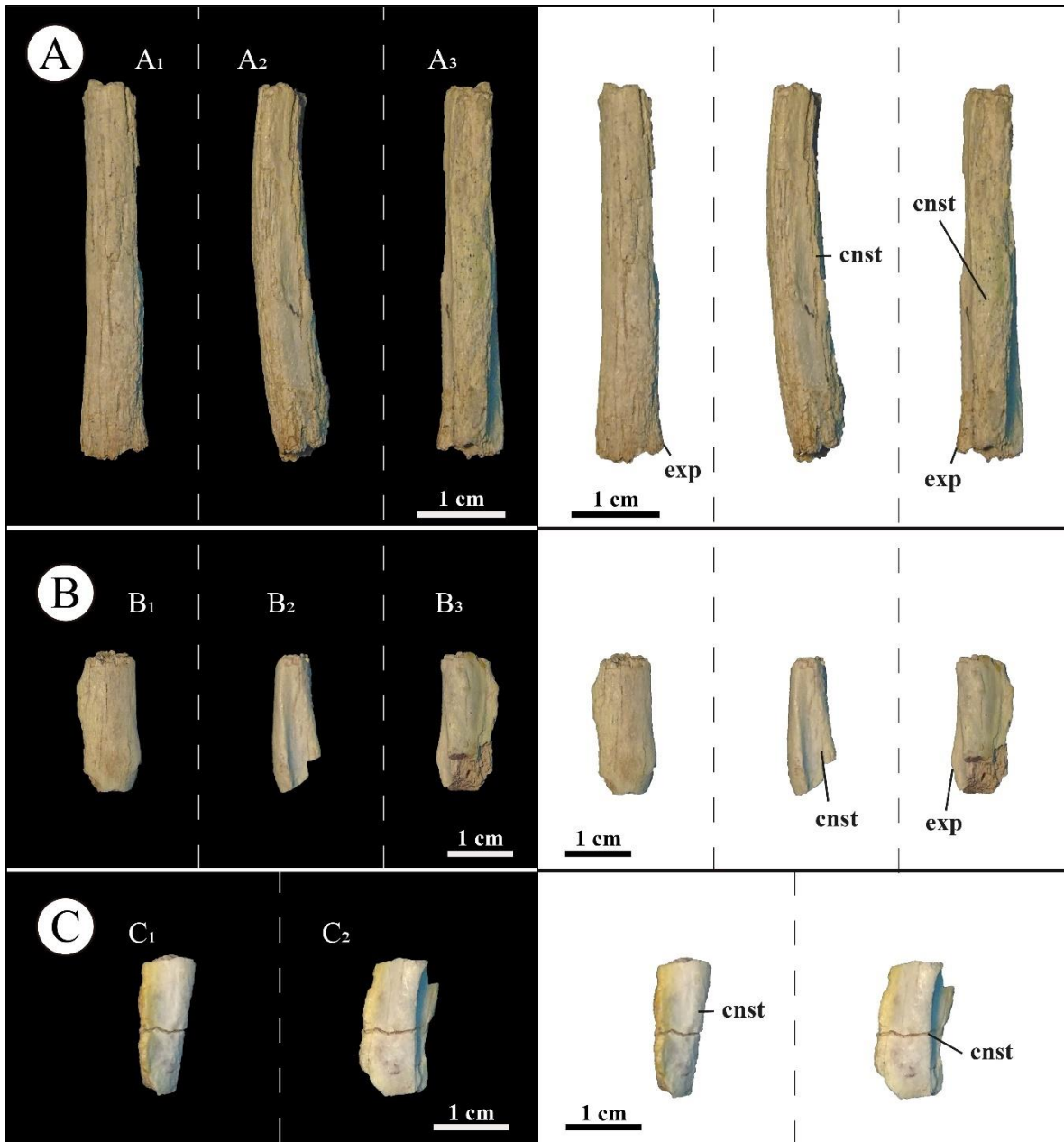


Figura IV.98. Metatarsal III del espécimen MPCN-PV 738. A, MPCN-PV 738.25 en vista craneal (A1), lateral (A2), y caudal (A3); B, MPCN-PV 738.33 en vista craneal (B1), medial (B2) y caudal (B3); MPCN-PV 738.34 en vista medial (C1) y caudal (C2). Abreviaturas: exp, expansión lateral; cnst, constricción del eje. Escala equivalente a 1 cm.

4.7.7.2.3.5. Falanges pedales

Falange II-3 (ungueal)

El elemento MPCN-PV 738.46 fue descrito originalmente por Salgado *et al.* (2009) como una falange ungueal del pie derecho indeterminada. Con base en la morfología general de los especímenes de *Parvicursor*, *Mononykus*, *Shuvuuia* y *Kol* (Chiappe *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009; Averianov y Lopatin, 2022), aquí se asigna este elemento como una falange ungueal derecha perteneciente al dedo II del pie. Este elemento se encuentra parcialmente completo, careciendo de su porción más distal (Fig. IV.99).

MPCN-PV 738.46 es corto craneocaudalmente en comparación con las ungueales III y IV, comprimido transversalmente y ligeramente curvado caudalmente (Fig. IV.99), más que en las formas derivadas de Asia. Su superficie articular proximal es dorsoventralmente mucho más extendida que el sector ventral (Fig. IV.99). Lateralmente en la esquina craneoventral del elemento, hay un tubérculo flexor moderadamente desarrollado (Fig. IV.99). El eje está curvado medialmente en vista dorsal (Fig. IV.99), y la superficie lateral es mucho más convexa que la superficie medial, como ocurre en otros alvarezsáuridos. Como mencionan Salgado *et al.* (2009), las superficies lateral y medial tienen surcos longitudinales (Fig. IV.99), aunque la externa (= lateral) es mucho más profunda y bifurcada cranealmente que en *Patagonykus* (MCF-PVPH 37).

Dorsalmente, ambas superficies convergen en un borde filoso o carena, que se desplaza distalmente hacia la superficie medial. La misma morfología se presenta ventralmente, con la diferencia que este borde se sitúa en el lado opuesto (Fig. IV.99). La superficie articular craneal es mucho más alta que ancha, asimétrica y de forma subtriangular.

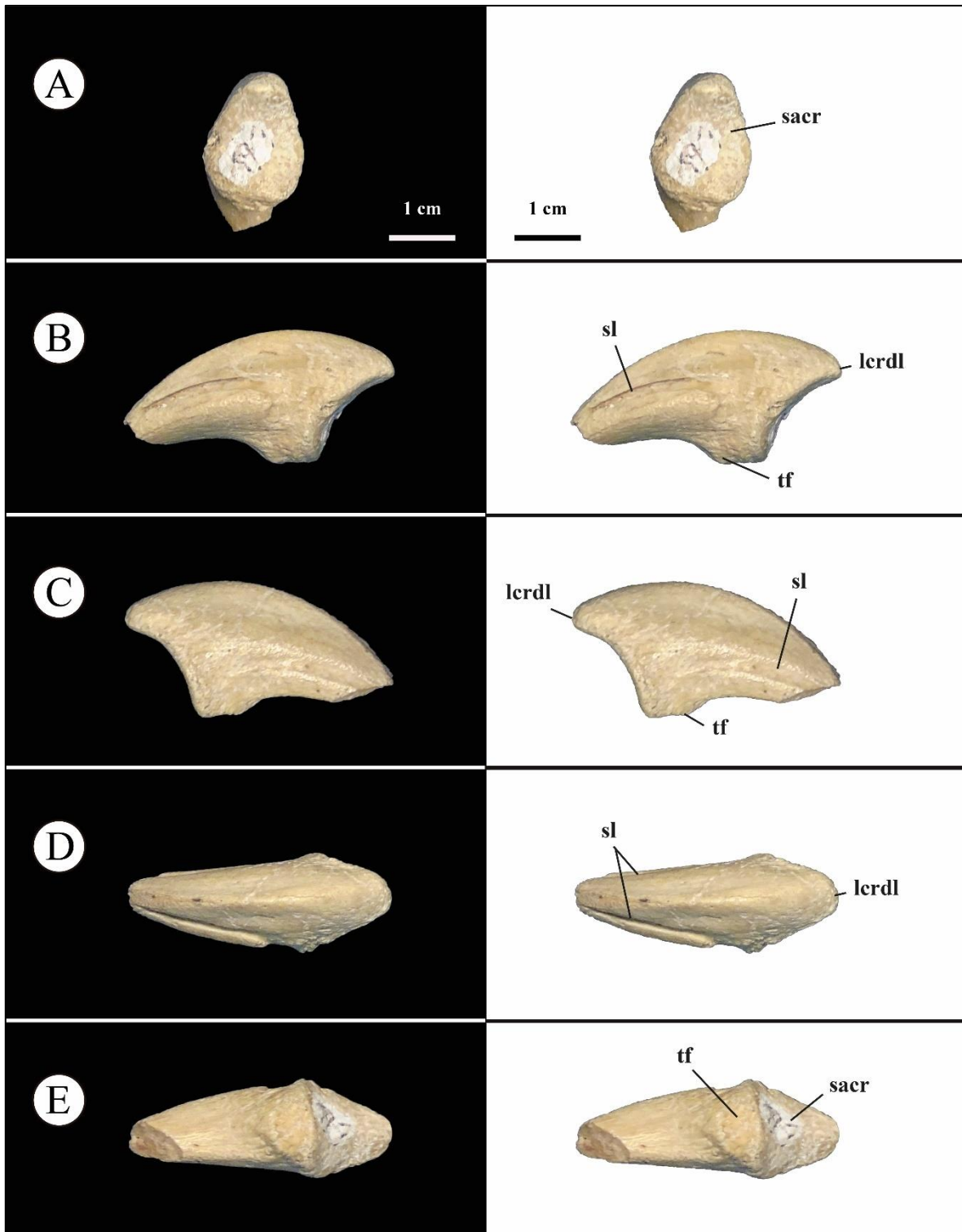


Figura IV.99. Falange ungueal del dígito pedal II del espécimen MPCN-PV 738.46. A, vista craneal; B, vista lateral; C, vista medial; D, vista dorsal; E, vista ventral. Abreviaturas: sl, surco longitudinal; sacr, superficie articular craneal; tf, tubérculo flexor. Escala equivalente a 1 cm.

Falange III-1

MPCN-PV 738.22 se considera un fragmento proximal de una falange pedal derecha III-1. Este elemento solo conserva su sector más proximal (Fig. IV.100). Esta falange es probablemente la falange del pie de mayor tamaño, como ocurre en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Shishugouonykus*, *Aorun*, *Parvicursor*, *Shuvuuia*, *Mononykus*, *Kol*). En vista lateral o medial, este elemento se adelgaza caudalmente, dando a toda la falange conservada una forma de triángulo isósceles (Fig. IV.100), como ocurre en otros alvarezsaurios (*e.g.*, *Kolghuva*; Turner *et al.*, 2009) y unenlagiinos (*e.g.*, *Neuquenraptor argentinus*; Brissón Eglí *et al.*, 2017). A diferencia de los unenlagiinos, el margen dorsal de la falange III-1 de los alvarezsaurios muestra cranealmente una pequeña convexidad, seguido de un margen cóncavo, con su extremo caudal delgado en sección transversal. La superficie de articulación craneal es dorsoventralmente cóncava, con los márgenes dorsal y ventral fuertemente desarrollados. Asimismo, la superficie craneal es más alta dorsoventralmente que ancha lateromedialmente y tiene un contorno asimétrico (Fig. IV.100). La superficie craneoventral es ligeramente cóncava en sentido lateromedial, con crestas medial y lateral de pequeño tamaño, restringidas únicamente al sector más craneal (Fig. IV.100).

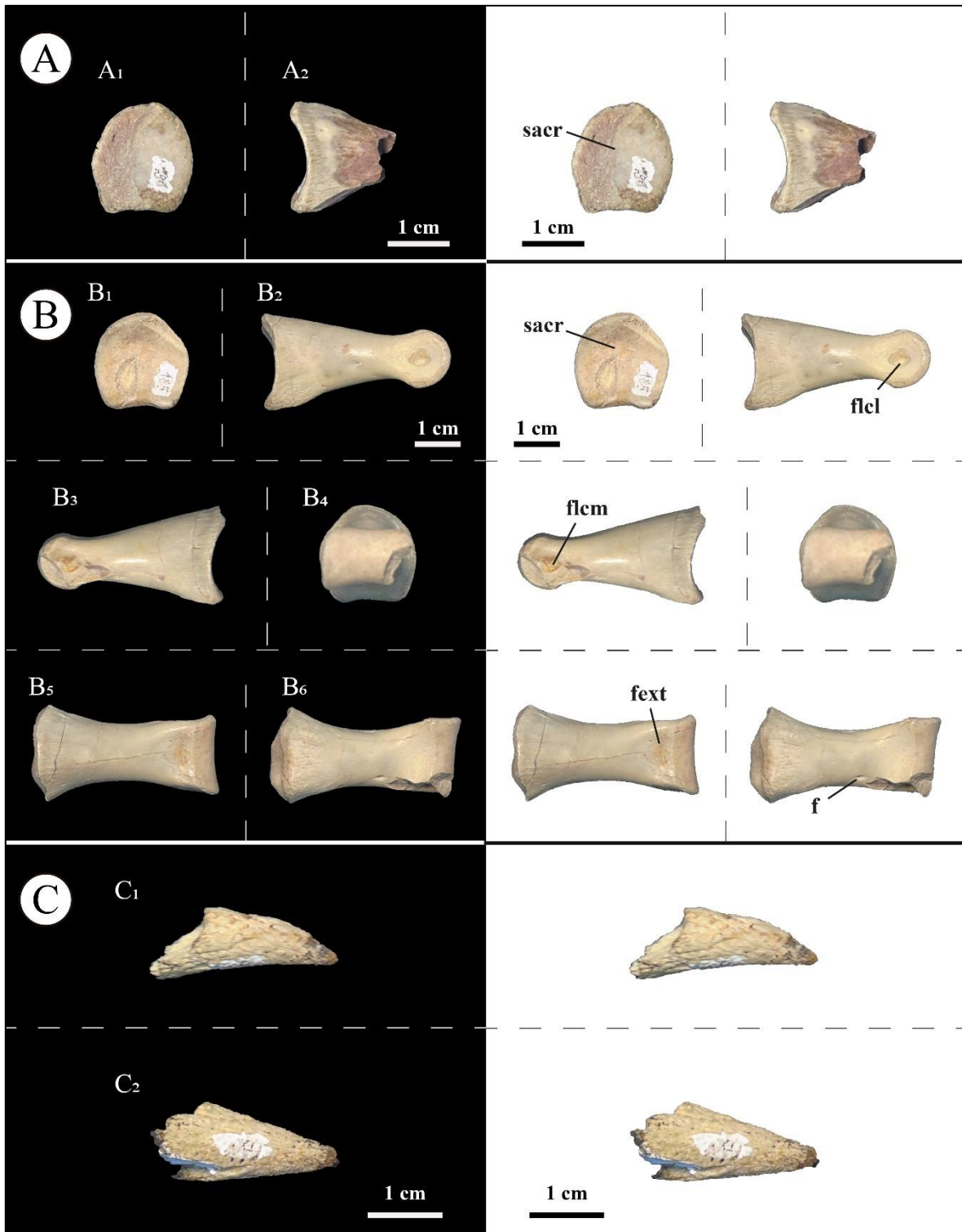


Figura IV.100. Falanges pedales del dedo III del espécimen MPCN-PV 738. A, MPCN-PV 738.22 falange III-1 derecha en vista craneal (A1) y lateral (A2); B, MPCN-PV 738.18 falange pedal III-2 izquierda en vista craneal (B1), medial (B2), lateral (B3), caudal (B4), dorsal (B5), y ventral (B6);

C, MPCN-PV 738.23 falange ungueal III-4 en vista lateral o medial (C1), y vista dorsal (C2). Abreviaturas: sacr, superficie articular craneal; flcl, fosa de ligamento colateral lateral; flcm, fosa de ligamento colateral medial; fext, fosa extensora. Escala equivalente a 1 cm.

Falange III-2

Originalmente, esta pieza fue considerada por Salgado *et al.* (2009) como falange pedal izquierda III-1. Aquí se reinterpreta como una falange pedal izquierda III-2 en función de sus dimensiones y morfología general. Este elemento carece únicamente de la porción ventrolateral del extremo distal (Fig. IV.100).

MPCN-PV 738.18 es más robusto y probablemente más corto que III-1. Es suboval en sección transversal a lo largo del eje, siendo más ancho que alto. Esta morfología es diferente a la descrita para otros alvarezsáuridos (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Parvicursor*, *Kol*, Turner *et al.*, 2009; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2022), pero similar a la morfología observada en Unenlagiidae (*e.g.*, *Neuquenraptor*, Brissón Eglí *et al.*, 2017; Gianechini *et al.*, 2018). Al igual que el elemento anterior, esta falange se vuelve más delgada caudalmente, cuando se ve lateralmente (Fig. IV.100), pero es más ancha transversalmente antes de la superficie articular caudal. Además, el margen ventral es fuertemente cóncavo en vista lateral (flexión del eje ligeramente en forma de arco) como ocurre en otros alvarezsáuridos. Caudalmente, en ambas superficies de la tróclea, se encuentra una fosa del ligamento colateral subelíptica profunda y bien definida (Fig. X).

La superficie articular caudal es más ancha que alta, pero es tan ancha como la superficie articular craneal y los cóndilos están bien desarrollados. En vista dorsal se observa una depresión extensora profunda y extensa craneocaudalmente, que le confiere una forma subtriangular (Fig. IV.100). El eje es recto y no arqueado, como ocurre en la falange III-1 de los alvarezsaurios. Craneoventralmente, hay crestas pequeñas y robustas, que definen un surco poco profundo pero ancho (Fig. IV.100).

La superficie articular craneal es asimétrica, subpentagonal, y es tan ancha como alta (Fig. IV.100). Como en el elemento anterior, los márgenes dorsal y ventral están fuertemente desarrollados.

Falange IV-2

El elemento MPCN-PV 738.23 está parcialmente completo; es corto craneocaudalmente y robusto (Fig. IV.101). En vista lateral es triangular debido a la presencia de una superficie articular craneal expandida dorsoventralmente (Fig. IV.101). A diferencia de *Kol* (Turner *et al.*, 2009), el eje es cóncavo ventralmente. Caudalmente, las fosas del ligamento colateral están presentes, son muy profundas, tienen forma de lágrima y están ubicadas en el centro (Fig. IV.101). Aunque no se conserva gran parte del sector dorsal, los cóndilos habrían sido asimétricos, en base al surco que separa a los dos cóndilos (Fig. IV.101). Craneoventralmente, esta falange es plana, a diferencia de otros alvarezsaurios y unenlagiinos. El contorno de su superficie articular craneal es subcuadrangular y fuertemente cóncavo dorsoventralmente.

Falange IV-3

Se considera una falange derecha IV-3 (MPCN-PV 738.19), y es inferior en longitud y robustez a la falange anterior, pero está notablemente comprimida lateromedialmente. Es fuertemente asimétrico cuando se ve en vista dorsal (Fig. IV.101). En el lado medial, y ubicado cranealmente en el eje, hay una protuberancia bien desarrollada (Fig. IV.101), similar a la observada en *Neuquenraptor* (Brisón Eglí *et al.*, 2017). La superficie articular distal es gínglimoide, con los anillos trocleares que llevan fosas de ligamento colateral ligeramente desarrollados, que se encuentran en el medio de la tróclea (Fig. IV.101). En vista dorsal, la fosa extensora es subtriangular, poco profunda y bien definida (Fig. IV.101). La superficie articular craneal es débilmente cóncava y el margen dorsal de la superficie articular craneal no se extiende cranealmente (Fig. IV.101) en comparación con las falanges más proximales.

Falange IV-4

Se conservan dos falanges de diferente tamaño, y se interpretan como falanges derecha e izquierda IV-4 (Fig. IV.101), probablemente representando dos individuos de diferente tamaño. Originalmente, el elemento MPCN-PV 738.21 fue considerado por Salgado *et al.* (2009) como falange pedal derecho IV-3. Sin embargo, la morfología de la falange IV-4 presente en MPCN-PV 738.21 es muy distintiva del resto.

En general, ambas falanges están bien conservadas, aunque el ejemplar MPCN-PV 738.21 carece de su porción craneodorsal. MPCN-PV 738.21 y MPCN-PV 738.20 se caracterizan por ser craneocaudalmente cortas y ligeramente más largas que anchas (Fig. X), como ocurre en *Parvicursor*, *Mononykus* y *Kol* (Perle *et al.*, 1994; Turner *et al.*, 2009; Averianov y Lopatin, 2022). Las superficies articulares craneales de ambas falanges son fuertemente cóncavas dorsoventralmente y convexas lateromedialmente, y los márgenes dorsales de las superficies se extienden cranealmente (Fig. IV.101), a diferencia de *Mononykus*, *Shuvuuia* y *Kol* (Perle *et al.*, 1994; Suzuki *et al.*, 2002; Turner *et al.*, 2009). A diferencia de Parvicursorinae, la superficie articular caudal es gínglimoide, con la presencia de un surco extensor dorsal. A su vez, las superficies medial y lateral de la articulación caudal están excavadas por una fosa redonda para la inserción de ligamentos colaterales (Fig. IV.101). Caudalmente, en la superficie ventral y a ambos lados del surco longitudinal, se desarrollan crestas redondeadas (Fig. IV.101), como se menciona para *Kol* (Turner *et al.*, 2009).

Falange IV-5 (ungueal)

MPCN-PV 738.45 fue considerado por Salgado *et al.* (2009) como una falange ungueal indeterminada. Aunque este elemento es fragmentario, aquí se considera como una falange pedal ungueal del dedo IV, en base a su ligera curvatura ventral (Fig. IV.101), al igual que ocurre en otros alvarezsáuridos (Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2013; Turner *et al.*, 2009; Averianov y Lopatin, 2022). En ambas superficies están presentes surcos longitudinales probablemente simétricos. Estos son únicos y no se extienden hasta el margen caudal (Fig. IV.101).

Falanges de posición indeterminada

Los fragmentos MPCN-PV 738.39 y MPCN-PV 738.41 son superficies articulares craneales. Estos son subpentagonales y ligeramente cóncavos, probablemente representando fragmentos del dígito III. MPCN-PV 738.17 es pequeño y corto craneocaudalmente. Si bien esta pieza carece de su porción dorsal, su morfología es similar a la del dedo IV.

MPCN-PV 738.54 es un fragmento proximodorsal de una falange ungueal, no descrito originalmente por Salgado *et al.* (2009). Esta pieza conserva la mayor parte de su superficie articular craneal, probablemente con contornos subcirculares. En ambas superficies se observan los surcos longitudinales.

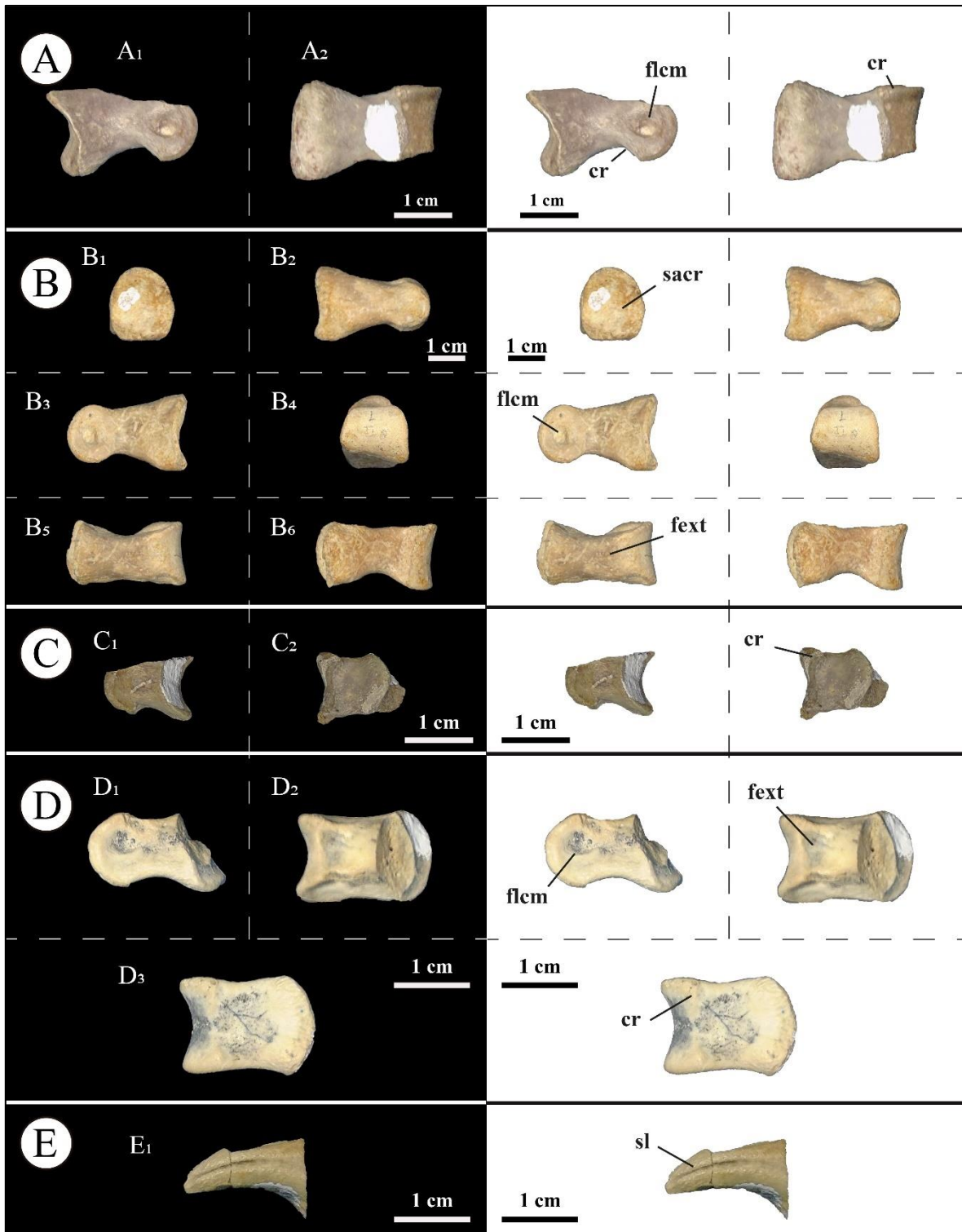


Figura IV.101. Falanges pedales del dedo IV del espécimen MPCN-PV 738. A, MPCN-PV 738.23 falange pedal IV-2 izquierda en vista medial (A1) y ventral (A2); B, MPCN-PV 738.19 falange pedal IV-3 derecha en vista craneal (B1), lateral (B2), medial (B3), caudal (B4), dorsal (B5) y

ventral (B6); C, MPCN-PV 738.20 falange pedal IV-4 izquierda en vista lateral (C1) y ventral (C2); D, MPCN-PV 738.21 falange pedal IV-4 derecha en vista medial (D1), dorsal (D2) y ventral (D3); E, MPCN-PV 738.45 falange ungueal IV-5 indeterminada en vista lateral o medial (E1). Abreviaturas: sl, surco longitudinal; cr, cresta; fext, fosa extensora; flcl, fosa de ligamento colateral lateral; flcm, fosa de ligamento colateral medial; sacr, superficie articular craneal. Escala equivalente a 1 cm.

CAPÍTULO V

ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

En este capítulo se ofrece un análisis filogenético en el que se incluyen distintos taxones de terópodos celurosaurios, con especial interés en resolver las relaciones de parentesco entre los diversos especímenes sudamericanos que integran el clado Alvarezsauria. Los caracteres utilizados que se detallan en el Anexo provienen principalmente de trabajos previos tales como Gianechini *et al.* (2018) y Xu *et al.* (2018). Otros han surgido durante el estudio directo de la anatomía de *Alvarezsaurus calvoi*, *Achillesaurus manazzoni*, *Patagonykus puertai*, *Bonapartenykus ultimus*, MPCN-PV 738 y a partir de observaciones realizadas sobre el espécimen *Alnashetri cerropoliciensis*, entre otros celurosaurios. Los taxones seleccionados para el análisis, detallando los materiales, procedencia geográfica y estratigráfica, están también incluidos en el Anexo, así como la lista de caracteres utilizada.

5.1. Comentarios sobre la taxonomía filogenética de Alvarezsauria

A continuación, se incluye una discusión sobre la nomenclatura taxonómica de Alvarezsauria, proponiendo algunas modificaciones que deberían formalizarse en futuras publicaciones.

Choiniere *et al.* (2010), mencionan que el rango de superfamilia Alvarezsauoidea Livezey y Zusi (2007) fue utilizado como sinónimo de Alvarezsauridae Bonaparte (1991) por Novas (1996), por lo que estos autores consideran que correspondería utilizar el clado Alvarezsauoidea. Sin embargo, aquí se puede observar lo siguiente: 1, originalmente Novas (1996, 1997) no utiliza el término Alvarezsauoidea para referirse a los alvarezsáuridos conocidos hasta ese momento, y 2, Choiniere *et al.* (2010) definen este clado como el más inclusivo que comparte un ancestro común más reciente con *Alvarezsaurus calvoi* que con *Passer domesticus*, omitiendo el hecho que, originalmente, Bonaparte (1991) propone a Alvarezsauria como un rango de superfamilia y que en consecuencia tiene prioridad según el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Asimismo, Agnolin *et al.* (2012) consideran que Alvarezsauoidea es un sinónimo *junior* de Alvarezsauria Bonaparte (1991), y que sería más conveniente utilizar este último para

designar este grupo de celurosaurios morfológicamente distintivos, dentro del cual estos autores incluyen a *Haplocheirus* como taxón hermano de Alvarezsauria (Agnolin *et al.*, 2012; fig. 16). De manera similar ocurre con Parvicursorinae, propuesto originalmente por Karhu y Rautian (1996) y considerado por algunos autores como un sinónimo *junior* de Mononykinae (Chiappe *et al.*, 1998, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Naish y Dyke, 2004; Kessler *et al.*, 2005; Longrich y Currie, 2009). Según el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, Parvicursorinae tiene prioridad sobre Mononykinae. Por lo tanto, Agnolin *et al.* (2012) definen Mononykini para comprender a los antiguos Mononykinae definiéndolo filogenéticamente como el grupo de terópodos que incluye taxones más relacionados con *Mononykus* que con *Parvicursor*, *Patagonykus* y *Alvarezsaurus*. En cuanto a Parvicursorinae, este clado ha sido definido en base al nodo (Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2018) y en base al tallo (Xu *et al.*, 2010, Agnolin *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2011a,b, Xu *et al.*, 2013), por lo que los miembros que comprende este clado han variado según la literatura. En este análisis se utiliza Alvarezsauria Bonaparte 1991 *sensu* Agnolin *et al.* (2012) como un taxón basado en el tallo y definido como el clado más inclusivo que comparte un ancestro común más reciente con *Alvarezsaurus calvoi* que con *Passer domesticus* u *Ornithomimus velox*; Alvarezsauridae Bonaparte, 1991 como el clado menos inclusivo que contiene *Alvarezsaurus calvoi*, *Mononykus olecranus* y su ancestro común más reciente; Parvicursorinae Karhu y Rautian (1996) *sensu* Xu *et al.* (2013) como un taxón basado en el tallo contra Choiniere *et al.* (2010), Xu *et al.* (2018), Qin *et al.* (2019), Lee *et al.* (2019) y Averianov y Lopatin (2022), y definido como el clado más inclusivo que incluye a *Parvicursor remotus* pero no a *Patagonykus puertai*.

5.2. Selección del grupo externo y enraizamiento del árbol

Para el enraizamiento del árbol y el testeado de hipótesis filogenéticas se utilizaron los siguientes taxones como sucesivos grupos externos: *Allosaurus fragilis* (Marsh, 1877), y *Sinraptor dongi* (Currie y Zhao, 1993), dado que ambos taxones están estrechamente relacionados con Coelurosauria. Por esta razón, siguiendo el criterio de Brusatte *et al.* (2014), Gianechini *et al.* (2018) y Xu *et al.* (2018), y sumado a que se trata de especies bien conocidas y extensamente estudiadas, han sido elegidas como grupos hermanos.

Para el análisis filogenético se seleccionaron 172 taxones de terópodos avianos y no avianos. Para su selección se priorizaron los ejemplares más completos y representativos del grupo al que pertenecen. También se seleccionaron sobre todo ejemplares de los que se logró obtener información de primera mano.

En el Anexo, se detallan los taxones fósiles seleccionados para el análisis, indicando su rango temporal o biocrón, procedencia estratigráfica y geográfica, y listando sus elementos conocidos.

5.3. Análisis de caracteres

Con la intención de una mayor claridad de los cambios realizados, a continuación, se enumeran las modificaciones realizadas a diversos caracteres, codificaciones de los diversos taxones que contempla dicha matriz, así como también los nuevos caracteres agregados. La revisión de caracteres ha conllevado a la exclusión de algunos de ellos, por lo que la enumeración original de los mismos se indica entre paréntesis.

5.3.1. Modificaciones realizadas a los caracteres

Carácter 96 (Gianechini *et al.*, 2018; carácter 96)

Xu *et al.* (2018; ver carácter 266) modifica este caracter con la inclusión de un nuevo estado. El estado 0 del carácter 96 de Gianechini *et al.* (2018), Xu *et al.* (2018) lo subdivide en dos estados. Por lo tanto, este carácter resurge como un carácter multiestado denotando la variación presente dentro de Alvarezsauria.

Carácter 140 (Gianechini *et al.*, 2018; carácter 140)

Este carácter ha sido modificado a partir de ambas matrices, utilizadas aquí como base para este estudio (Gianechini *et al.* 2018, carácter 140; y Xu *et al.* 2018, carácter 395). Ambas matrices no distinguen aquellos taxones que poseen un proceso de olecranon bien desarrollado de aquellos con un proceso de olecranon débilmente desarrollado, o incluso de aquellos donde dicho proceso está ausente. En este sentido, este carácter multiestado permite abarcar toda la variación dentro de Coelurosauria.

Carácter 174 (Gianechini *et al.*, 2018; carácter 174)

Dada la discrepancia entre la matriz de Gianechini *et al.* (2018, carácter 140) y la de Xu *et al.* (2018, carácter 480), el estado 1 se modificó para proporcionar una mayor comprensión de la evolución de este elemento dentro de Alvarezsauria y discriminar las condiciones observadas dentro del subclado Patagonykinae y Parvicursorinae.

Carácter 755 (Gianechini *et al.*, 2018; carácter 755)

En función de la matriz de Xu *et al.* (2018; ver carácter 283), el carácter 755 de la matriz de Gianechini *et al.* (2018) se modificó, agregando un nuevo estado a dicho carácter.

Carácter 760 (Gianechini *et al.*, 2018; carácter 760)

Basado en la matriz de Xu *et al.* (2018; carácter 361), se optó por modificar el carácter 760 de la matriz de Gianechini *et al.* (2018). Dicha modificación permite reconocer condiciones que ocurren en los alvarezsaurios de ramificación temprana.

Carácter 786 (Gianechini *et al.*, 2018; carácter 786)

En función de la matriz de Xu *et al.* (2018, carácter 265), se modificó dicho carácter para denotar las condiciones presentes en las vértebras cervicales de los alvarezsaurios.

Carácter 787 (Gianechini *et al.*, 2018; carácter 787)

Al igual que Xu *et al.* (2018, carácter 263), este carácter fue modificado con el objetivo de incluir la morfología observada en *Xiyunykus* y *Patagonykus*.

Carácter 917 (Agnolin *et al.*, 2012; carácter 422)

Este carácter es tomado de la matriz de Agnolin *et al.* (2012, carácter 422) pero modificando el estado 1 del carácter original. En este sentido, dicho carácter se convierte en multiestado con el objetivo de denotar la condición presente en Patagonykinae.

Carácter 918 (Agnolin *et al.*, 2012; carácter 423)

Este carácter se desprende del carácter 423 de la matriz de Agnolin *et al.* (2012), con el objetivo de distinguir las diferentes extensiones de la superficie lateral del coracoides decorada con surcos y protuberancias estrechos y profundos.

Carácter 925 (Xu *et al.*, 2018; carácter 581)

Este carácter fue tomado de la matriz de Xu *et al.* (2018, carácter 581), y modificado para incluir la forma del extremo proximal del metatarsal III observado en *Achillesaurus*, *Alvarezsaurus*, y *Alnashetri*. Dicha modificación incluye dos estados nuevos.

Carácter 937 (Xu *et al.*, 2018; carácter 260)

Este carácter fue tomado y modificado de la matriz de Xu *et al.* (2018, carácter 260) para incluir la ausencia de dos forámenes en la superficie cortical de los centros vertebrales de las cervicales.

5.3.2. Caracteres nuevos agregados

Para el análisis se han añadido 5 caracteres correspondientes a rasgos particulares de la cintura pectoral y de las vértebras caudales. Con el objeto de focalizarse en las diferencias morfológicas observadas en los taxones que forman parte del presente estudio, es imprescindible extraer una gran cantidad de caracteres en función de los huesos que poseen en común. Respecto a las codificaciones de estos caracteres agregados en taxones que no representan el foco de estudio (*i.e.*, celurosaurios no alvarezsaurios), las mismas se han realizado a partir de la observación directa de los materiales, fotografías de alta calidad y principalmente de la bibliografía.

Carácter 915: Escápula, pequeño proceso filoso y ligeramente convexo localizado en el margen caudoventral de la escápula.

0: ausente

1: presente

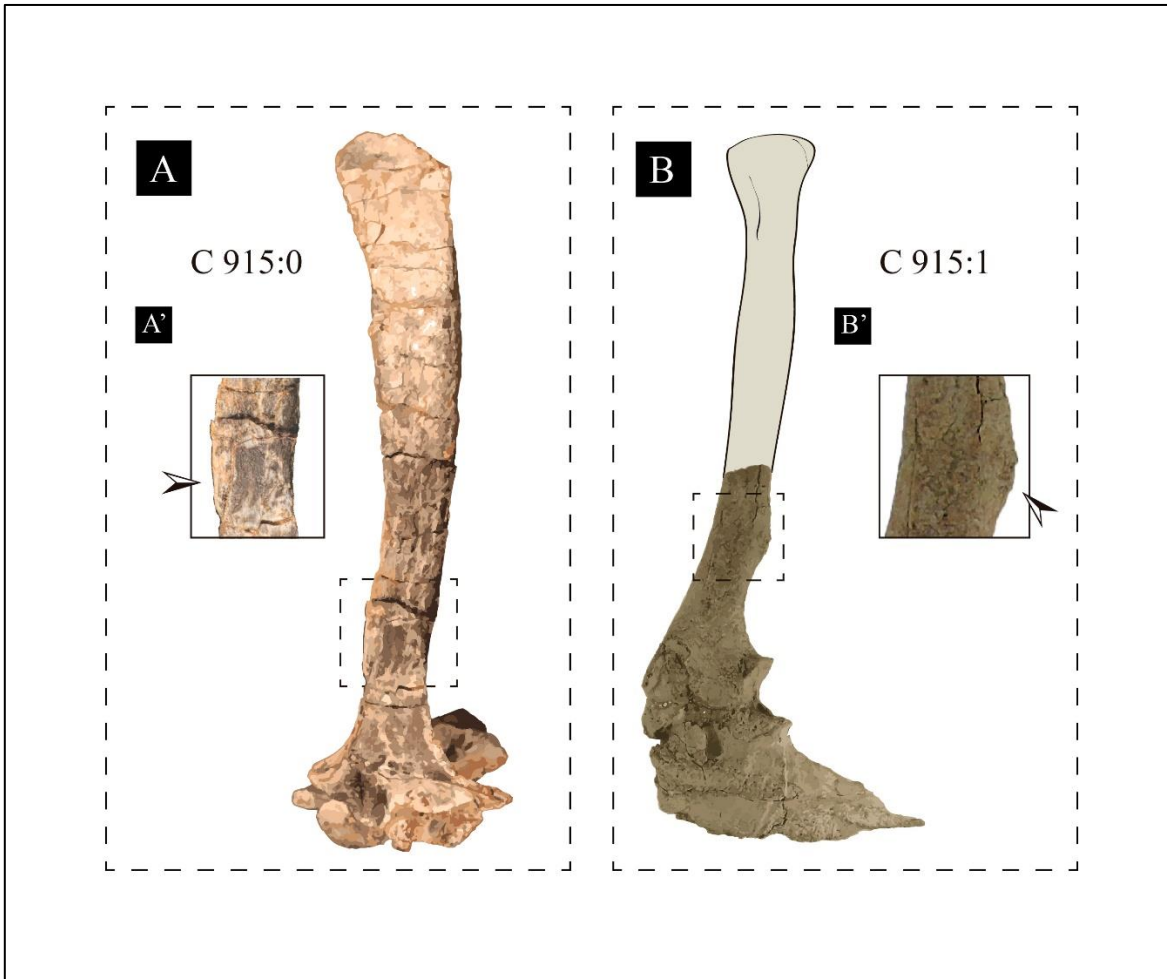


Figura V.1. Representación de los estados del carácter 915 en vista lateral. A, escápula derecha de *Haplocheirus sollers* en vista lateral. A', sector aumentado de la escápula derecha del espécimen IVPP V15988 mostrando la ausencia del proceso. B, escapulocoracoides izquierdo de *Bonapartenykus ultimus* en vista lateral. B', sector aumentado del escapulocoracoides izquierdo del espécimen MPCA 1290 mostrando la presencia del proceso.

Carácter 916: Coracoides, coracoides medialmente desviado, observado en vista craneal o caudal.

0: ausente, no desviado medialmente

1: mayor a 110°

2: menos de 110°

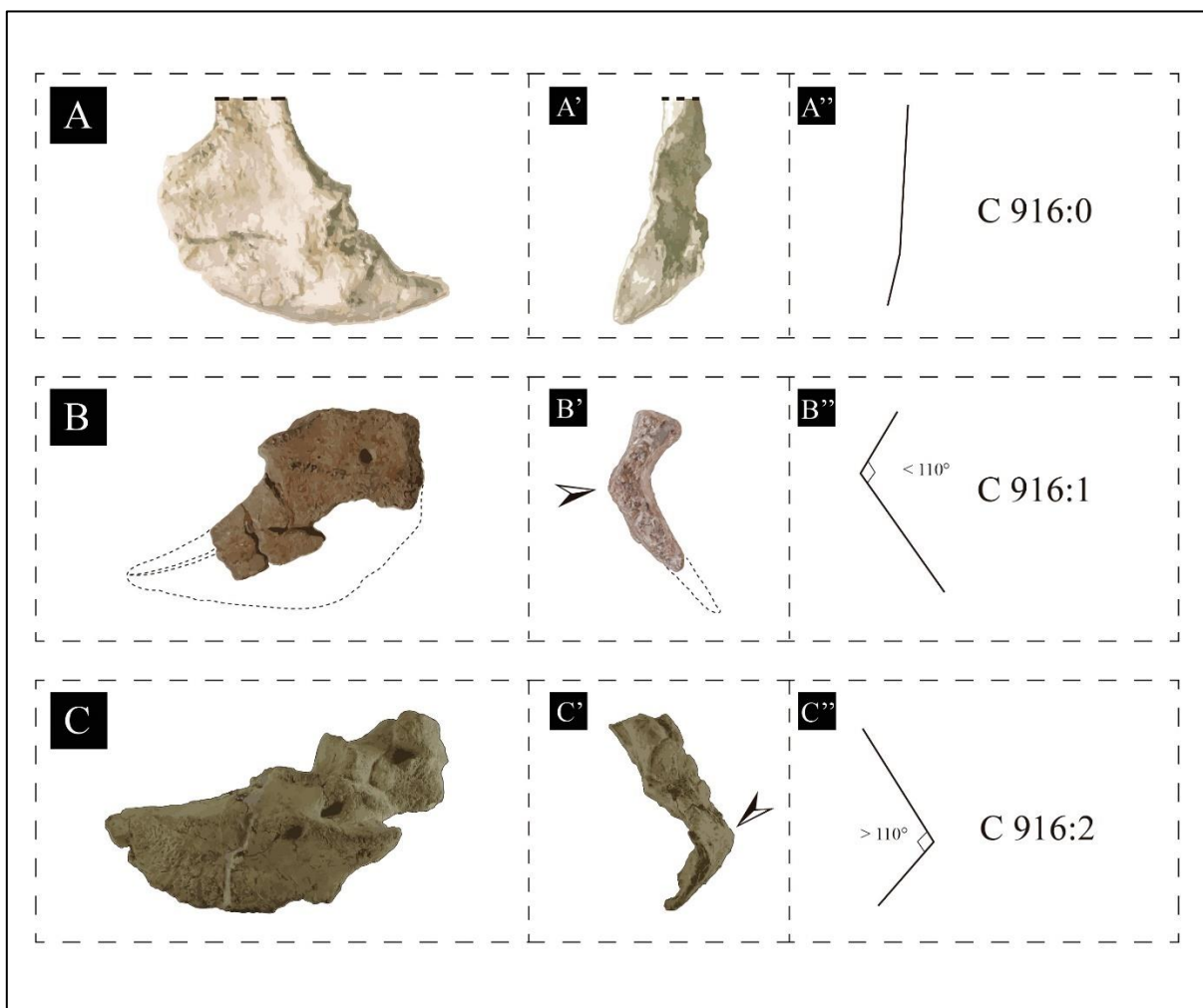


Figura V.2. Representación de los estados del carácter 916 en vista lateral (A, B, C), craneal (A') y caudal (B' y C'). A'', B'' y C'', muestran los diferentes estados del carácter 916. A y A'', coracoides del celurosauro *Tanycolagreus topwilsoni* (TPII 2000-09-29). B y B', coracoides del Patagonykinae *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). C y C', escapulocoracoides del Patagonykinae *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290).

Carácter 919: Coracoides, foramen coracoideal, forma y dirección del eje principal.

0: subcircular

1: elíptico, con su eje mayor orientado anteroventralmente-posterodorsalmente

2: elíptico, con su eje mayor anterodorsalmente-posteroventralmente

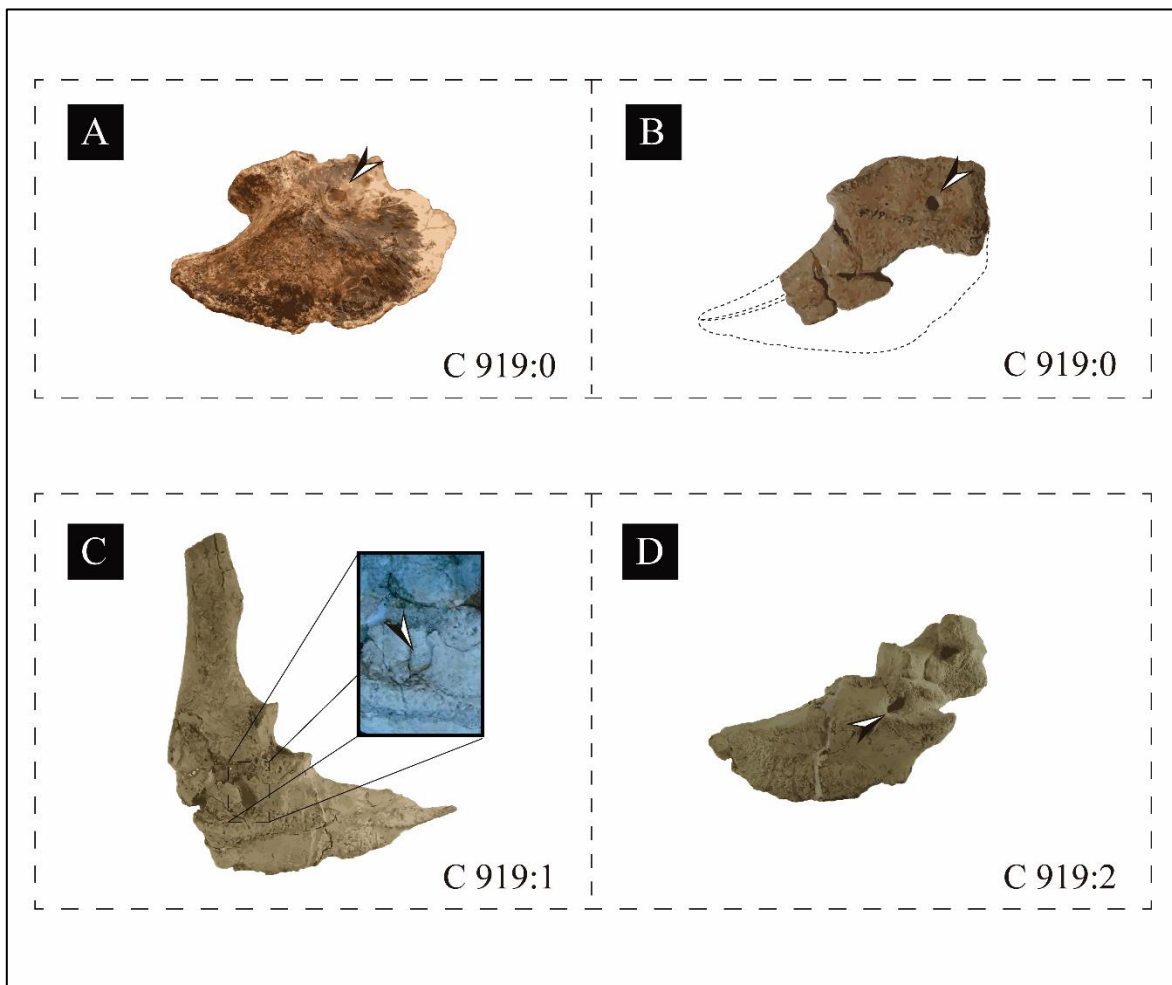


Figura V.3. Representación de los estados del carácter 919 en vista lateral. A, coracoides de *Haplocheirus sollers* (IVPP V15988); B, coracoides de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37); C, escapulocoracoides izquierdo de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290); D, escapulocoracoides derecho de *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290).

Carácter 920: Coracoides, superficie de la cara ventral.

0: convexa

1: plana

2: ligeramente cóncava

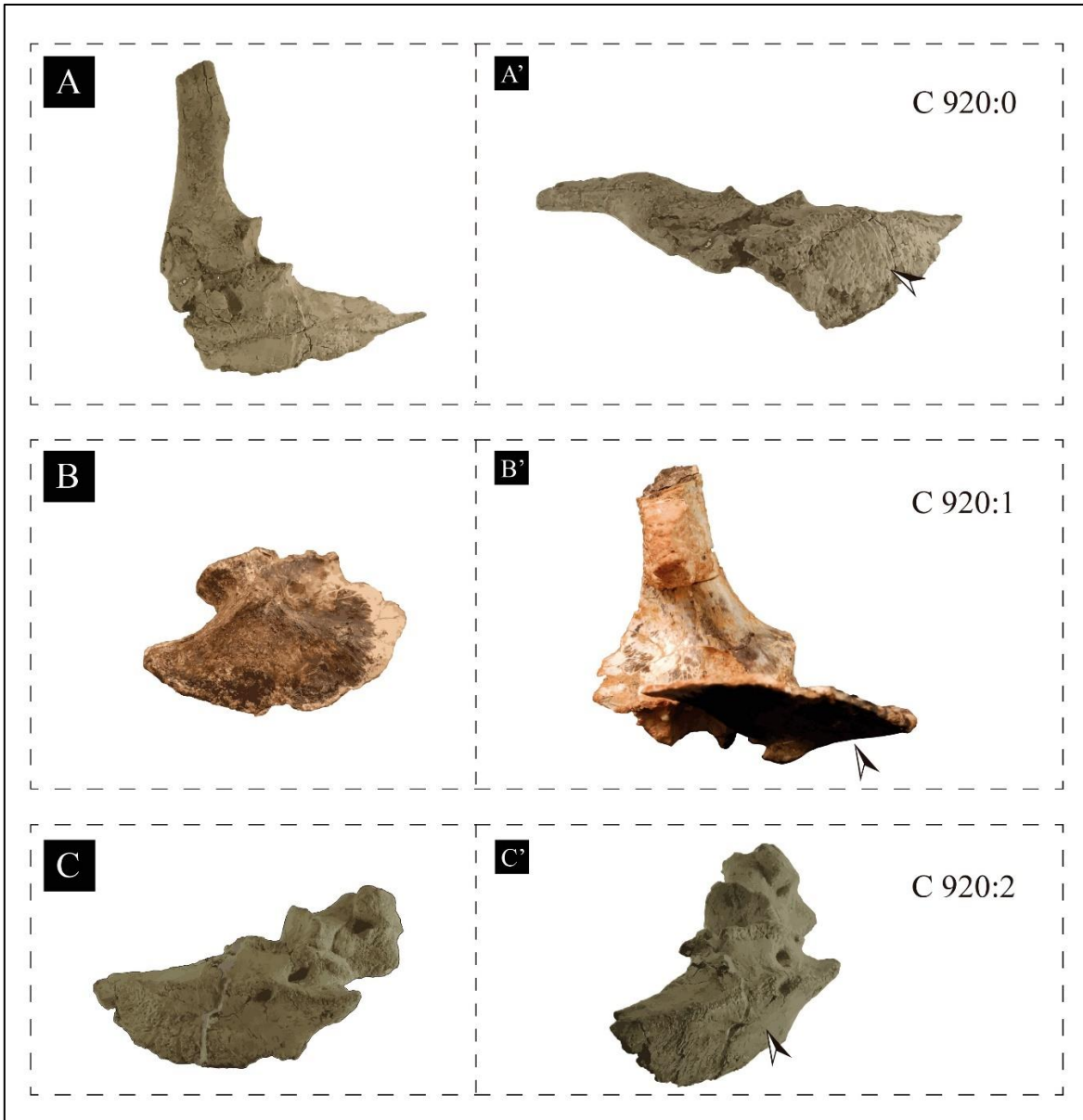


Figura V.4. Representación de los estados del carácter 920, en vista lateral (A, B y C), craneolaateral (A'), ventrolateral (B'), y caudolateral (C'). A, escapulocoracoides izquierdo de *Bonapartenykus*; B, coracoides derecho de *Haplocheirus*; C, escapulocoracoides derecho de *Bonapartenykus*.

Carácter 921: Vértebras caudales medias, canal longitudinal adicional que se desarrolla dorsalmente al canal neural.

0: ausente

1: presente

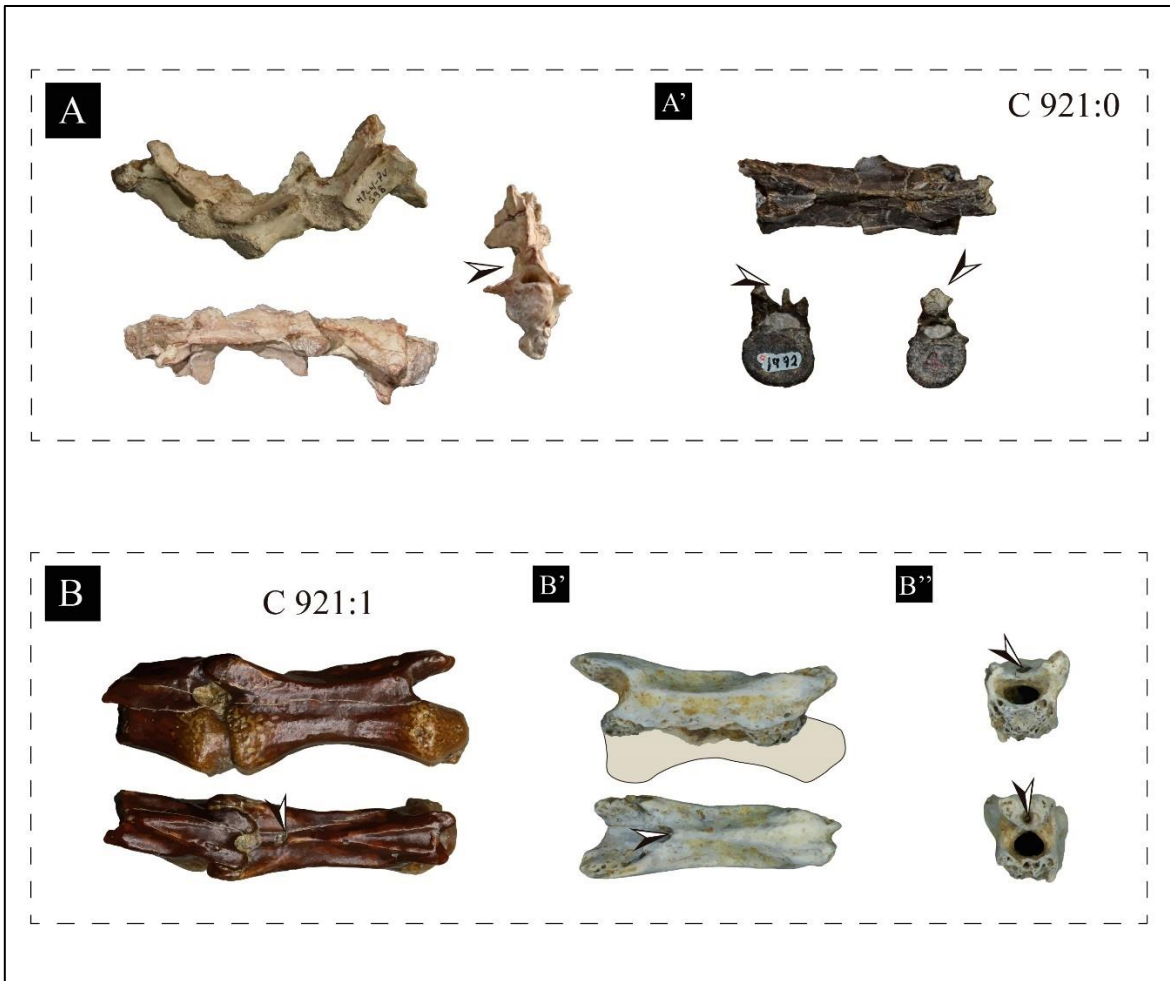


Figura V.5. Representación de los estados del carácter 921 en vista lateral, dorsal, craneal y caudal de *Buitreraptor gonzalezorum* (A), *Coelurus fragilis* (A'), y el alvarezsáurido de la Formación Bissekty (B, B', y B'').

5.3.3. Modificaciones realizadas en las codificaciones

Carácter 10. Aquí se modificó el estado “?” por “0” en *Ceratonykus oculatus*, debido a que la apertura posterior del receso basiesfenoide es simple.

Carácter 84. Aquí se scoreó a *Mononykus* y *Shuvuuia* como inaplicables (-), a diferencia de Gianechini *et al.* (2018) quien los codifica como “?”. Esta modificación se basa en que ambos taxones poseen dientes aserrados.

Carácter 85. Al igual que en el carácter anterior, se scoreó a *Mononykus* y *Shuvuuia* como inaplicables (-), a diferencia de Gianechini *et al.* (2018) quien los codifica como “?”. Esta modificación se basa en que ambos taxones poseen dientes aserrados.

Carácter 96. Se modificó el estado “0” por “?” en *Alvarezsaurus calvoi*, ya que en el holotipo no se conserva la forma de la articulación craneal o anterior de las vértebras cervicales anteriores. Esta codificación original también se encuentra en otras matrices (e.g., Xu *et al.* 2018), no obstante, una revisión del material en mano permite afirmar que no es posible visualizar dicho estado.

Carácter 105. Aquí se modificó el estado “0” por “1” en *Mononykus* y *Shuvuuia*. Por otro lado, en *Bicentenaria* se reemplazó el estado “?” por el estado “0”. Los estados de este carácter fueron modificados de Gianechini *et al.* (2018) y Xu *et al.* (2018).

Carácter 106. Se reemplazó el estado “?” por “0” en *Bicentenaria*, debido a que las espinas neurales de las vértebras dorsales carecen de expansión mediolateral en el extremo dorsal.

Carácter 107. Se reescoreó el estado “?” por el estado “1” en *Bonapartenykus*, ya que las cicatrices de los ligamentos interespinosos terminan por debajo del ápice de la espina neural en las vértebras dorsales.

Carácter 108. Se modificó el estado “0” por “2” en *Shuvuuia*, ya que el sinsacro de este taxon se encuentra conformado por 7 vertebras sacras y no por 5. Chiappe *et al.* (2002) dice lo siguiente: “The synsacrum of *Shuvuuia* is formed by seven vertebrae...” Además, fotos inéditas brindadas por el Dr. J. Choiniere, permite observar un recuento de siete vertebras que componen el sinsacro de este Parvicursorinae. Respecto a *Bicentenaria*, se reemplazó el estado “?” por el estado “0”, debido a que, lo más probable es que el sacro de este taxon esté compuesto por 5 vértebras sacras. Novas *et al.* (2012) menciona lo siguiente: “We assume that the sacrum of *Bicentenaria* was originally composed by five vertebrae, as is usual in other basal tetanurans and coelurosaurians”.

Carácter 110. Se reescoró este carácter para Alvarezsauria, en función de una revisión minuciosa de material en mano, imágenes inéditas de alta resolución y en modelos 3D. *Aorun*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*, *Albinykus*, *Parvicursor*, *Albertonykus*, *Bonapartenykus*, *Ceratomykus*, *Kol*, y el alvarezsáurido de la Fm. Bisseckty se puntuaron como “?”. En cuanto a *Xiyunykus*, *Patagonykus*, *Achillesaurus*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Linhenykus*, *Xixianyus*, *Qiupanykus* y MPCN-PV 738 se remplazaron por el estado “2”. En función del escorreo de Gianechini *et al.* (2018) en *Alnashetri* para el estado “2”, dicha modificación se mantuvo ya que este material está bajo estudio. También, se modificó el estado “?” por “0” en *Haplocheirus*, *Alvarezsaurus* y *Bicentenaria*.

Carácter 112. Se modificó el estado “?” por “1” en *Achillesaurus*, ya que la superficie articular posterior o caudal es convexa.

Carácter 113. El estado “?” se reemplazó por “0” en *Tugulusaurus*, dado que se observa un cambio gradual a lo largo de las vértebras caudales (ver Meso *et al.*, 2021a).

Carácter 114. Se modificó el estado “?” por “1” en *Alvarezsaurus*, ya que una reinterpretación sobre la posición de las vértebras caudales permite situar el punto de transición entre la 7ª y la 10ª (ver Meso *et al.*, 2021a).

Carácter 115. Se puntuó a *Bicentenaria* como estado “0”, en contra de Gianechini *et al.* (2018) quien escorreo el contorno de las vértebras caudales anteriores como desconocido.

Carácter 116. El estado “?” se reemplazó por “1” en *Bicentenaria*, ya que la espina neural de las vértebras caudales se encuentra sutilmente dividida en ala anterior y otra posterior (ver Meso *et al.*, 2021a).

Carácter 117. Se reemplazó el estado “0” por el estado “1” en *Haplocheirus*, ya que en las caudales distales ya no se observa una espina neural. También se modificó el estado “1”, siendo reemplazado por “?”, ya que las caudales distales que conserva *Patagonykus* se basan en fragmentos del centro vertebral.

Carácter 118. Se escorrió a *Tugulusaurus* como estado “0,2” y *Haplocheirus* como estado “0”, en contra de Gianechini *et al.* (2018) y Xu *et al.* (2018) quien los puntúan como “?”.

Carácter 119. El estado “?” se reemplazó por el estado “0,1” en *Haplocheirus*, *Shuvuuia*, *Linhenykus*, *Qiupanykus* y *Alvarezsaurus* (ver Meso *et al.*, 2021a).

Carácter 120. Se puntuó a *Achillesaurus* y *Alvarezsaurus* como estado “0”, mientras que *Linhenykus* fue reemplazado como estado “1”.

Carácter 129. Se modificó el estado “?” por “0” en *Haplocheirus*, *Patagonykus* y *Bonapartenykus*, ya que la posición de la faceta articular para el coracoides habría sido anterolateral o más lateral que anterior.

Carácter 133. Se reemplazó el estado “0” por el estado “1”, dado que la escápula y el coracoides son dos huesos que se fusionan en escapulocoracoides. Respecto a *Patagonykus*, se modificó el estado “0” por “?”.

Carácter 142. Se reemplazó el estado “?” por “0” en *Patagonykus* y *Mononykus*, mientras que el estado “?” se reemplazó por “1” en *Albertonykus*. Esto se debe a que en *Patagonykus* y *Mononykus* poseen una sola faceta articular continua en la superficie proximal de la ulna, mientras que en *Albertonykus* está dividida en dos fosas distintas, y separada por una cresta mediana.

Carácter 147. Se reemplazó el estado “?” por “1” en *Linhenykus*, ya que el tercer dígito manual está reducido a una simple fémur metacarpiana.

Carácter 154. Se reemplazó el estado “?” por “0” en *Haplocheirus* y *Xixianykus*, ya que la cresta supracetabular está bien desarrollada formando una especie de capucha sobre la cabeza femoral. Respecto a *Parvicursor* se reemplazó el estado “?” por “2”, dado que la cresta supracetabular ya está ausente en este pequeño Parvicursorinae.

Carácter 157. Se reemplazó el estado “?” por “1” en *Xixianykus*, ya que presenta un pequeño tubérculo posterior al acetábulo.

Carácter 162. Se reemplazó el estado “?” por “1” en *Xixianykus*, ya que posee un proceso posterior en la parte proximoventral del isquion.

Carácter 175. Se reemplazó el estado “?” por el estado “3” en *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor* y *Xixianykus*, ya que carecen de los procesos anterior y posterior del pie púbico.

Carácter 176. Se reemplazó el estado “?” por el estado inaplicable “-” en *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor* y *Xixianykus*, ya que carecen del apron púbico del pubis.

Carácter 177. Se modificó el estado “?” por “2” en *Haplocheirus*, *Patagonykus* y *Bonapartenykus*, ya que el extremo distal se curva posteriormente, donde la superficie anterior del eje es convexa.

Carácter 183. Se reemplazó el estado “?” por el estado “0” en *Tugulusaurus*, *Achillesaurus* y *Parvicursor*, ya que no presentan un reborde en la superficie lateral distal a los trocánteres mayores y menores.

Carácter 184. El estado “?” se reemplazó por el estado “0” en *Tugulusaurus*, ya que está presente el cuarto trocánter.

Carácter 191. Se reemplazó el estado “0” por “1” en *Alvarezsaurus* y *Patagonykus*, ya que los cóndilos distales de la tibia están separados por un surco tendoneal profundo y prominente en su superficie craneal.

Carácter 195. Se reemplazó el estado “1” por el estado “0” en *Alvarezsaurus*, ya que el astrágalo, calcáneo y tibia no están fusionados entre sí. De hecho, Bonaparte (1991) menciona lo siguiente: “El astrágalo y el calcáneo no parecen estar fusionados entre ellos ni con la tibia”. Respecto a *Patagonykus*, se reemplazó el estado “2” por “1”, ya que si bien el astrágalo y el calcáneo están fusionados entre sí, no están fusionados con la tibia.

Carácter 197. Se reemplazó el estado “?” por “0” en *Tugulusaurus*, ya que los metatarsales no están co-osificados.

Carácter 206. Se reemplazó el estado “?” por “0” en *Bicentenaria*, ya que las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores no se expanden dorsalmente (*i.e.*, carecen de forma en abanico).

Carácter 263. Se modificó el estado “0” por “1” en *Shuvuuia*, ya que en vista lateral el húmero es sigmoideo.

Carácter 348. Se reemplazó el estado “0” por “1” en *Alvarezsaurus*, ya que la escápula está curvada dorsoventralmente. Respecto a la matriz de Xu *et al.* (2018), se reemplazó el estado “?” por “0” en *Bannykus* y “1” en *Xiyunykus*.

Carácter 358. Se reemplazó el estado “1” por el estado “0”, ya que, como menciona Choiniere en su tesis, la cresta deltopectoral se orienta tal como ocurre en los Parvicursorinae (Choiniere, 2010; pg. 414).

Carácter 395. Se reemplazó el estado “?” por “1” en *Patagonykus*, ya que la falange II-1 es más larga en comparación con la falange II-2. Respecto a *Mononykus*, *Shuvuuia* y *Linhenykus*, el estado “?” se reemplazó por “0”, ya que la falange II-1 es menor a la falange II-2.

Carácter 397. Se reemplazó el estado “?” por “0” en *Albinykus*, ya que sus elementos pélvicos no se encuentran fusionados.

Carácter 414. Se reemplazó el estado “0” por “1” en *Albinykus* y *Parvicursor*, ya que los cóndilos de la tibia se proyectan al mismo nivel.

Carácter 417. Se reemplazó el estado “0” por “1” en *Parvicursor* y *Ceratonykus*, ya que el ancho mediolateral de ambos cóndilos de la tibia es aproximadamente igual.

Carácter 433. Se reemplazó el estado “0” por “2” en *Albinykus*, ya que el MT II es más corto que el MT IV, llegando hasta la base de la tróclea del MT IV. Respecto a *Xixianykus*, el estado “?” se reemplazó por “0”, dado que ambos metatarsos tienen aproximadamente la misma extensión distal.

Carácter 434. Se reemplazó el estado “?” por “1” en *Tugulusaurus*, ya que las vértebras caudales medias a posteriores son entre 1.5 a 2 más largas anteroposteriormente que el ancho mediolateral. Con respecto a *Alvarezsaurus*, se reemplazó el estado “?” por “2”, ya que cuya relación es mayor al índice mencionado. También se modificó el estado “?” por “0” en *Bicentenaria*, ya que la relación mencionada es menor a 1.5.

Carácter 471. Se reemplazó el estado “?” por “1” en *Linhenykus* y *Xixianykus*, ya que la superficie extensora del MT III es transversalmente amplia y ligeramente cóncava. Respecto a *Ceratonykus*; a su vez se modificó el estado “?” por “0” dado que es relativamente estrecho y casi plana.

Carácter 475. Se reemplazó el estado “?” por “0” en *Tugulusaurus*, ya que el tubérculo flexor de las ungueales manuales son robustos. Respecto a *Alvarezsaurus* y *Patagonykus*, se reemplazó el estado “?” por “2” dado que dicho tubérculo está ausente.

Carácter 660. Se reemplazó el estado “1” por “?” en *Mononykus*, ya que el holotipo no tiene vertebras caudales, y el espécimen referido (ver Lee *et al.*, 2019) posee vértebras caudales sin espinas neurales completas.

Carácter 661. Se reemplazó el estado “0” por “?” en *Bonapartenykus*, ya que el holotipo no posee vertebras caudales.

Carácter 666. Se reemplazó el estado “?” por “0” en *Bicentenaria*, ya que las espinas neurales de las vértebras dorsales terminan al mismo nivel que la cara posterior del centro.

Carácter 667. Se reemplazó el estado “?” por “1” en *Haplocheirus* y *Alvarezsaurus*, mientras que se modificó el estado “0” por “1” en *Patagonykus*. Esta modificación se debe a que la longitud anteroposterior de los centros dorsales es menor o igual en proporción a la cara articular posterior.

Carácter 676. Se modificó el estado “?” por “0” en *Bicentenaria*, ya que los procesos transversos de las caudales anteriores son rectangulares a ligeramente ovoides.

Carácter 677. Se modificó el estado “0” por “?” en *Bonapartenykus*, ya que el espécimen tipo no posee vertebras caudales.

Carácter 683. Se modificó el estado “?” por “0” en *Ceratonykus*, ya que dicho en dicho taxon se encuentra el foramen coracoideal.

Carácter 688. Se modificó el estado “?” por “1” en *Haplocheirus*, ya que el eje de la ulna es recto.

Carácter 698. Se modificó el estado “?” por “0” en *Haplocheirus*, ya que el pedúnculo púbico es sustancialmente más largo que el pedúnculo isquiático.

Carácter 704. Se puntuó a *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor* y *Xixianykus* como inaplicables, ya que no poseen una bota púbica.

Carácter 705. Se modificó el estado “?” por “0” en *Haplocheirus* y *Aorun*, ya que el proceso anterior de la bota púbica está ubicado más dorsalmente que el proceso posterior. Respecto a *Patagonykus* y *Bonapartenykus*, se modificó el estado “?” por “1” ya que en estos taxones ambos procesos están al mismo nivel.

Carácter 715. Se modificó el estado “?” por “0” en *Shuvuuia*, ya que el surco extensor del fémur que se observa en vista distal es superficial. También, se modificó el estado “0” por “1” en *Patagonykus*, ya que el surco está presente, pero es poco profundo.

Carácter 717. Se modificó el estado “?” por “0” en *Albinykus*, *Shuvuuia*, *Deinonychus*, *Sinornithosaurus*, *Zhenyuanlong*, *Changyuraptor*, *Vorona*, *Iaceornis*, *Microvenator* e “*Ingenia*” (=Ajancingenia), ya que el índice Tibia/Fémur es mayor a 1. Respecto a *Segnosaurus* y *Alxasaurus* se modificó como estado “1” dado que dicho índice es menor a 1.

Carácter 736. Se modificó el estado “0” por “?” en *Patagonykus* y *Bonapartenykus*, ya que estos taxones no poseen un tubérculo bicipital.

Carácter 737. Se modificó el estado “?” por “0” en *Haplocheirus*, ya que, en vista dorsal del coracoides, el contrafuerte infraglenoideo y supraglenoideo se encuentran al mismo nivel.

Carácter 739. Se modificó el estado “?” por “0” en *Coelurus*, *Iaceornis*, *Ichthyornis*, *Pengornis*, *Cathayaornis*, *Sinornithoides*, *Changyuraptor*, *Zhenyuanlong*, *Microraptor*, *Tianyuraptor*, *Bambiraptor*, *Sinraptor*, ya que la falange I-1 es más corta que el metacarpo II. Respecto a *Archaeornithomimus*, he modificado el estado “?” por “1”, ya que dicha comparación es más larga.

Carácter 740. Se modificó el estado “?” por “1” en *Tugulusaurus*, ya que el tubérculo flexor de las ungueales manuales se posicionan distalmente.

Carácter 741. Se modificó el estado “?” por “0” en *Bonapartenykus*, ya que el margen ventral de la bota púbica es recto a ligeramente convexo.

Carácter 744. Se modificó el estado “?” por “0” en *Bonapartenykus*, ya que el ángulo entre el proceso anterior de la bota púbica y el eje del pubis es mayor a 90°.

Carácter 755. Se modificó el estado “?” por “1,2” en *Bicentenaria*, ya que las vértebras dorsales no son anfipláticas, sino que la mayoría o algunas son opistocélicas.

Carácter 758. Se modificó el estado “?” por “0” en *Tugulusaurus*, ya que las vértebras caudales preservadas son anfipláticas.

Carácter 760. A este carácter se le añadió el estado “2” para denotar la condición en *Haplocheirus*. Anteriormente, este taxon fue codificado para el estado “tubérculo bicipital presente como una estructura discreta (estado 1)”. Sin embargo, una revisión del material a partir de fotografías inéditas, permite recodificarlo para el estado “fuertemente desarrollado (estado 2)”.

Carácter 769. Se modificó el estado “1” por “0” en *Alvarezsaurus*, ya que la superficie articular proximal de la falange ungueal manual es dorsoventralmente más alta que mediolateralmente ancha. Respecto a *Patagonykus*, se modificó el estado “?” por “1”, ya que dicho elemento es aproximadamente de forma cuadrada, siendo tan alto dorsoventralmente como ancho mediolateralmente.

Carácter 773. Se modificó el estado “?” por “0” en *Mononykus* y *Linhenykus*, ya que el sector posterior del cóndilo medial de la tibia es redondeado.

Carácter 776. Se modificó el estado “?” por “1” en *Tugulusaurus*, ya que este presenta una fosa en la superficie anterior de la porción lateral de la base del proceso ascendente.

Carácter 778. Se modificó el estado “?” por “0” en *Linhenykus*, ya que las falanges pedales del dígito IV son largas anteroposteriormente, y las superficies articulares están bien separadas. Con respecto a *Albinykus*, este se modificó desde el estado “?” a “1”, ya que las falanges pedales del dígito IV son anteroposteriormente cortas y las superficies articulares se encuentran muy próximas entre sí.

Carácter 787. En contra de Brusatte *et al.* (op. cit.) y Xu *et al.* (op. cit.), se modificó a *Haplocheirus*, *Mononykus* y *Shuvuuia* como estado “0”, ya que la morfología de la superficie ventral de las vértebras cervicales es convexa. Para *Patagonykus*, el estado se modificó como “2”, ya que dicha superficie ventral tiene forma de quilla. Respecto a *Alvarezsaurus*, se modificó de “0” a “?”, dado que los centros vertebrales de las cervicales no se encuentran completas.

Carácter 789. Se cambió el estado “?” por “0” en *Bicentenario* y *Haplocheirus*, ya que la altura del arco neural de las vértebras dorsales anteriores es menor a sub-igual que la altura de la superficie anterior o posterior del centro vertebral. En cuanto a *Mononykus*, se modificó el estado “?” por “1”, dado que el arco neural es mayor que las superficies articulares del centro.

Carácter 791. Se modificó el estado “?” por “0” en *Ceratonykus*, dado que carece de forámenes neumáticos en caudales anteriores.

Carácter 795. Se modificó el estado “?” por “0” en *Haplocheirus*, ya que el entepicóndilo está presente.

Carácter 796. Se modificó el estado “?” por “0” en *Haplocheirus*, dado que el ancho mediolateral del extremo distal del húmero es mayor a 2 veces del ancho del eje.

Carácter 816. Se modificó el estado “?” por “0” en *Haplocheirus*, ya que la tibia en vista proximal es anteroposteriormente más larga que mediolateralmente ancha.

Carácter 817. En *Haplocheirus* y *Shuvuuia*, la longitud de la cresta fibular de la tibia es corta y se posiciona proximalmente, por lo tanto, se modificó el estado “?” por “0” en estos taxones.

Carácter 819. *Haplocheirus*, al igual que otros alvarezsaurios, posee el tubérculo iliofibularis posicionado proximal al eje medio de la fíbula. Entonces, se modificó el estado “?” por “0”.

Carácter 823. *Linhenykus* y *Albinykus* presentan metatarsos cuya longitud supera más del 45% respecto a la longitud de la tibia. A diferencia de Gianechini *et al.* (op. cit.) y Xu *et al.* (op. cit.), quienes los puntúan como “?”, aquí se codifica como “0”.

Carácter 832. Gianechini *et al.* (2018) codifica a *Ceratonykus*, *Linhenykus*, *Mononykus* y *Shuvuuia* como “?”. No obstante, estos taxones sí poseen vértebras cervicales antero-medias, dejando ver que las facetas prezigapofiseales se posicionan completamente anterior a la cara anterior del centro. En resumen, aquí se modificó el estado de estos taxones a “1”.

Carácter 835. Se modificó el estado “?” por “0” en *Alvarezsaurus* y *Parvicursor*, ya que el proceso preacetabular del ilion no poseen una repisa horizontal pronunciada para demarcar la fosa cuppedicus. También se modificó el estado “?” por “1” en *Haplocheirus* y *Bonapartenykus*. Con respecto al análisis de Gianechini *et al.* (op. cit.), se modificó el estado “0” por “1” en *Patagonykus*. Este cambio se realizó dado que estos últimos tres taxones sí poseen una repisa horizontal que se extiende desde margen anterior del pedúnculo púbico.

Carácter 838. Tanto Gianechini *et al.* (op. cit.) como Xu *et al.* (op. cit.) codificaron a *Alvarezsaurus* para el estado “0”, y a *Patagonykus* para el estado “1”. Respecto al primer taxon, este posee escápula y el coracoides, mientras que el segundo carece de escápula. Una revisión de primera mano, permite observar que no existe una fosa profunda en la sutura de ambos elementos (para visualizar la presencia de dicho carácter dirigirse a “5.2.3.3. Caracteres nuevos agregados”, en la figura correspondiente al carácter 916 se plasma el escapulocoracoides de *Tanycolagreus*). Por todo esto, se codificó a *Alvarezsaurus* como estado “1”, mientras que *Patagonykus* se codificó como “?”.

Carácter 839. Se modificó el estado “?” por “0” en *Haplocheirus*, *Alvarezsaurus* y *Patagonykus*, dado que la escápula y el coracoides contribuyen de manera similar al glenoides. Si bien *Patagonykus* no posee una escápula preservada, las dimensiones y morfología general de este hueso permite inferir que la contribución era similar. Respecto a *Bonapartenykus*, este posee sus dos escapulocoracoides. Sin embargo, en el escapulocoracoides izquierdo se observa que dicha contribución es similar en ambos huesos; mientras que en el elemento derecho es la escápula la que contribuye mayormente al glenoides (ver en **Descripción anatómica**). Por todo lo mencionado, modificó el estado “0” por “0,1”.

Carácter 851. En *Haplocheirus*, *Shuvuuia*, *Albertonykus*, y *Linhenykus* se observa que la cresta fibular se extiende más proximalmente con relación a los cóndilos posteriores. Por ello, se modificó el estado “?” a “0” en estos taxones. Respecto a *Patagonykus*, la tibia no se encuentra completa, por lo que es difícil determinar si la cresta fibular se extendía al mismo nivel o más proximal que los cóndilos posteriores. Por este motivo, se optó por cambiar el estado “1” a “?”.

Carácter 899. Se modificó el estado “?” por “1” en *Patagonykus*, ya que la vértebra cervical de este espécimen posee una fosa en el centro vertebral. En *Ceratonykus* este carácter se modificó del estado “?” al “0”, dado que no presenta desarrollo de fosas en el centro.

Carácter 900. La fosa presente en el centro cervical de *Patagonykus* se desarrolla como una depresión profunda, sin contactar internamente. En este sentido, se modificó el estado “?” por “0”.

Carácter 903. Se modificó el estado “?” por “1” en *Patagonykus*, dado que las epipófisis presentes en la vértebra cervical están bien desarrolladas.

Carácter 904. En *Patagonykus*, las epipófisis se ubican próximas a las facetas postzigapofisiales. Es por ello, que se modificó el estado “?” por “0”.

Carácter 910. En las formas patagónicas, tales como *Alvarezsaurus* y *Patagonykus*, el dígito pedal IV es significativamente más corto que el III, y de longitud inferior a II. Por lo tanto, se codificó a estas formas como “0” (pie simétrico). Respecto a las formas derivadas, tales como *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Albinykus* y *Kol*, se escoraron como “1” (pie asimétrico), ya que el dígito pedal IV es significativamente más largo que el II, y solo un poco más corto que el III.

Carácter 911. Las depresiones del ligamento extensor en la superficie dorsal de las falanges del dígito pedal IV en *Alvarezsaurus* son poco profundos, y sin desarrollo de crestas extensoras. Por lo tanto, se modificó el estado “?” por “0”.

Carácter 925. En *Achillesaurus*, *Alvarezsaurus* y el espécimen MPCN-PV 738, la forma del extremo proximal del metatarsal III es subcircular; mientras que en *Alnashetri* es

subtriangular. Por lo tanto, los tres primeros especímenes se codificaron como “2”, mientras que el último se escoró como “3”.

Carácter 943. Las superficies lateral y medial de la falange I-1 en *Aorun* son más dorosolateral y dorsomedial que lateral o medial. Por ello, se modificó el estado “0” por “1”.

Carácter 950. La cresta fibular presente en *Aorun* tiene forma cuadrangular. Es por esto que se modificó el estado “1” por “0”.

Carácter 968. Se modificó el estado “1” por “2” en *Alvarezsaurus*, ya que la dirección de la cabeza femoral es dorsomedial.

5.3.4. Caracteres utilizados en el análisis filogenético

La lista de caracteres anatómicos utilizados para el análisis filogenético está incluida en el Anexo.

5.4. Descripción de los resultados

La posición filogenética de los alvarezsaurios fue testada empleando una matriz de datos propia basada en el conjunto de datos de Gianechini *et al.* (2018), acoplando algunos caracteres de Xu *et al.* (2018) que se detallan en el **Anexo**. También se agregaron nuevos caracteres propios (**5.3.2. Caracteres nuevos agregados**), lo que resultó en una lista exhaustiva que incluye 1000 caracteres y 172 taxones terminales (ver **Anexo**). De la base de datos original de Gianechini *et al.* (2018), se han eliminado los caracteres 859 y 861 por ser equivalentes a los caracteres 739 y 717, respectivamente. Además, se modificaron tanto caracteres como estados de caracteres (**5.3.1. Modificaciones realizadas a los caracteres** y **5.3.3. Modificaciones realizadas en las codificaciones**). En este punto, cabe destacar que, a modo de prueba, se realizó un segundo análisis filogenético que incluye a MPCN-PV 738 como una unidad taxonómica operacional (OTU's).

El conjunto de datos se reunió en WinClada v. 1.00.08 (Nixon, 2002) y el análisis filogenético se realizó utilizando TNT v. 1.5-beta (Goloboff *et al.*, 2008). El protocolo de búsqueda heurística consistió utilizando “Nuevas Tecnologías”, utilizando búsquedas sectoriales y fusión de árboles. Para la búsqueda dirigida, se utilizó un consenso

estabilizado en dos veces con un factor de 75. Posteriormente, los árboles más parsimoniosos (MPTs) resultantes de esta búsqueda, se sometieron a una ronda adicional de intercambio de ramas de tipo TBR (*Tree Bisection and Reconnection*) para garantizar un muestreo completo del espacio del árbol.

Análisis 1 – Descripción del árbol de consenso estricto, consenso reducido y taxones inestables

La búsqueda dio como resultado 92 árboles más parsimoniosos (MPTs) de 4061 pasos, con un índice de consistencia (CI) equivalente a 0.304 y un índice de retención (RI) de 0.733. Se llegó al resultado más parsimonioso 20 veces sobre 92 (21,73%). Una ronda posterior de intercambio de ramas TBR en estos 92 árboles más parsimoniosos encontró más de 10000 MPTs. Al igual que en Brusatte *et al.* (2014) y Gianechini *et al.* (2018), el árbol de consenso estricto muestra una politomía masiva que incluye a los ornitomimosaurios, oviraptorosaurios, terizinosaurios, alvarezsaurios y Paraves (Fig. V.6). Tal como ocurre en algunos estudios previos, aquí se recupera a Troodontidae dentro de Avialae (Cau *et al.*, 2017; Gianechini *et al.*, 2018; Xu *et al.*, 2018; Hartman *et al.*, 2019). Sin embargo, no se recuperó al clado Dromaeosauridae como un grupo monofilético, a diferencia de Gianechini *et al.* (2018). Además, se recupera el clado Alvarezsauria como un grupo monofilético, aunque se observa una politomía pequeña en la base de Alvarezsauridae conformada por *Alvarezsaurus*, *Achillesaurus* y el nodo [*Alnashetri* + (Patagonykinae + Parvicursorinae)]. Asimismo, también se observa una politomía masiva dentro del subclado Parvicursorinae (Fig. V.7).

Con el objetivo de detectar cuales serían los taxones inestables que ocasionan esta baja resolución dentro de los clados Maniraptoriformes, Maniraptora, y Alvarezsauridae, se utilizó el método iterPCR propuesto por Pol y Escapa (2009). La implementación de dicha metodología reveló que los taxones inestables son *Hesperornychus*, *Limenavis*, *Rinchenia*, *Kinnareimimus*, *Pamparaptor*, Troodontidae indet. IGM 100/44, *Trierarchuncus* y *Nemegtonykus*. Dado que el foco de este trabajo de Tesis Doctoral son los alvarezsaurios, se utilizó el comando “nelsen//168 (*n.b.*, el número del taxón *Nemegtonykus*)” y “nelsen//169 (*n.b.*, el número del taxon *Trierarchuncus*)” a fin de dilucidar las diferentes posiciones que pueden ocupar estos dos taxones dentro de Parvicursorinae (Fig. V.8). Tras

la poda a *posteriori* de estos taxones, Alvarezsauria se resuelve en la base de Maniraptora (Fig. V.9), tal como ocurre en otros estudios previos (*e.g.*, Brusatte *et al.*, 2014; Cau *et al.*, 2017; Gianechini *et al.*, 2018; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019). A pesar de la poda de los alvarezsáuridos inestables *Trierarchuncus* y *Nemegtomykus*, no se logró obtener un subclado Parvicursorinae totalmente monofilético, aunque bastante bien resuelto (Fig. V.9).

A diferencia de otros autores (*e.g.*, Brusatte *et al.*, 2014; Cau *et al.*, 2017; Gianechini *et al.*, 2018; Hartman *et al.*, 2019; Lee *et al.*, 2019), aquí se recupera dentro de Alvarezsauria a los taxones *Aorun* de la Formación Shishugou (Jurásico Tardío) y *Tugulusaurus* de la Formación Lianmugui (Cretácico Temprano) (Fig. V.6-9). A diferencia de otros estudios (Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2021, 2022), se recupera a *Shishugoumykus* como el miembro más basal de Alvarezsauria, siendo el taxon hermano de todos los alvarezsaurios restantes (Fig. V.6-9). Sorprendentemente, por primera vez, se obtuvo un pequeño grupo conformado por *Aorun* y *Haplocheirus* situado en la base de Alvarezsauria (*n.b.*, más derivado que *Shishugoumykus*, pero más basal que los alvarezsaurios restantes; Fig. V.6-9). Además, en este análisis también se obtuvo la conformación de un pequeño clado formado por *Tugulusaurus* junto con *Xiyunmykus*, y con *Bannykus* como grupo hermano, clado no registrado en trabajos previos Xu *et al.* (2018), Hartmann *et al.* (2019), Qin *et al.* (2019), Lee *et al.* (2019) y Averianov y Sues (2021, 2022). Respecto a las formas sudamericanas, estas caen dentro de Alvarezsauridae, a diferencia de estudios recientes donde todas las formas patagónicas excepto *Alvarezsaurus* y *Achillesaurus* se resuelven como alvarezsaurios no alvarezsáuridos (*e.g.*, Agnolin *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2018; Hartman *et al.*, 2019; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2021, 2022). Dentro de Alvarezsauridae, *Alvarezsaurus* y *Achillesaurus* se posicionan como los miembros más basales, ubicándose en una pequeña politomía. Asimismo, se recupera a *Alnashetri* como un alvarezsáurido no Patagonykinae (*n.b.*, tenga en cuenta que para este taxón no se ha modificado la codificación de estados y caracteres, sino que se tomaron tal como fueron publicados por Gianechini *et al.* 2018, debido a que se encuentra actualmente en estudio). A diferencia de Xu *et al.* (2018), Hartmann *et al.* (2019), Qin *et al.* (2019), Lee *et al.* (2019) y Averianov y Lopatin (2021, 2022), el subclado Patagonykinae anida dentro de Alvarezsauridae y se halla conformado por los taxones *Patagonykus* y *Bonapartenykus*. Además, se recupera el subclado Parvicursorinae como grupo hermano de Patagonykinae

(Fig. V.6-9). Otro resultado significativo es la recuperación del taxón problemático *Kol* como Parvicursorinae, a diferencia de otros estudios que cuestionan su posición como alvarezsáurido (Xu *et al.*, 2018; Hartmann *et al.*, 2019; Qin *et al.*, 2019; Averianov y Lopatin, 2021, 2022). El espécimen de *Heptasteornis* identificado como un alvarezsáurido por Naish y Dyke (2004), anida como un Parvicursorinae tal como ocurre en Hartman *et al.* (2019), pero a diferencia de estos autores, aquí se recupera a *Heptasteornis* junto con *Parvicursor* (Fig. V.9). Las relaciones filogenéticas internas de Parvicursorinae obtenidas aquí, son radicalmente diferentes a propuestas previas por otros autores.

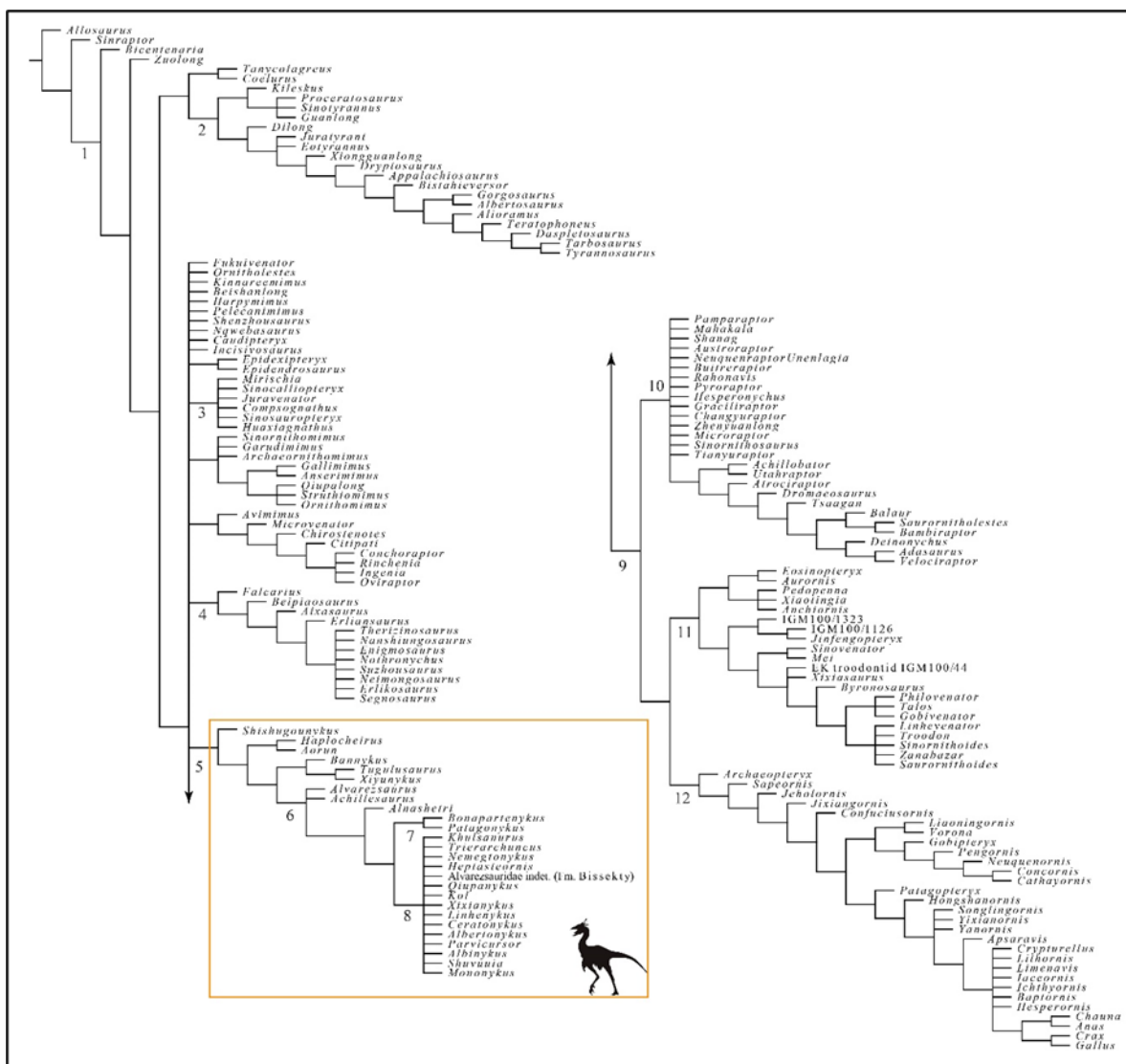


Figura V.6. Árbol de consenso estricto de los MPTs obtenidos del análisis filogenético. Los números corresponden a los diferentes clados reconocidos: 1, Coelurosauria; 2, Tyrannosauroidae;

3, Compsognathidae; 4, Therizinoauria; 5, Alvarezsauria; 6, Alvarezsauridae; 7, Patagonykinae; 8, Parvicursorinae; 9, Paraves; 10, Dromaeosauridae; 12, Troodontidae; 13, Avialae.

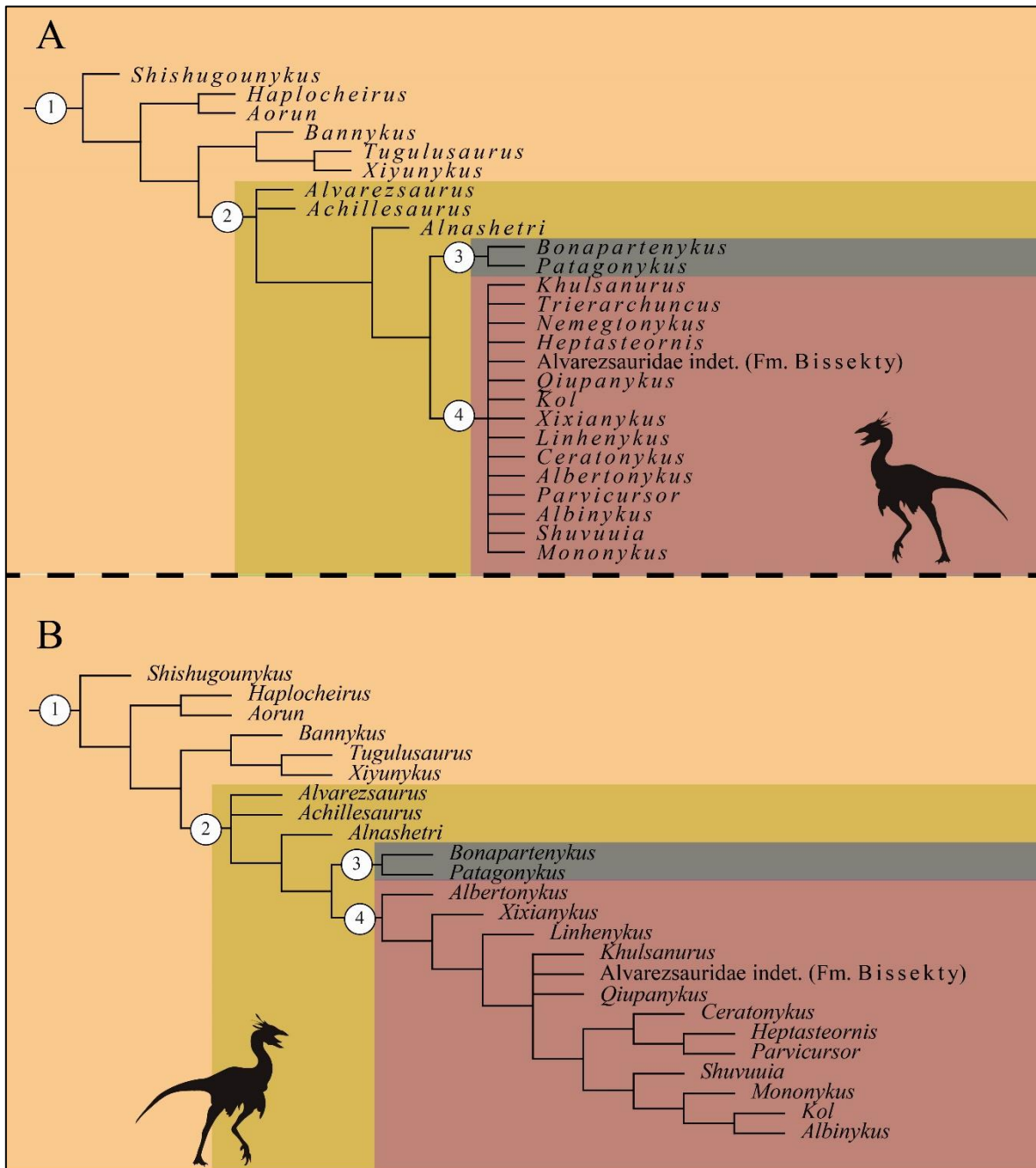


Figura V.7. Árbol de consenso estricto (A) de los MPTs obtenidos del análisis filogenético y de consenso reducido (B) luego de la poda a *posteriori* de los taxones inestables *Hesperornychus*, *Limenavis*, *Rinchenia*, *Kinnareminus*, *Pamparaptor*, Troodontidae indet. IGM 100/44 *Trierarchuncus* y *Nemegtonykus*, mostrando en detalle el clado Alvarezsauria. Los números

corresponden a los diferentes clados reconocidos: 1, Alvarezsauria; 2, Alvarezsauridae; 3, Patagonykinae; 4, Parvicursorinae.

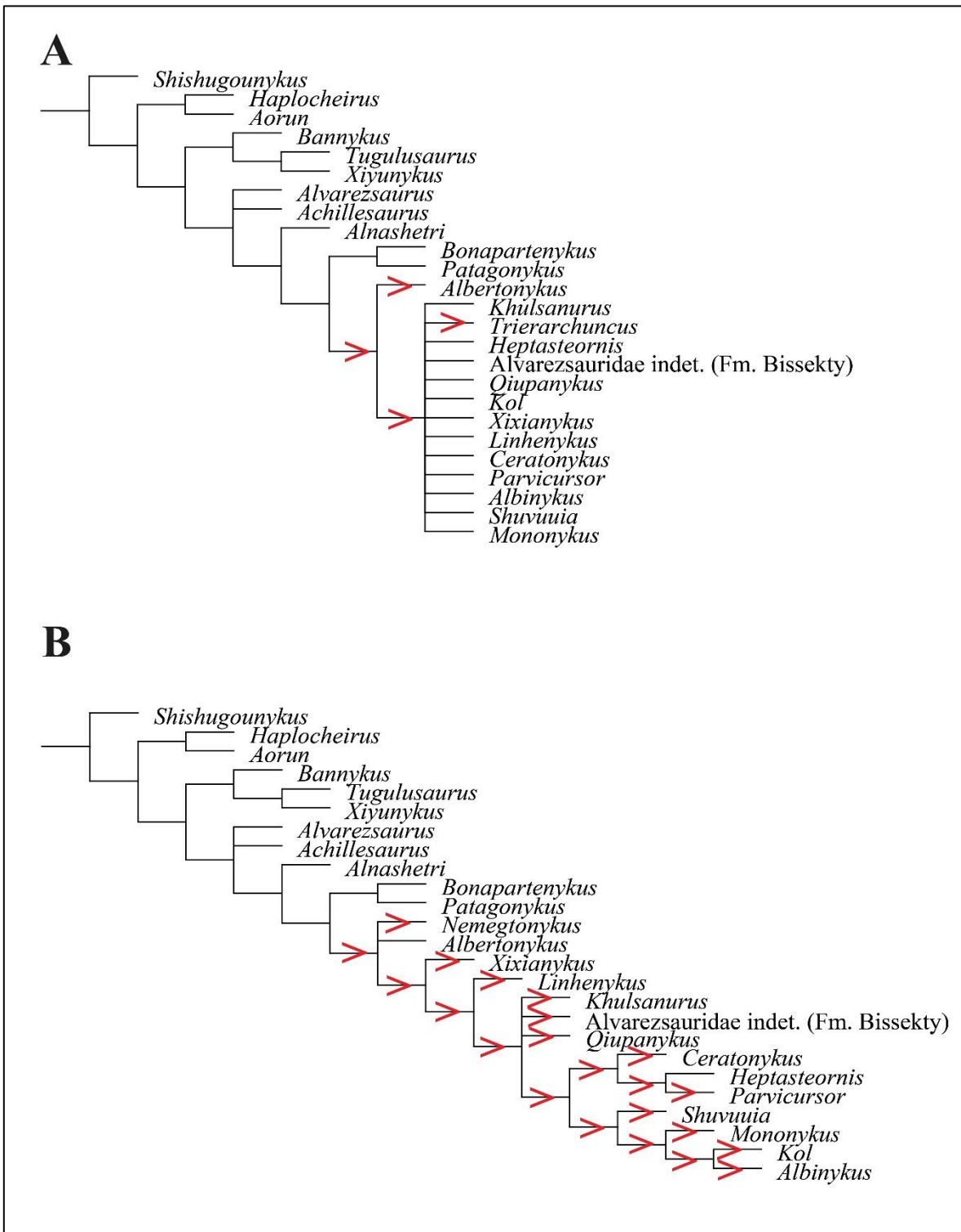


Figura V.8. Posiciones filogenéticas que pueden tomar *Nemegtonykus* (A) y *Trierarchuncus* (B). La flecha roja muestra las diferentes posiciones que toman los dos Parvicursorinae inestables.

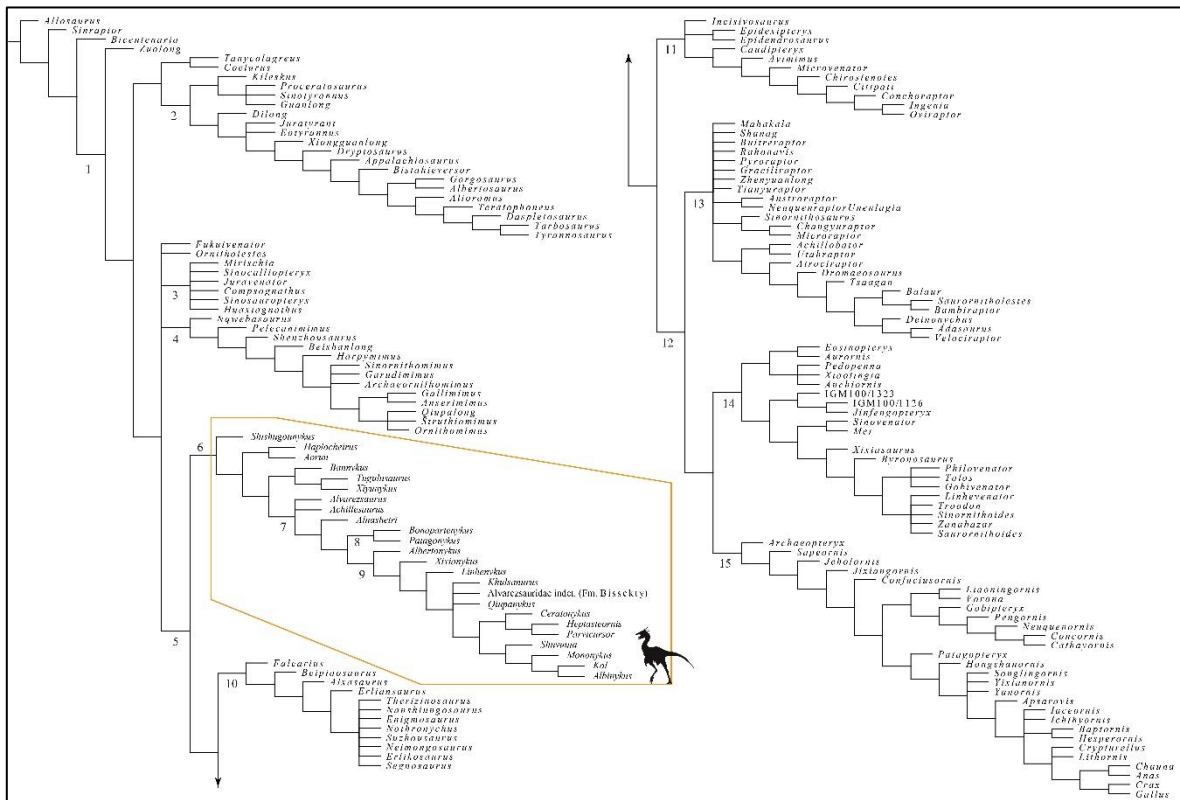


Figura V.9. Árbol de consenso reducido de los MPTs obtenidos en este análisis filogenético, luego de la poda a *posteriori* de los taxones inestables *Hesperornychus*, *Limenavis*, *Rinchenia*, *Kinnareminus*, *Pamparaptor*, Troodontidae indet. IGM 100/44 *Trierarchuncus* y *Nemegtonykus*. Los números corresponden a los diferentes clados reconocidos: 1, Coelurosauria; 2, Tyrannosauroidae; 3, Compsognathidae; 4, Therizinoauria; 5, Maniraptora; 6, Alvarezsauria; 7, Alvarezsauridae; 8, Patagonykinae; 9, Parvicursorinae; 10, Therizinosauria; 11, Oviraptorosauria; 12, Paraves; 13, Dromaeosauridae; 14, Troodontidae; 15, Avialae.

Sinapomorfías de los distintos nodos obtenidos

A continuación, se mencionarán las sinapomorfías obtenidas en el análisis 1 que apoyan a los diferentes nodos obtenidos, tanto en el consenso estricto como en el consenso de mayoría. Las sinapomorfías listadas son aquellas obtenidas para el clado Alvarezsauria y para los clados incluidos dentro de este último.

Alvarezsauria (nodo 260): *Shishugounykus* + nodo 259. Este nodo se encuentra soportado por las siguientes sinapomorfías:

- 1- Cresta supraacetabular del ilion reducida y separada del antitrocánter, sin formar una capucha (**154:1**). El estado de este carácter es desconocido para *Aorun*, *Xiyunykus*, *Tugulusaurus*, *Bonapartenykus*, *Albinykus*, *Albertonykus*, *Ceratomykus*, *Linhenykus*, *Kol*, Alvarezsauridae indet. de la Fm. Bissekty, *Heptasteornis*, *Trierarchuncus* y *Khulsanurus*.
- 2- Cresta deltopectoral del húmero proyectada lateralmente o dorsalmente, de modo que esté alineado con el eje longitudinal de la cabeza humeral (**358:0**). Este estado de carácter es desconocido para *Aorun*, *Tugulusaurus*, *Alvarezsaurus*, *Achillesaurus*, *Bonapartenykus*, *Albinykus*, *Parvicursor*, *Albertonykus*, *Ceratomykus*, *Linhenykus*, *Xixianykus*, *Kol*, *Qiupanykus*, Alvarezsauridae indet. de la Fm. Bissekty, *Heptasteornis*, *Nemegtomykus* y *Trierarchuncus*.
- 3- Extremos proximales de los surcos laterales de la ungueal manual II-2 en vista ventral, parcialmente encerrados por muescas laterales (**958:1**). El estado de este carácter es desconocido para *Xiyunykus*, *Achillesaurus*, *Bonapartenykus*, *Albinykus*, *Parvicursor*, *Ceratomykus*, *Xixianykus*, *Kol*, *Qiupanykus*, *Heptasteornis*, *Nemegtomykus*, *Khulsanurus*. No fue posible codificar el estado de este carácter para *Alnashetri* (*n.b.*, espécimen referido), dado que este es un carácter añadido a la base de datos original de Gianechini *et al.* (2018).
- 4- Proyección distal del cóndilo distal femoral lateral claramente más allá del cóndilo medial (**972:1**).

Sinapomorfías obtenidas en algunos árboles:

- 5- Ungueal manual II-2 claramente más grande que las otras falanges ungueales manuales de la mano (**149:1**). Este carácter solo se encuentra codificado para *Shishugounykus*, *Aorun*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Alnashetri* y *Shuvuuia*.
- 6- Húmero con tuberosidad en la superficie anterior, proximal al entepicóndilo (**794:1**). Este carácter se encuentra codificado para *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Patagonykus*, *Mononykus* y *Shuvuuia*, por lo que esta es una sinapomorfía ambigua.

7- Cresta fibular de forma redondeada (**950:1**). El estado de este carácter es desconocido para *Haplocheirus*, *Tugulusaurus*, *Alvarezsaurus*, *Achillesaurus*, *Bonapartenykus*, *Albinykus*, *Ceratonykus*, *Linhenykus*, *Kol*, Alvarezsauridae indet. de la Fm. Bissekty, *Heptasteornis*, *Trierarchuncus* y *Khulsanurus*. Dado que este es un carácter añadido a la base de datos original de Gianechini *et al.* (2018), no fue posible codificar el estado de este carácter para *Alnashetri* (n.b., espécimen referido).

Clado sin nombre (nodo 259): nodo 263 (*Haplocheirus* + *Aorun*) + nodo 258. Este nodo se encuentra soportado por las siguientes sinapomorfías:

1- Superficie lateral y medial de la falange manual II-1 cóncavas y proyectadas dorsolateral y dorsomedial, respectivamente (**943:1**). El estado de este carácter no se ha podido codificar en *Xiyunykus*, *Alvarezsaurus*, *Achillesaurus*, *Bonapartenykus*, *Albinykus*, *Parvicursor*, *Albertonykus*, *Xixianykus*, *Kol*, *Qiupanykus*, *Heptasteornis*, *Nemegtonykus*, *Trierarchuncus* y *Khulsanurus*. Dado que este es un carácter añadido a la base de datos original de Gianechini *et al.* (2018), no fue posible codificar el estado de este carácter para *Alnashetri* (n.b., espécimen referido).

Sinapomorfías obtenidas en algunos árboles:

2- Morfología del centro caudal anterior en forma de caja (**115:1**). El estado de este carácter solo se encuentra codificado para *Aorun* y *Xiyunykus*, mientras que en los alvarezsáuridos los centros se encuentran comprimido transversalmente (**115:2**). En este sentido, este estado de carácter podría representar una plesiomorfía de los alvarezsaurios.

3- Lado medial del metacarpal II sin expansión (**930:1**). El estado de este carácter solo se ha podido codificar en *Shishugounykus*, *Aorun*, *Haplocheirus* y *Bannykus*. Respecto a *Shishugounykus*, la superficie medial se encuentra expandida proximalmente (**930:0**; ver Qin *et al.*, 2019, ch. 419).

Clado sin nombre (nodo 263): *Haplocheirus* + *Aorun*. Este nodo se encuentra soportado por las siguientes sinapomorfías:

- 1- Algunos dientes del maxilar y dentario sin serración en la carena mesial (**81:1**). Este estado de carácter solo se ha podido codificar en *Haplocheirus*, *Aorun*, *Alnashetri* (*n.b.*, codificación original de Gianechini *et al.*, 2018), *Mononykus* y *Shuvuuia*. Respecto a estos últimos tres taxones, todos los dientes conocidos del maxilar y dentario no poseen dentículos en la carena mesial y distal (**81:2**). Por lo que este carácter podría representar una sinapomorfía para el nodo 266.
- 2- Vértebras cervicales con espinas neurales craneocaudalmente largas en vista dorsal (**97:0**). En los alvarezsaurios restantes donde se conoce el estado de este carácter, la espina neural se caracteriza por ser corta, centradas en el arco neural, dándole al arco una forma de "X" en vista dorsal (**97:1**). Por lo que una espina neural craneocaudalmente larga en vértebras cervicales representa una clara sinapomorfía de este clado.
- 3- Borde dorsal de la fosa antorbital compuesta por el lagrimal y nasal (**240:1**). En los Parvicursorinae (*e.g.*, *Shuvuuia*), el borde de la fosa antorbital se encuentra compuesta por el lagrimal y el maxilar. Para el resto de los alvarezsaurios, el estado de este carácter es desconocido por lo que podría representar una sinapomorfía ambigua.
- 4- Porción distal del eje del pubis muy agrandada, más del doble de la longitud craneocaudal de la porción proximal del eje (**812:1**). Este estado de este carácter también está presente en *Patagonykus*, *Bonapartenykus* y *Khulsanurus*, por lo que podría representar un carácter compartido por todos los alvarezsaurios no Parvicursorinae derivados, o simplemente un carácter convergente.
- 5- Cresta fibular de la tibia que se extiende desde la superficie articular proximal distalmente (**977:0**). En *Shishugounykus*, *Bannykus*, *Xiyunykus*, *Tugulusaurus*, *Patagonykus*, *Mononykus*, *Parvicursor*, *Albertonykus*, *Linhenykus*, *Xixianykus*, *Qiupanykus* y *Nemegtomykus*, la cresta fibular está claramente separada de la superficie articular proximal (**977:1**). Por lo que el estado de este carácter representa una sinapomorfía para el nodo conformado por *Haplocheirus* y *Aorun*. Respecto a *Shuvuuia*, la cresta fibular se extiende desde la superficie proximal (**977:0**), por lo que podría representar una convergencia evolutiva.

Sinapomorfía obtenida en algunos árboles:

- 6- Ángulo entre el borde posterior del eje púbico y el borde dorsal de la bota púbica, menor a 90° (**870:0**). En *Patagonykus* y *Khulsanurus*, el ángulo entre el borde posterior del eje púbico y el borde dorsal de la bota púbica es mayor a 90°; mientras que en el resto de alvarezsaurios este estado es desconocido. Por lo tanto, el estado de este carácter podría representar una condición para todos los alvarezsaurios no alvarezsáuridos, o bien representar una sinapomorfía de este pequeño nodo.

Clado sin nombre (nodo 258): Nodo 261 (*Bannykus* + (*Tugulusaurus* + *Xiyunykus*)) + nodo 257 (i.e., Alvarezsauridae). Este nodo se encuentra soportado por las siguientes sinapomorfías:

- 1- Cara articular posterior del último centro sacro convexo (**112:1**). Si bien este carácter solo se ha podido codificar para *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Xiyunykus*, *Achillesaurus*, *Alnashetri*, *Patagonykus*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*, *Linhenykus*, *Xixianykus*, y *Qiupanykus*, no obstante, este estado de carácter podría representar una sinapomorfía de este nodo, ya que el estado codificable para *Shishugounykus* y *Haplocheirus* es plano o ligeramente cóncavo (**112:0**).
- 2- Algunas vértebras dorsales son opistocélicas (**755:1**). En *Shishugounykus*, *Haplocheirus* y *Aorun*, las vértebras dorsales son anfipláticas (**755:0**), mientras que en Parvicursorinae la mayoría son opistocélicas (**755:2**). En este sentido, este carácter puede representar una clara sinapomorfía para el nodo 261.
- 3- Proceso olecranon lateromedialmente delgado y con forma de cuchilla (**764:1**). Este estado de carácter se encuentra codificado para las formas de ramificación temprana (e.g., *Bannykus*) y en Parvicursorinae (e.g., *Mononykus* y *Albertonykus*). Sin embargo, en *Haplocheirus* y *Patagonykus*, el proceso de olecranon es transversalmente ancho (**764:0**).
- 4- Fosa en la superficie anterior de la porción lateral de la base del proceso ascendente, a veces con fenestraciones accesorias (**776:1**). En *Aorun* y algunos Parvicursorinae (e.g., *Heptasteornis*, *Linhenykus*, *Parvicursor*, *Shuvuuia* y *Mononykus*) se encuentra ausente, por lo que podría representar una reversión para los Parvicursorinae más derivados.

- 5- Forámenes pares en el extremo anterior del receso basiesfenoide, separados por una delgada barra de hueso (**883:1**). Este estado de carácter solo se encuentra codificado para *Xiyunykus* y *Shuvuuia*; mientras que en *Haplocheirus* se encuentra ausente (**883:0**). En este sentido, este carácter podría ser una sinapomorfía ambigua dada la gran cantidad de entradas faltantes para este carácter.
- 6- Proceso cultiforme con una cresta en su superficie lateral (**886:1**). Nuevamente, este estado de este carácter solo se encuentra codificado para *Xiyunykus* y *Shuvuuia*; mientras que en *Haplocheirus* no hay una proyección ventral (**886:0**). En este sentido, este carácter podría ser una sinapomorfía ambigua dada la gran cantidad de entradas faltantes para este carácter.
- 7- Arcos neurales de vértebras cervicales con desarrollo de fosas profundas en la superficie posterior sobre el canal neural en vista caudal (**888:1**). Este estado de carácter este presente en *Bannykus*, *Xiyunykus*, *Alvarezsaurus* y *Shuvuuia*, mientras que en *Aorun* no se observa tal desarrollo de múltiples fosas (**888:0**). En este contexto, este carácter representa una sinapomorfía ambigua para el nodo 261.

Clado sin nombre (Nodo 261): *Bannykus* + (*Tugulusaurus* + *Xiyunykus*). Este nodo se encuentra soportado por las siguientes sinapomorfías:

- 1- Apertura posterior del receso basiesfenoide dividida en dos forámenes pequeños y circulares por una delgada barra ósea (**10:1**). Este estado es desconocido para *Tugulusaurus*, por lo que podría representar una sinapomorfía ambigua.
- 2- Vértebras cervicales fuertemente opistocélicas (**99:1**). Este estado de carácter se encuentra en *Aorun*, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Ceratonykus* y *Linhenykus*. En *Haplocheirus*, las vértebras cervicales son anfipláticas (**99:0**), mientras que en *Alvarezsaurus* son débilmente opistocélicas (**99:0**). En *Alnashetri*, el estado codificado es “0” (**99:0**). Este carácter pareciera no tener peso filogenético, ya que no discrimina de las vértebras cervicales anfipláticas de aquellas que son débilmente opistocélicas (**99:0**).
- 3- Borde posterolateral del coracoides expandido para formar una fosa subglenoidea triangular limitada lateralmente por un tubérculo coracoideal agrandado (**132:1**). Este estado de carácter se encuentra codificado para *Bannykus* y *Xiyunykus*, pero es

desconocido para *Tugulusaurus*. En los alvarezsaurios restantes que conservan coracoides, esta condición está ausente (**132:0**). Por lo tanto, esta es una sinapomorfía ambigua, ya que es desconocida para *Tugulusaurus*.

- 4- Forma de la tuberosidad interna en vista anterior, rectangular e hipertrofiada, separado de la cabeza humeral por una gran muesca (**763:2**). Este estado de carácter está codificado para *Bannykus* y *Xiyunykus*. En *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Patagonykus* y *Khulsanurus*, la tuberosidad interna es rectangular, separada de la cabeza humeral por una muesca pequeña pero distinta (**763:1**). En *Mononykus*, *Shuvuuia* y *Alnashetri* (en este último de acuerdo a lo codificado por Gianechini *et al.*, 2018), la tuberosidad interna es triangular o redondeada, no separada discretamente del resto del húmero (**763:0**).
- 5- Proyección de una pestaña proximomedial en el metacarpal I, extendiéndose más allá de la superficie articular proximal (**894:1**). Este estado de carácter está codificado para *Bannykus* y *Tugulusaurus*, por lo que podría representar una sinapomorfía de este nodo.
- 6- Cabeza femoral dirigida craneomedialmente (**967:0**). Este estado de carácter está codificado para *Bannykus* y *Tugulusaurus*, por lo que podría representar una sinapomorfía de este nodo, ya que la condición observada para el resto de los alvarezsaurios es estrictamente medial (**967:1**).

Clado sin nombre (nodo 262): *Tugulusaurus* + *Xiyunykus*. Este nodo se encuentra soportado por las siguientes sinapomorfías:

- 1- Proceso ascendente corto y delgado, que cubre solo la mitad lateral de la superficie anterior de la tibia, y la altura dorsoventral del mismo es inferior al doble de la altura del cuerpo principal del astrágalo (**193:1**). Este estado de carácter se encuentra codificado en ambos taxones, y representa una clara sinapomorfía para este pequeño clado.

Alvarezsauridae (nodo 260). Este nodo se encuentra soportado por las siguientes sinapomorfías:

- 1- Centros vertebrales caudales comprimidos transversalmente (**115:2**). Este estado de carácter está presente en todos los alvarezsáuridos que conservan vértebras caudales anteriores. En *Shishugounykus*, los centros vertebrales son ovalados en sección transversal (**115:0**), mientras que en *Aorun* y *Xiyunykus* tienen forma de caja (**115:1**). Por lo tanto, este carácter representa una clara sinapomorfía para el clado Alvarezsauridae.
- 2- Refuerzo para el proceso ascendente del astrágalo en forma de escalón diferenciado que se orienta oblicuamente desde el sector mediodistal al lateroproximal (**941:0**).
- 3- Superficie ventral de los centros caudales anteriores con quilla diferenciada, y a veces con un surco estrecho y poco profundo en su línea media (**952:1**). Este carácter se observa en todos los alvarezsáuridos que conservan vértebras caudales anteriores, y representa una sinapomorfía de Alvarezsauridae.

Sinapomorfía obtenida en algunos árboles:

- 4- Longitud de las prezigapófisis de las vértebras caudales distales fuertemente reducida o ausente: las mismas terminan aproximadamente en el nivel anterior del centro (**118:2**). En las formas basales tales como *Haplocheirus*, estas representan 1/3 de la longitud del centro (**118:0**). Por lo que este carácter podría representar una sinapomorfía para Alvarezsauridae.
- 5- Articulación entre la escápula y el coracoides formando un arco continuo en vista craneal o caudal (**135:0**). En las formas basales y en Patagonykinae, el coracoides tiene una inflexión medial en relación con la escápula (**135:1**). Por lo tanto, una articulación continua de tipo arco es una sinapomorfía de Alvarezsauridae, mientras que en Patagonykinae se produce una reversión del estado de carácter.
- 6- Ausencia de una fosa profunda en las superficies laterales entre la región de la sutura escápula-coracoides, y que cubre la mitad posterior del coracoides y la porción anterior del acromion de la escápula (**838:1**). Esta fosa está presente en las formas basales (**838:0**), por lo que este estado de carácter representa una clara sinapomorfía del clado Alvarezsauridae.

Clado sin nombre (nodo 256): *Alnashetri* + nodo 265. Este nodo se encuentra soportado por las siguientes sinapomorfías:

- 1- Trocánteres mayor y menor separados por una pequeña ranura (**181:1**). En las formas basales, incluso en *Alvarezsaurus* y *Achillesaurus*, ambos trocánteres se encuentran separados entre sí por una hendidura profunda. Respecto a los Parvicursorinae, estos se encuentran fusionados formando una cresta trocantérica. En este sentido, este carácter representa una sinapomorfía de este nodo.
- 2- Trocánter menor reducido a aproximadamente el mismo ancho craneocaudal que el trocánter mayor (**182:1**). El estado de este carácter se encuentra codificado para *Alnashetri*, *Patagonykus*, *Mononykus* y *Shuvuuia*. En este sentido, este carácter podría representar una sinapomorfía ambigua.
- 3- Astrágalo y calcáneo fusionados entre sí, sin fusionar a la tibia (**195:1**). El estado de este carácter esta presente para *Alnashetri*, *Patagonykus* y *Parvicursor*. El resto de los Parvicursorinae, el astrágalo, calcáneo y la tibia se encuentran fusionados (**195:2**). Por lo que el estado 1 del carácter 195, podría representar una plesiomorfía para este nodo, mientras que, en *Parvicursor*, un astrágalo y calcáneo fusionados entre sí pero no con la tibia, podría representar una convergencia evolutiva. Otra posible explicación de este estado en *Parvicursor* podría correlacionarse con que este espécimen representa un individuo esqueléticamente inmaduro (ver Qin *et al.*, 2021). Sin embargo, Averianov y Sues (2022) declaran que *Parvicursor* representa un espécimen esqueléticamente maduro.

Sinapomorfías obtenidas en algunos árboles:

- 4- Vértebras sacras con zigapófisis presentes y completamente fusionadas que forman una cresta sinuosa en vista dorsal (**109:1**). El estado de este carácter esta presente en *Alnashetri*, *Patagonykus*, *Qiupanykus* y *Xixianykus*. En *Achillesaurus* las zigapófisis no se encuentran fusionadas entre sí para forman una cresta sinuosa (**109:0**).
- 5- Espinas neurales presente como una cresta baja en vértebras caudales distales (**117:0**). Este estado de este carácter podría representar una sinapomorfía ambigua, ya que hay taxones que no han sido codificados.
- 6- Ungueales manuales débilmente curvadas (**148:1**). En las formas basales (e.g., *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Aorun*, *Bannykus*, *Tugulusaurus*) las ungueales manuales se encuentran fuertemente curvadas (**148:0**). En este sentido, el estado

“ungueales manuales débilmente curvadas” representa una clara sinapomorfía de este nodo (**148:1**).

- 7- Altura relativa del trocánter menor respecto al trocánter mayor sub-igual o ligeramente más alto, las dos estructuras se extienden aproximadamente al mismo nivel (**710:1**). En las formas basales y en los alvarezsáuridos *Alvarezsaurus* y *Alnashetri*, el trocánter menor se proyecta más distalmente respecto al trocánter mayor (**710:0**). En este sentido, el estado “1” de este carácter representa una sinapomorfía del nodo 256.

Clado sin nombre (nodo 265): Patagonykinae + Parvicursorinae. Este nodo se encuentra soportado por las siguientes sinapomorfías:

- 1- Escápula y coracoides fusionados (**133:1**). Esta condición solo se encuentra presente en *Bonapartenykus*, *Ceratomykus* y *Nemegtonykus*. La ausencia de una fusión entre ambos huesos (**133:0**) se encuentra en *Mononykus* y *Shuvuuia*. El estado 1 podría representar tanto una plesiomorfía de este nodo como una convergencia evolutiva. En este sentido, este carácter es ambiguo hasta que se conozca más material para discernir sobre la evolución de este carácter.
- 2- Tarsales distales y metatarsales presentes y fusionados (**196:1**). Este carácter está ampliamente distribuido en este nodo, y representa una clara sinapomorfía del mismo.
- 3- Posición del margen ventral de la cara articular posterior del último centro sacro posicionado más ventral, al margen ventral de la cara articular anterior (**673:1**). Este carácter se encuentra presente en *Patagonykus*, *Mononykus* y *Shuvuuia*. No obstante, un margen ventral de la cara articular posterior posicionado al mismo nivel que el margen ventral de la cara articular anterior es una condición observada en *Alnashetri* (**673:0**). Por lo tanto, este carácter podría representar una sinapomorfía ambigua para este nodo dada la gran cantidad de entradas faltantes, no obstante, no descartamos su peso filogenético como una sinapomorfía de este nodo.
- 4- Pedúnculos púbicos e isquiáticos aproximadamente de la misma longitud (**698:1**). Si bien, este estado de carácter fue recuperado como una sinapomorfía para este

nodo, la condición en *Alvarezsaurus* y *Achillesaurus* no es discernible, por lo que podría representar una sinapomorfía ambigua.

- 5- Superficie articular troclear que se extiende sobre la superficie dorsal de la ulna, de forma bulbosa (**765:1**). Si bien, en las formas basales la superficie articular troclear se limita al extremo distal (**765:0**), en los alvarezsáuridos de ramificación temprana (*i.e.*, *Alvarezsaurus* y *Achillesaurus*) se desconoce esta condición. En función de lo mencionado, el estado de este carácter podría representar una sinapomorfía ambigua.
- 6- Superficie articular proximal de la ungual manual II-2 aproximadamente de forma cuadrada, lateromedialmente tan ancha como dorsoventralmente alta (**769:1**). Este estado de carácter es una clara sinapomorfía de este nodo, ya que, como se observa en Patagonykinae y Parvicursorinae, la superficie articular de esta falange ungual manual es tan alta como tan ancha. En las formas basales (*i.e.*, alvarezsaurios no alvarezsáuridos) y en *Alvarezsaurus*, la superficie articular proximal de esta falange es más alta dorsoventralmente que ancha lateromedialmente (**769:0**).
- 7- Cóndilo lateral del fémur distalmente cónico, sobresaliendo sustancialmente más distalmente que el cóndilo medial (**772:1**). En los alvarezsaurios no alvarezsáuridos, el cóndilo lateral del fémur es redondeado posteriormente (**772:0**). El estado de este carácter es desconocido para *Alvarezsaurus* y *Achillesaurus*, por lo que este carácter podría representar una sinapomorfía ambigua.

Patagonykinae (nodo 264): *Bonapartenykus* y *Patagonykus*. Este nodo se encuentra soportado por las siguientes sinapomorfías:

- 1- Coracoides con una inflexión medial en relación con la escápula, escápulocoracoides en forma de "L" en vista lateral (**135:1**). Este estado de carácter es desconocido para *Patagonykus*, por lo que podría representar una sinapomorfía ambigua.
- 2- Una sínfisis púbica reducida y restringida al extremo distal del pubis (**178:2**). El estado de este carácter se encuentra codificado para ambos taxones, por lo que podría representar una sinapomorfía de este clado.

- 3- Cresta lateral en la superficie lateral del coracoides (**761:1**). Tal como menciona Agnolin *et al.* (2012), esta es una clara sinapomorfía de Patagonykinae.
- 4- Porción distal del eje del pubis agrandado, casi el doble o más de la longitud craneocaudal de la porción proximal del eje (**812:1**). Este carácter también se encuentra en los alvarezsaurios no alvarezsáuridos, por lo que podría representar una reversión evolutiva.
- 5- Superficie lateral del coracoides decorada con estrías y protuberancias estrechas y profundas (**914:1**). Este carácter solo se encuentra en *Bonapartenykus* y *Patagonykus*, por lo que claramente representa una sinapomorfía de este clado.
- 6- Cresta lateral en la superficie lateral con una extensión craneocaudal que recorre todo el coracoides (**917:1**). Nuevamente, este carácter solo se encuentra en *Bonapartenykus* y *Patagonykus*, por lo que claramente representa una sinapomorfía de Patagonykinae.

Parvicursorinae (nodo 266): Parvicursorinae. Este nodo se encuentra soportado por las siguientes sinapomorfías:

- 1- Ausencia de una articulación hipófeno-hipantro en vértebras dorsales (**102:0**). Este es un carácter que solo se encuentra en representantes de Parvicursorinae, por lo que podría conformar una clara sinapomorfía.
- 2- Exposición de la diáfisis del metatarsal III no observable en vista proximal (**200:3**). Esta es una condición única para Parvicursorinae, y cuya morfología se refleja en una condición arctometatarsal (Xu *et al.*, 2013; Averianov y Sues, 2017; Qin *et al.*, 2019; Averianov *et al.*, 2022).

Sinapomorfías obtenidas en algunos árboles:

- 3- Pubis apresado contra el isquion (**174:3**). Por muchos años, varios autores (*e.g.*, Chiappe *et al.*, 2002) consideraron este carácter como una sinapomorfía de este clado.
- 4- Fíbula que se estrecha distalmente sin contactar con los tarsales proximales (**188:1**). Esta condición solo se observa en Parvicursorinae, por lo que representa una clara sinapomorfía de este clado.

- 5- Dos crestas cnemiales en la tibia (**192:1**). Este carácter se encuentra codificado para *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Parvicursor*, *Xixianykus* y *Nemegtonykus*. Si bien hay entradas faltantes en muchos Parvicursorinae, el estado de este carácter podría representar una sinapomorfía de este clado.
- 6- Astrágalo y calcáneo completamente fusionados entre sí y con la tibia (**195:2**). Como se mencionó previamente, este carácter puede representar una sinapomorfía de Parvicursorinae.
- 7- Falanges ungueales pedales principalmente rectas (**746:1**). Esta condición se encuentra presente en todos los Parvicursorinae, excepto en *Kol*, cuya condición falanges ungueales pedales curvadas es similar a la que sucede en los alvarezsaurios no Parvicursorinae. En este sentido, la condición observada en *Kol* podría reflejar una convergencia.

Soporte de los nodos

Para evaluar la robustez de los clados obtenidos en el análisis filogenético se calculó el soporte de los nodos presentes en los árboles de consenso estricto y reducido utilizando dos métodos diferentes, *Bremer support* y *Bootstrap*. El método de *Bremer support* indica la cantidad de pasos extras que se necesitan para perder la monofilia de un cierto clado a través de la búsqueda de árboles subóptimos. El método de *Bootstrap* lleva a cabo un remuestreo al azar de los caracteres de la matriz, y posteriormente realiza una búsqueda de árboles más parsimoniosos a partir de dicho remuestreo.

Para calcular el *Bremer support* se utilizó el software TNT v. 1.5-beta (Goloboff *et al.*, 2008), llamando al script “BREMER.run”. El método de *Bootstrap* fue calculado desde el software TNT v. 1.5-beta (Goloboff *et al.*, 2008), yendo a la ventana “Analyze” > “Resampling”. Los parámetros utilizados para este último fueron “frecuencias absolutas”, con valores calculados a partir de un remuestreo de reposición estandar (Felsenstein, 1985). Respecto a las búsquedas de árboles más parsimoniosos fue de tipo heurística y llevada a cabo a partir de 1000 réplicas.

Los valores de *Bremer support* obtenidos en el árbol de consenso estricto son generalmente altos, a excepción de Alvarezsauridae y el clado [*Alnashetri* +

(Patagonykinae + Parvicursorinae)] (Fig. V.10A). En cuanto a Patagonykinae y Parvicursorinae, el valor obtenido refleja un soporte robusto siendo de “5” y “4”, respectivamente. Los valores de *Bremer support* obtenidos en el árbol de consenso reducido, mejoran drásticamente, sobre todo en los nodos: *Aorun* + *Haplocheirus*, *Tugulusaurus* + *Xiyunykus*, Patagonykinae, Parvicursorinae, y en todos los nodos que se encuentran dentro del subclado Parvicursorinae (Fig. V.10B).

Los valores de *Bootstrap* obtenidos en el árbol de consenso estricto y reducido son generalmente bajos a excepción de Patagonykinae (*n.b.*, con un valor equivalente de 80), el clado [*Bannykus* + (*Tugulusaurus* + *Xiyunykus*)] y *Tugulusaurus* + *Xiyunykus* (Fig. V.11).

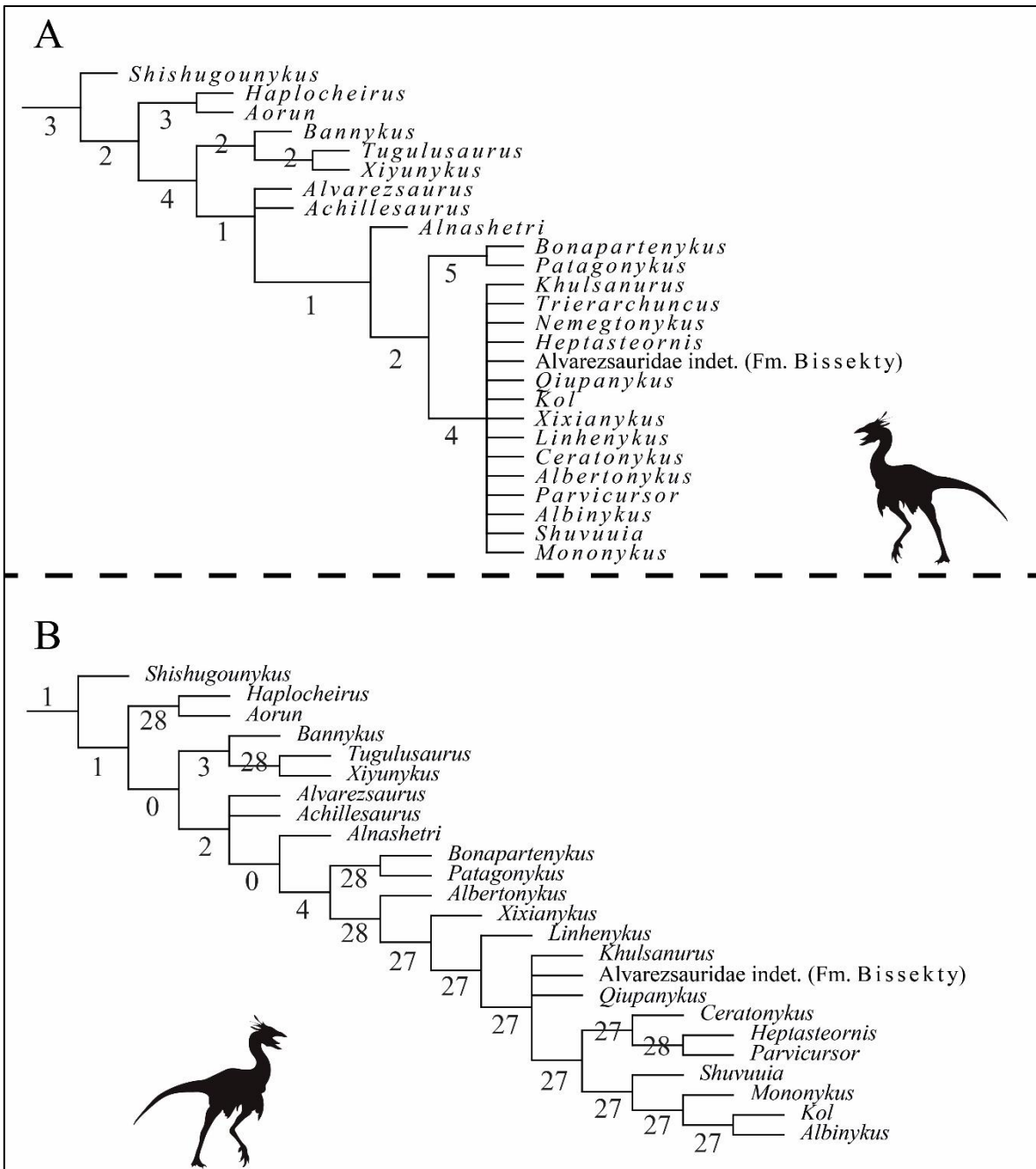


Figura V.10. Valores de *Bremer support* obtenidas en el árbol de consenso estricto (A) y del consenso reducido (B).

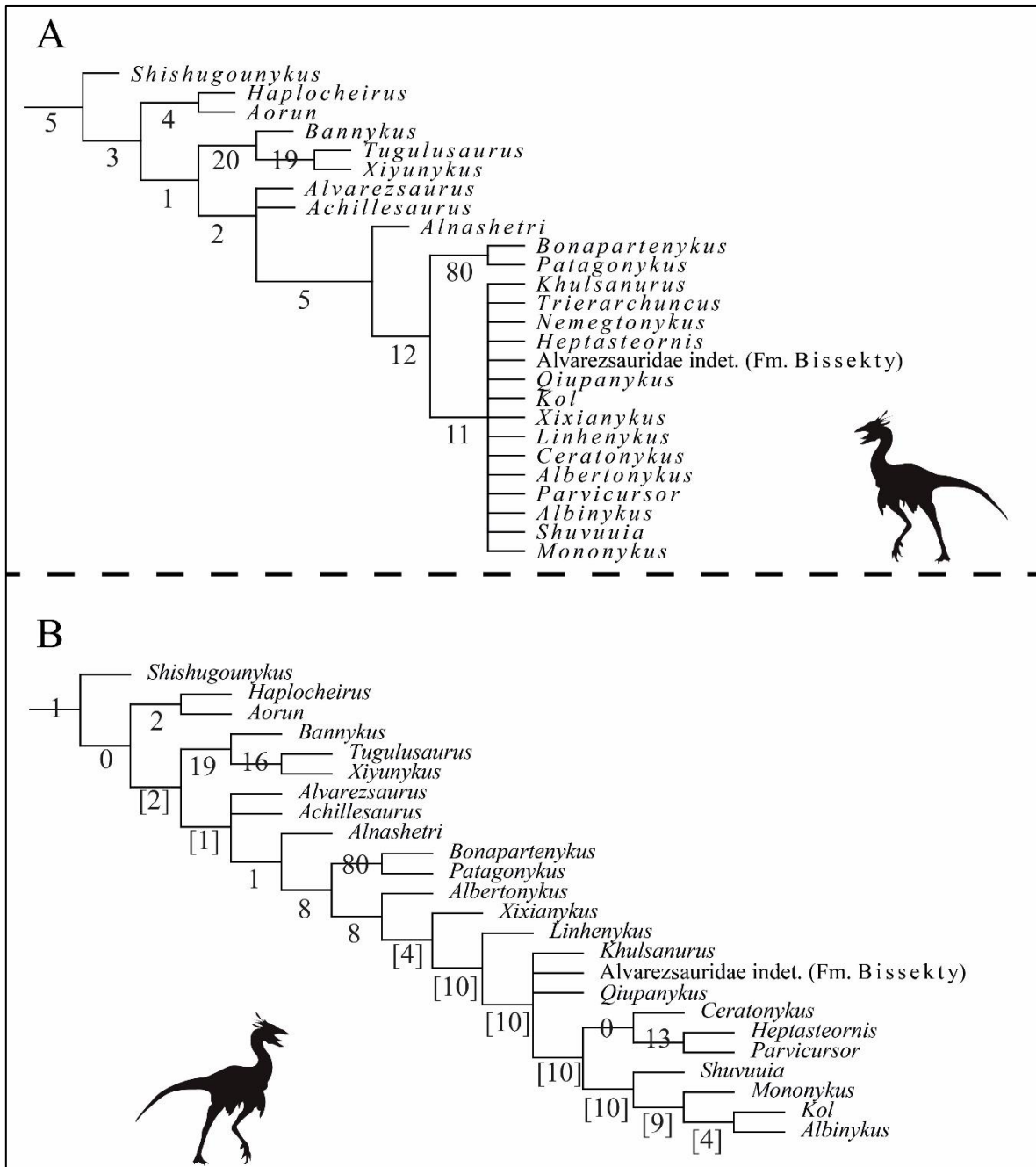


Figura V.11. Valores de *Bootstrap* obtenidas en el árbol de consenso estricto (A) y del consenso reducido (B).

Análisis 2 – Descripción del árbol de consenso estricto, consenso reducido y taxones inestables

La búsqueda dio como resultado 135 árboles más parsimoniosos (MPTs) de 4068 pasos, con un índice de consistencia (CI) equivalente a 0.304 y un índice de retención (RI) de 0.734. Se llegó al resultado más parsimonioso 27 veces sobre 135 (20%). Una ronda posterior de intercambio de ramas TBR en estos 135 árboles más parsimoniosos finalmente encontró más de 10000 MPTs. La topología obtenida para el análisis de consenso estricto y el consenso reducido, así como los taxones inestables, son los mismos que se recuperan para el análisis 1. La única diferencia que se observa, es que el espécimen MPCN-PV 738 cae en una politomía dentro Patagonykinae (Fig. V.12).

La lista de sinapomorfías de los distintos nodos obtenidos son iguales que en el análisis 1, por lo que hemos optado no volver a repetir dicha información. Los valores de *Bremer support* y *Bootstrap* obtenidos en el árbol de consenso estricto (Fig. 13A y 14A) son ligeramente más bajos que aquellos obtenidos en el análisis 1 (Fig. 10A y 11A), aunque muestran resultados moderadamente robustos para los nodos [*Bannykus* + (*Xiyunykus* + *Tugulusaurus*)], (Patagonykinae + Parvicursorinae) y Patagonykinae (Fig. 13A y 14A). Los valores de *Bremer support* mejoraron drásticamente en el árbol de consenso reducido (Fig. 13B), mostrando valores superiores a los obtenidos respecto al análisis 1. Sin embargo, se obtuvieron valores bajos para los nodos [*Alnashetri* + (Patagonykinae + Parvicursorinae)], (Patagonykinae + Parvicursorinae) y Patagonykinae. Respecto a los valores de *Bootstrap*, en el análisis de consenso estricto se observan valores semejantes a aquellos que se detallan para el análisis 1. Cuando se calculan los valores de *Bootstrap* para el árbol de consenso reducido aumentan ligeramente. Sin embargo, estos valores disminuyen para los diferentes nodos presentes dentro de Parvicursorinae.

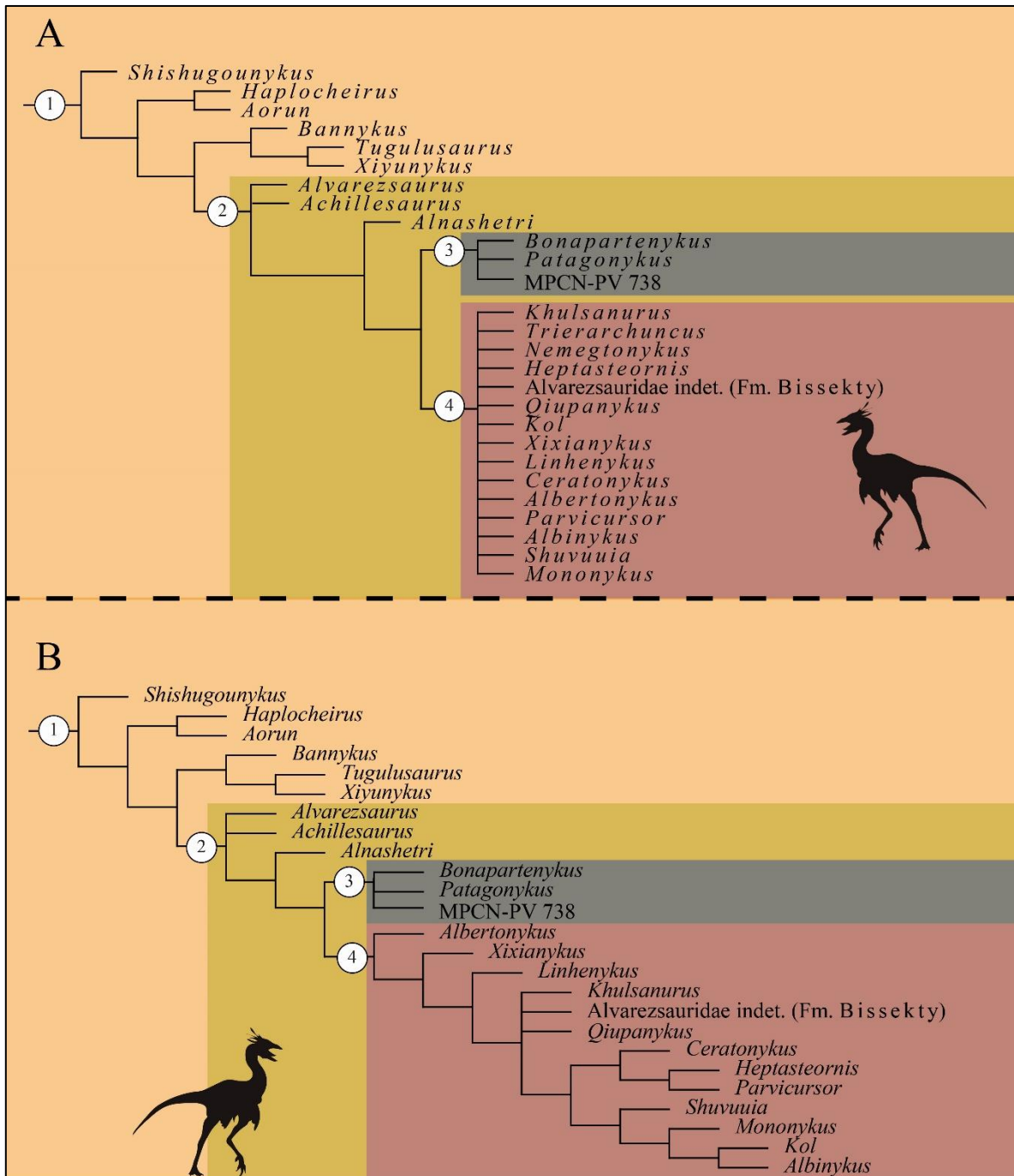


Figura V.12. Árbol de consenso estricto (A) de los MPTs obtenidos del análisis filogenético y de consenso reducido (B) luego de la poda *a posteriori* de los taxones inestables *Hesperornychus*, *Limenavis*, *Rinchenia*, *Kinnareminus*, *Pamparaptor*, Troodontidae indet. IGM 100/44 *Trierarchuncus* y *Nemegtomykus*, mostrando en detalle el clado Alvarezsauria. Los números corresponden a los diferentes clados reconocidos: 1, Alvarezsauria; 2, Alvarezsauridae; 3, Patagonykinae; 4, Parvicursorinae.

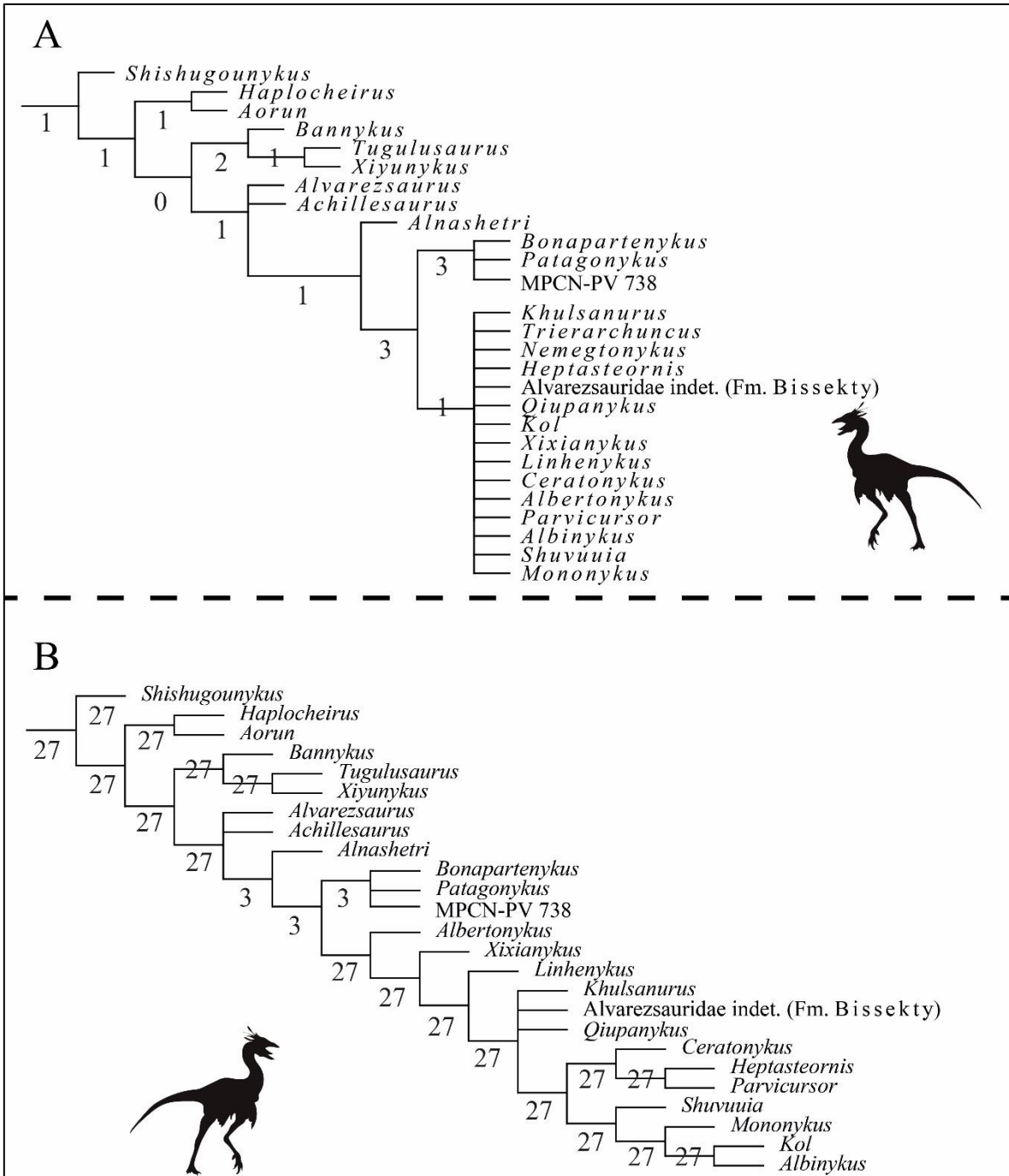


Figura V.13. Valores de *Bremer support* obtenidos en el árbol de consenso estricto (A) y de consenso reducido (B).

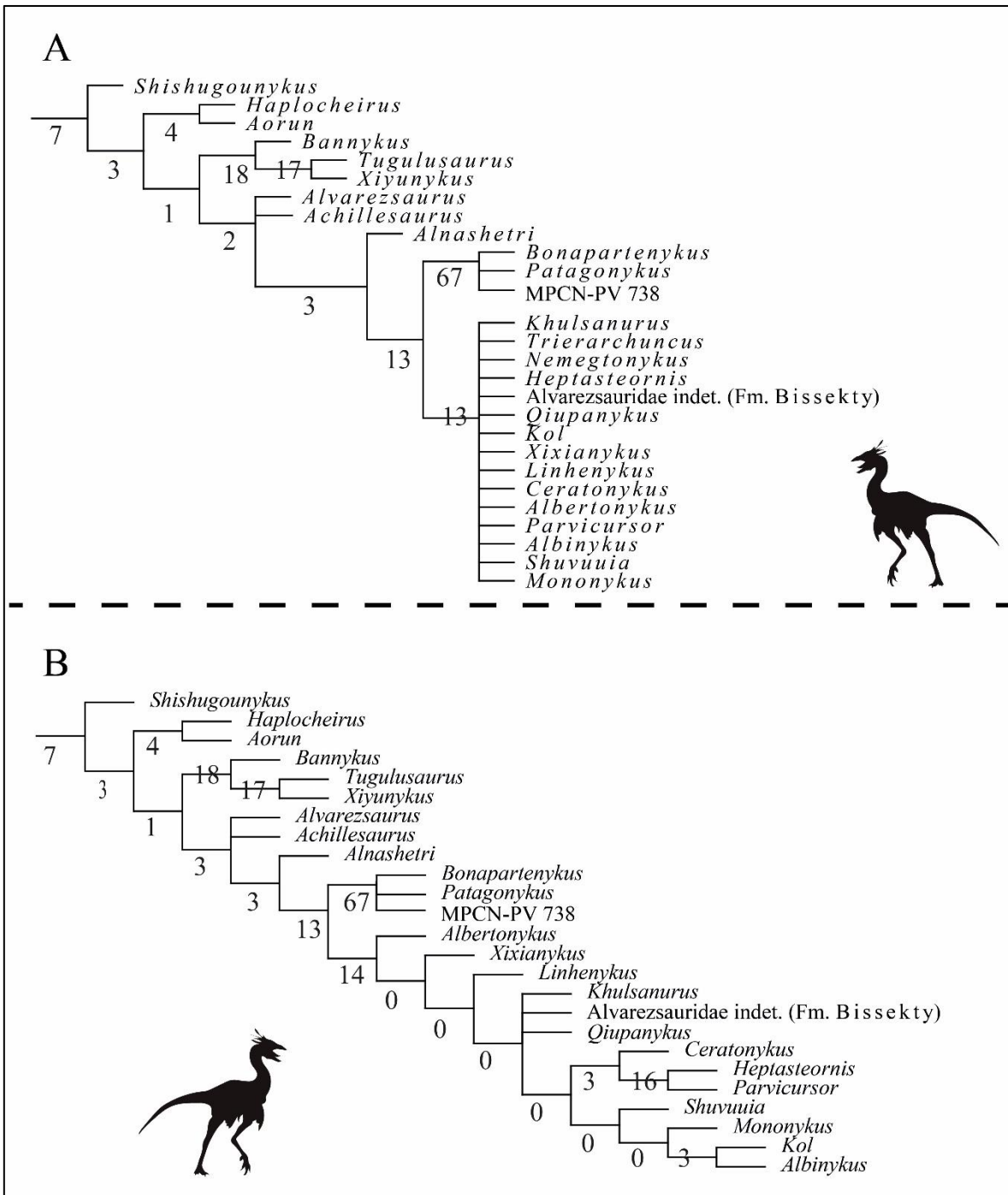


Figura V.14. Valores de *Bootstrap* obtenidas en el árbol de consenso estricto (A) y de consenso reducido (B).

CAPÍTULO VI

DIFRACCIÓN DE RAYOS X (DRX)

Con el objeto de corroborar el dato brindado por Salgado (com. pers.), ubicando el hallazgo del holotipo de *Bonapartenykus ultimus* en el mismo sitio de colecta de los materiales descritos por Salgado *et al.* (2009), se ha efectuado un análisis de las rocas portadoras de esos materiales, con la finalidad de conocer sus composiciones mineralógicas. De este modo, se pretende confirmar si las rocas de uno y otro hallazgo poseen las mismas composiciones. Para ello se ha efectuado un análisis de difracción de rayos X.

En este capítulo se detalla el análisis de polvo de roca total y fracción arcillosa mediante difracción de Rayos X (DRX) realizado sobre las muestras MPCA 1290 y MPCN-PV 738. Estos análisis fueron realizados mediante un difractómetro de Rayos X marca Rigaku, modelo SmartLab 3. Cabe mencionar que dicho difractómetro se encuentra localizado en el Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (UNRN-CONICET) (General Roca, Argentina).

6.2. Metodología y preparación de las muestras para difracción de Rayos X

Para la caracterización mineralógica de la roca fueron necesarios dos tipos de preparados, el primero como polvo de roca total, y el segundo la separación del contenido arcilloso. De esta manera, las muestras fueron ingresadas al laboratorio, cuarteadas y separadas en dos fracciones para tal fin.

Para la realización del análisis de polvo de roca total se obtuvo una submuestra representativa de la muestra principal y se la molió manualmente en mortero de ágata, hasta alcanzar un tamaño pasante malla 200 ASTM, equivalente a 74 μm . El material resultante fue distribuido uniformemente en un portamuestras y analizados en el DRX.

Cabe mencionar que la distribución de la muestra sobre el portamuestra se realizó de tal manera que los cristales quedaran orientados azarosamente, permitiendo que estos sean expuestos a la mayor cantidad de Rayos X posibles.

El contenido de arcilla se obtuvo a partir de una submuestra representativa (15g aprox.) de la muestra principal. Para ello se colocó dicha submuestra en un tubo tipo Falcón con 40 ml de agua destilada y se la agitó durante 40 min, para finalmente retirar la suspensión que contenía la fracción arcillosa menor a 2 μm mediante pipeteo. De dicha suspensión se esparció un mililitro en un vidrio portaobjeto y se la dejó secar al aire a temperatura ambiente (AD) por 24 horas antes de ser analizadas por el DRX. Este procedimiento asegura una sedimentación extendida de los cristales arcillosos preferencialmente sobre sus caras basales una vez que el agua destilada se evapora, lo que permite una correcta identificación. Luego del secado de la muestra, se sometió por 12 hs al mismo extendido, a la solvatación con etilenglicol para luego ser analizado en el DRX. Por último, el extendido de arcillas fue calcinado a 550°C y vuelto a analizar por el DRX.

6.3. Resultados obtenidos

6.3.1. Muestra MPCN-PV 738

El estudio macroscópico de la muestra con lupa binocular indica que se trata de fragmentos de una arenisca cuarzosa fina-media poco consolidada, con moderada selección y redondez. El estudio de DRX indicó mayoritariamente un contenido de cuarzo seguido por calcita, y, en mucha menor proporción, albita, anortita, microclina, analcima, y minerales arcillosos (ver Figura VI.1).

En cuanto al estudio de arcillas con DRX, muestra que los Difractogramas (ver Figura VI.2) presentan picos característicos compatibles con una arcilla expansible de la familia de las esmectitas con proporciones menores de illita y trazas de cuarzo y feldespato.

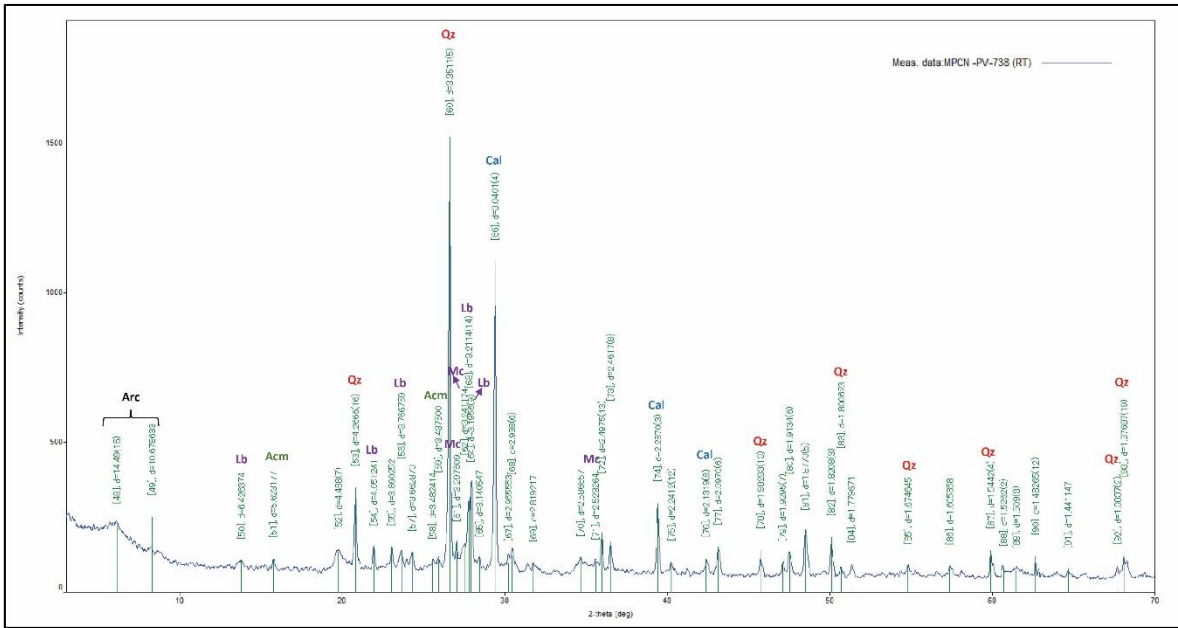


Figura VI.1. Difractograma de roca total correspondiente a la muestra MPCN-PV-738. Abreviaturas: Qz: cuarzo; Lb: labradorita; Mc: microclina; Acm: analcima; Cal: calcita; Arc: arcillas.

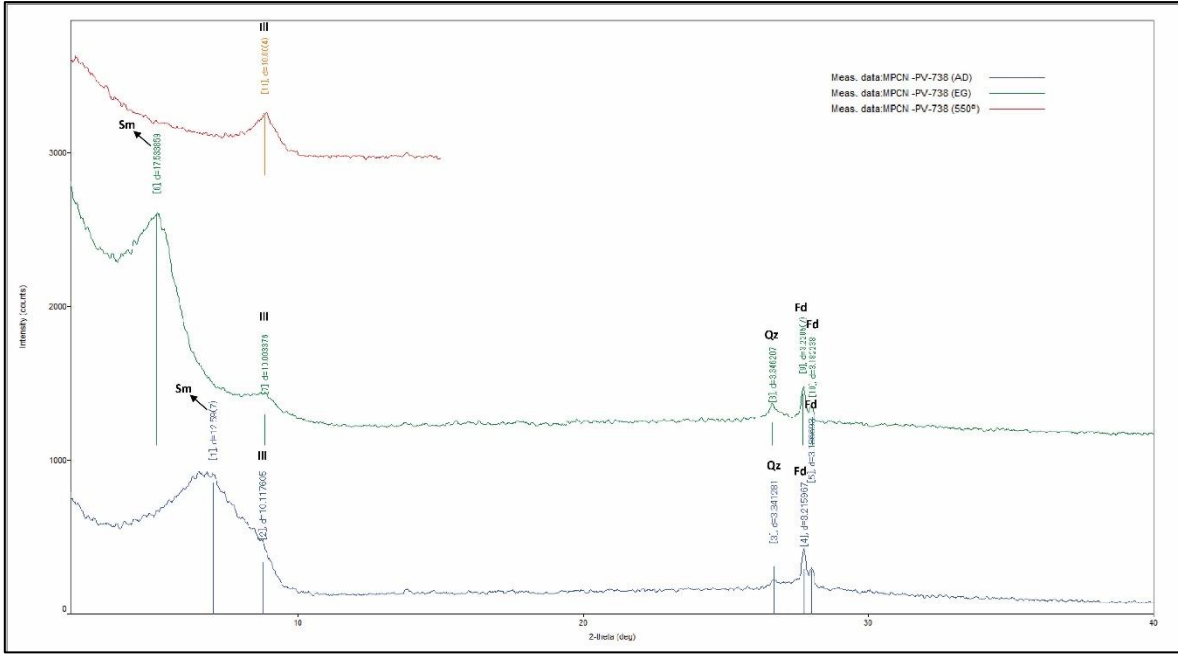


Figura VI.2. Difractogramas AD: secada al aire; EG: gicolada; 550°: calcinada, correspondientes a la fracción arcillosa de la muestra MPCN-PV-738. Ref. Smc: smectita; Ill: illita; Qz: cuarzo; Fd: feldespato.

6.3.2. Muestra MPCA 1290

El estudio macroscópico de la muestra con lupa binocular indica que se trata, al igual que la muestra MPCN-PV-738, de una arenisca cuarzosa fina-media poco consolidada, con moderada selección y redondez. El estudio con DRX indicó mayoritariamente un contenido de cuarzo, y en mucha menor proporción, albita, anortita, analcima, y minerales arcillosos (ver Figura VI.3).

El estudio de arcillas con DRX muestra que los difractogramas (ver Figura VI.4) presentan picos característicos compatibles con una arcilla expansible de la familia de las esmectitas con proporciones menores de illita. En los mismos se observan la presencia de trazas de heulandita, cuarzo y feldespato.

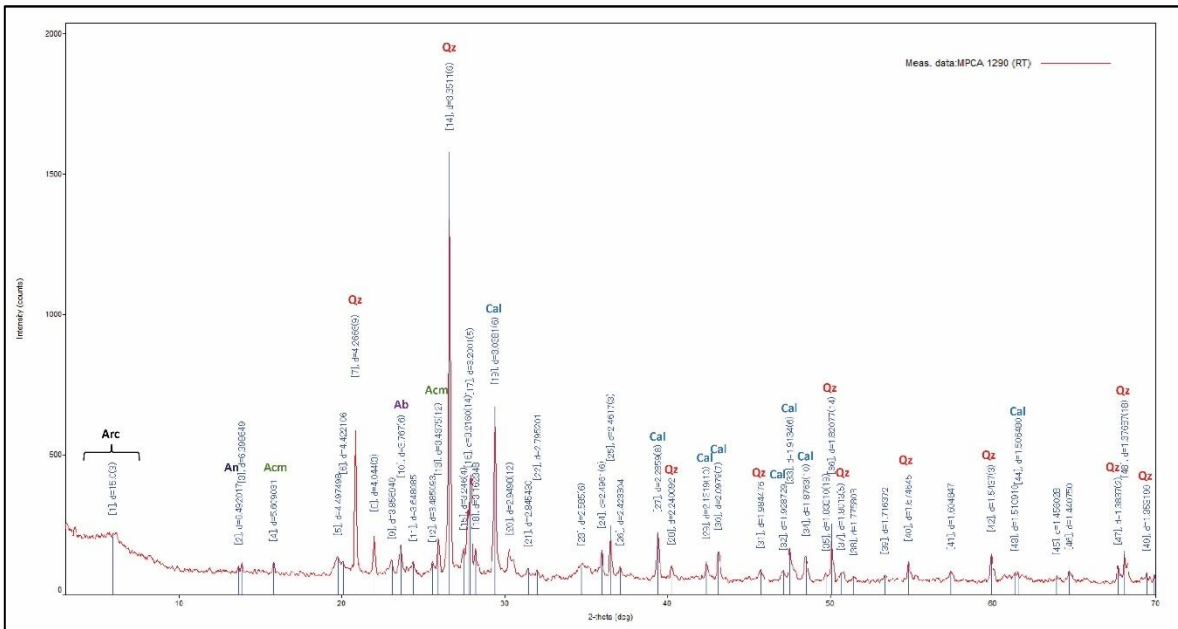


Figura VI.3. Difractograma de roca total correspondiente a la muestra MPCA 1290. Abreviaturas: Qz: cuarzo; Pg: plagioclasa; Fd: feldespato; An: analcima; Ba: baritina; Cal: calcita; Arc: arcillas.

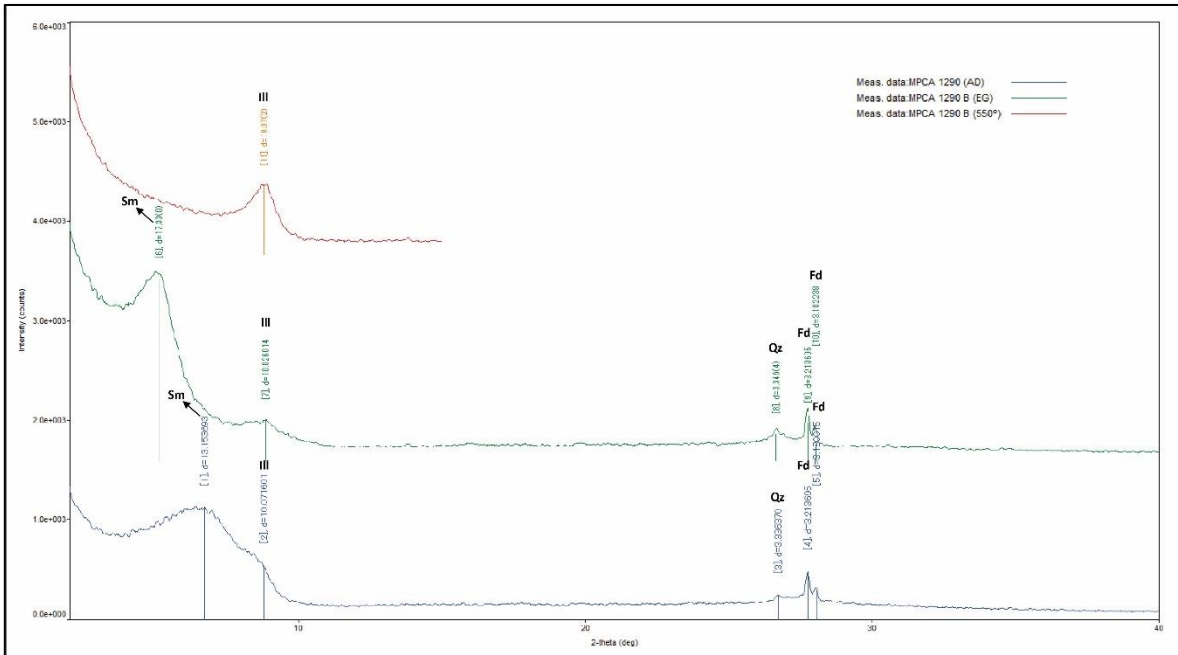


Figura VI.4. Difractogramas AD: secada al aire; EG: glicolada; 550°: calcinada, correspondientes a la fracción arcillosa de la muestra MPCA-1290. Ref. Smc: smectita; Ill: illita; Qz: cuarzo; Fd: feldespato.

En resumen, los materiales de alvarezsauridos recolectados y publicados de la Formación Allen en la localidad de Salitral Ojo de Agua presumiblemente podrían provenir del mismo nivel según el estudio de sedimentos DRX.

CAPITULO VII

ASPECTOS PALEOBIOGEOGRÁFICOS, EVOLUTIVOS Y PALEOBIOLOGICOS

En el presente capítulo se ahondará en aspectos vinculados a la paleobiogeografía, la evolución y la paleobiología de los terópodos alvarezsáuridos, con especial énfasis en las formas patagónicas. Asimismo, este capítulo pretende complementar aquellos aspectos anatómicos y filogenéticos desarrollados y discutidos en capítulos previos. Se discutirá sobre la distribución paleobiogeográfica, la adquisición de la miniaturización por parte de los alvarezsáuridos a lo largo del clado Alvarezsauria, y sus implicaciones funcionales y de comportamiento.

7.1. Paleobiogeografía y distribución temporal

Coelurosauria es un clado de terópodos ramificado tardíamente (o derivado), cuyo biocrón se extiende desde mediados del Jurásico hasta finales del Cretácico (Figura VII.1). Este clado incluye a Tyrannosauroida, Compsognathidae, Ornithomimosauria, Alvarezsauria, Therizinosauria, Oviraptorosauria, Dromaeosauridae, Troodontidae y Avialae (Brusatte *et al.*, 2014). Upchurch *et al.* (2002), argumentan que los celurosaurios y otros grupos de dinosaurios experimentaron cambios importantes en su distribución geográfica durante el Mesozoico tardío. En efecto, la actividad de tectónica de placas hizo que los continentes se separaran para formar nuevos océanos y mares, produciendo reconexiones intermitentes y provocando fluctuaciones en el nivel del mar que modificaron profundamente las relaciones paleogeográficas (Condie, 1997; Upchurch *et al.*, 2002; Ding *et al.*, 2020). Benton y Harper (2013), mencionan que estas configuraciones y cambios geográficos afectaron a las poblaciones y faunas celurosaurianas en términos evolutivos.

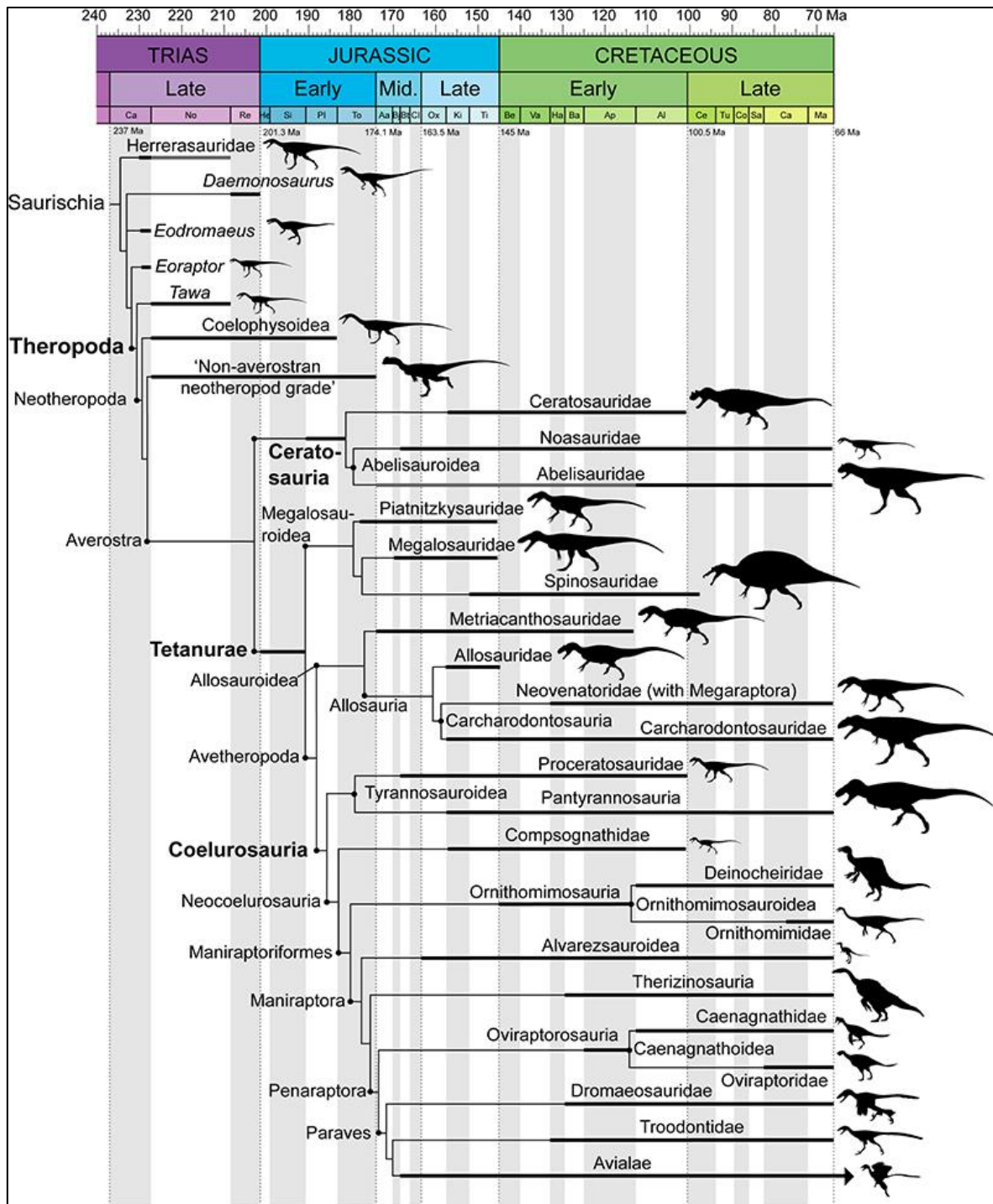


Figura VII.1. Relaciones filogenéticas y distribución estratigráfica de los dinosaurios terópodos. Imagen tomada de Hendrick *et al.* (2015).

7.1.1. Estudios biogeográficos sobre alvarezsáuridos a partir del registro fósil (estudios no cuantitativos)

Desde los primeros restos descubiertos por Bonaparte (1991) hasta la actualidad, la historia biogeográfica de Alvarezsauria ha recibido poca atención. Bonaparte (1991) fue el primero en sugerir que el pequeño terópodo *Alvarezsaurus calvoi* (Figura VII.2) representa un linaje de terópodos comparable, en cierto grado, a los ornitomímidos del Cretácico de América del Norte, pero de un tipo vicariante endémico para el Cretácico Superior de América del Sur. No obstante, esta propuesta fue rechazada con la inclusión y el descubrimiento de nuevas especies provenientes de niveles cretácicos de Asia y América del Norte (Novas, 1996, 1997; Hutchinson y Chiappe, 1998).

Novas (1996) fue el primero en sugerir un modelo de distribución geográfica mucho más amplio, el modelo de vicarianza pre-Aptiano. Este autor argumenta que los alvarezsáuridos probablemente se originaron antes o durante el Cretácico Inferior, y que se extendieron a lo largo de Pangea antes de que las barreras geográficas separaran a Gondwana y Laurasia, lo que comienza a ocurrir a partir del Aptiano. No obstante, poco tiempo después se dio a conocer un modelo diferente, el modelo de dispersión durante el Cretácico Tardío (Martinelli y Vera, 2007; Longrich y Currie, 2009). Esta idea supone que los alvarezsáuridos se originaron en América del Sur, luego se dispersaron hacia América del Norte, y luego hacia el este de Asia, pasando por el oeste de Asia primero. Esta propuesta se basó en las siguientes observaciones: A) Los alvarezsáuridos más basales provienen de América del Sur, mientras que las formas más derivadas se encuentran en el este de Asia; B) Algunas evidencias paleogeográficas y biogeográficas que apoyaban los intercambios de fauna entre América del Norte/América del Sur, y entre América del Norte/Asia Oriental, a través de puentes terrestres que se formaron durante el Cretácico Superior (Bonaparte y Kielan–Jaworowska, 1987; Lucas y Hunt, 1989; Gayet *et al.*, 1992; Russell, 1993; Le Loeuff, 1997; Hutchinson y Chiappe, 1998; Sereno, 1999; Sullivan y Lucas, 2000). Recientemente, Averianov y Sues (2017) describieron nuevos restos de alvarezsáuridos de niveles del Turoniano de Uzbekistan, Rusia. Estos autores concluyeron que estos nuevos especímenes representan una forma basal del subclado Parvicursorinae, y que el origen de este subclado podría haberse dado en Asia (ver Averianov y Sues, 2017).

Sin embargo, ninguna de estas propuestas ha sido testeada adecuadamente bajo un método riguroso.



Figura VII.2. Reconstrucción en vida de dos individuos de *Alvarezsaurus calvoi*. Ilustración por Abel German Montes.

7.1.2. Estudios biogeográficos filogenéticos cuantitativos

Xu *et al.* (2013) exploraron la historia biogeográfica de Alvarezsauria y obtuvieron resultados parcialmente compatibles con reconstrucciones previas, involucrando una combinación de eventos de vicarianza, extinción regional y dispersión. Esta complejización de los modelos previos estuvo promovida por la reasignación de *Heptasteornis* y *Haplocheirus* como alvarezsaurios (ver Xu *et al.*, 2013). De todas formas, estos autores afirman que estos resultados deben ser tomados con cautela, ya que existen numerosas razones por las que un conjunto de datos biogeográficos cladísticos podría no producir resultados estadísticamente significativos. En definitiva, las distribuciones de los

alvarezsaurios parecen haber sido moldeadas por vicarianza y/o dispersión, pero la evidencia sigue siendo insuficiente (Xu *et al.*, 2013). Cabe destacar que los análisis biogeográficos no pueden distinguir entre simpatria verdadera (especiación dentro de un área geográfica resultante de una partición ecológica o conductual) y alopatría “dentro del área” (es decir, vicarianza que ocurre como resultado de la formación de barreras dentro del área geográfica). En este sentido, algunos o todos los eventos simpátricos, como las divergencias entre especies de alvarezsáuridos asiáticos de ramificación tardía, en realidad podrían representar una vicarianza entre diferentes partes de Asia (Xu *et al.*, 2013).

A partir del descubrimiento de dos nuevas especies de alvarezsaurios del Cretácico Temprano de Asia, *Bannykus wulatensis* y *Xiyunykus pengi*, Xu *et al.* (2018) volvieron a investigar las relaciones biogeográficas de Alvarezsauria. Los datos presentados por estos autores muestran que los alvarezsaurios de ramificación intermedia aún estaban en Asia durante el Cretácico Temprano antes de dispersarse hacia América del Sur (Figura VII.3). Xu y colaboradores suponen que durante su etapa evolutiva temprana, los Alvarezsauria se dispersaron hacia América del Norte desde Asia (aunque en la actualidad no se ha encontrado ningún registro fósil proveniente de América del Norte en estos niveles). Posteriormente, se habría producido una dispersión desde América del Norte hacia América del Sur, y un evento de vicarianza habría llevado a la formación de los alvarezsáuridos sudamericanos. En cuanto al ancestro común más reciente de Parvicursorinae, estos autores infieren que estuvo ampliamente disperso en América del Norte y en Asia, y que se habría dividido como resultado de una vicarianza intercontinental.

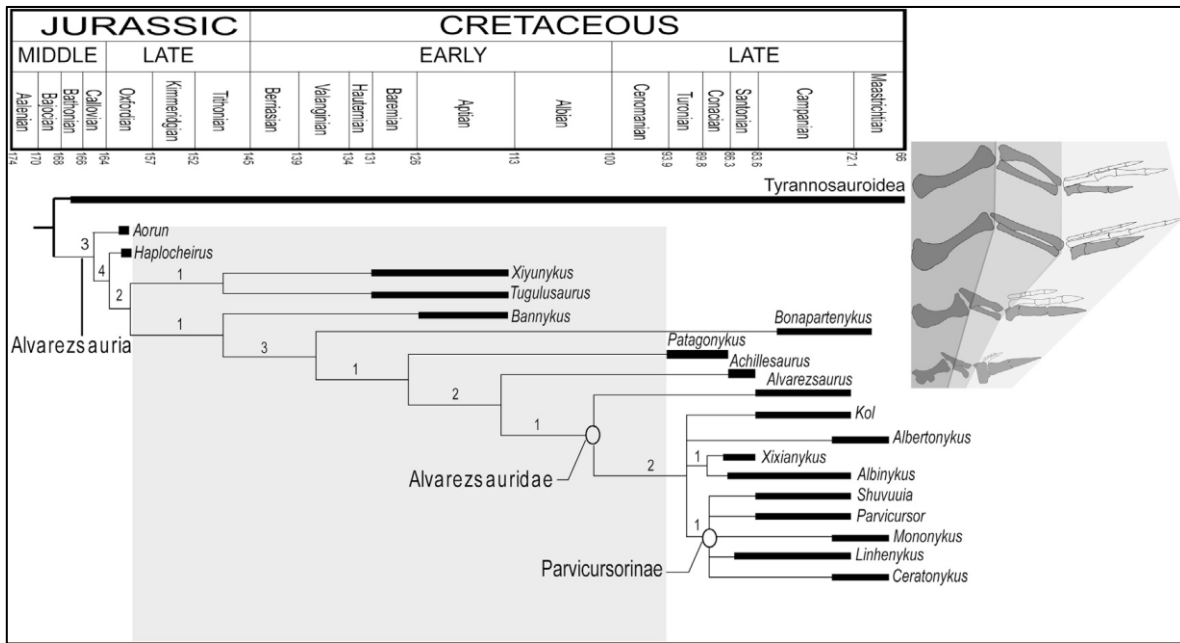


Figura VII.3. Filogenia calibrada de Alvarezsauria, y que muestra la evolución del miembro anterior dentro del clado Alvarezsauria. Imagen tomada de Xu *et al.* (2018).

Recientemente, Ding *et al.* (2020) exploraron la paleobiogeografía de los terópodos celurosaurios, siendo el primer análisis cuantitativo que abarca una amplia muestra de taxones. Los resultados obtenidos por estos autores muestran que los procesos biogeográficos durante la evolución de los terópodos celurosaurios incluyen dispersiones intercontinentales, extinciones regionales, eventos de vicarianza y eventos fundadores a escala continental. Además, estos autores encontraron que la vicarianza a escala continental fue un proceso biogeográfico importante que influyó en la evolución de los celurosaurios. Por ejemplo, la vicarianza inducida por la ruptura de Pangea en el Jurásico Superior (Figura VII.4) condujo a la aparición del celurosaurio *Bicentenaria* de ramificación temprana en América del Sur, así como también de otros celurosaurios de ramificación temprana en Laurasia. Cabe señalar que esta hipótesis está respaldada por otras faunas terrestres tales como las tortugas (Joyce *et al.*, 2016), mamíferos dryolestoideos y esfenodontidos eilenodontinos (Makovicky *et al.*, 2005). Un suceso interesante que destacan estos autores es la de eventos de vicarianza adicionales tal como ocurre entre América del Norte y Asia, causados por la ruptura del puente terrestre de Bering durante el Cretácico Tardío temprano (Figura VII.5). Este evento podría explicar la aparición de *Nothronychus* en América del

Norte y *Nanshiungosaurus* en Asia (Ding *et al.*, 2020). Según estos autores, los puentes terrestres efímeros permitieron reconexiones entre áreas separadas de vez en cuando después de la fragmentación continental, los cuales tuvieron lugar a lo largo del Cretácico Temprano permitiendo dispersiones faunísticas intercontinentales. No obstante, luego de la desaparición de estos puentes terrestres, los continentes se volvieron a aislar unos de otros y las poblaciones dispersas quedaron separadas por una barrera oceánica, lo que finalmente provocó un proceso de vicarianza. Según Ding *et al.* (2020), estos eventos se observan en los clados de Therizinosauria y Troodontidae luego de la desaparición del puente terrestre de Bering durante el Cenomaniano, y también dentro de Alvarezsauria después de la pérdida de la ruta de Apulia durante el Cretácico Temprano (Figura VII.6).

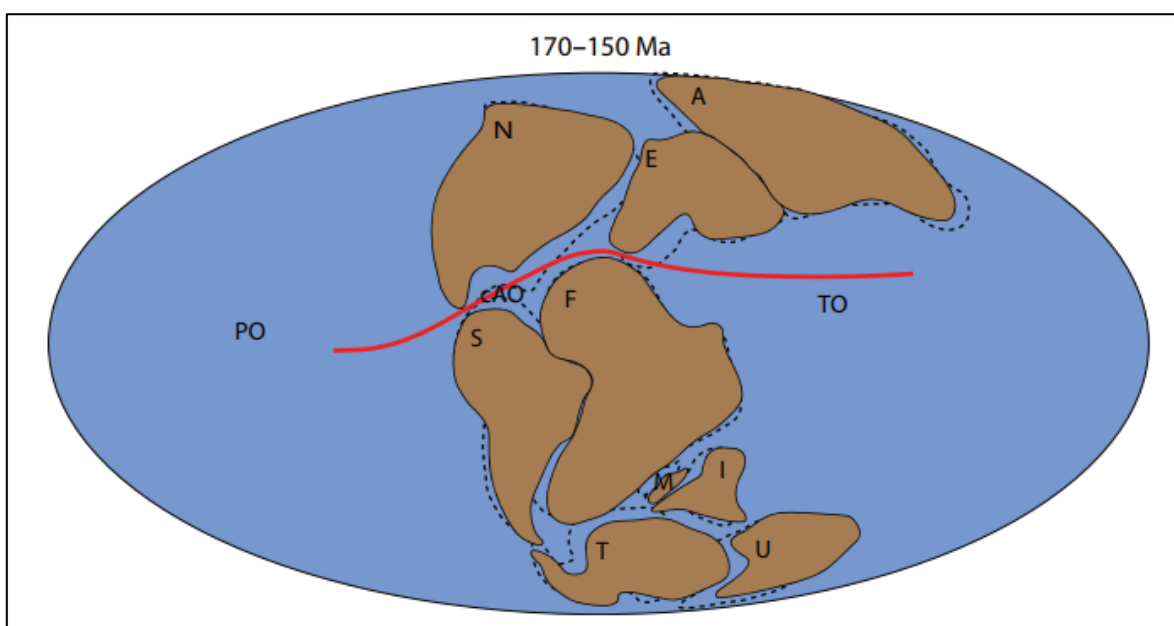


Figura VII.4. Mapa del Kimmeridgiano. La separación entre Laurasia y Gondwana establecida durante este momento del Jurásico Superior produjo un evento de vicarianza. La línea roja denota la posición aproximada de la barrera biogeográfica hipotetizada: el Océano Atlántico central y el Océano Tetis; Las líneas punteadas denotan la paleogeografía de hace 170 Ma, mientras que las líneas continuas denotan la paleogeografía de hace 150 Ma. Abreviaturas: A, Asia; cAO, Océano Atlántico central; E, Europa; F, África; Yo, la India; M, Madagascar; N, América del Norte; PO, Océano Pacífico; S, América del Sur; T, Antártida; TO, Océano de Tetis; U, Australia. Imagen tomada de Ding *et al.* (2020).

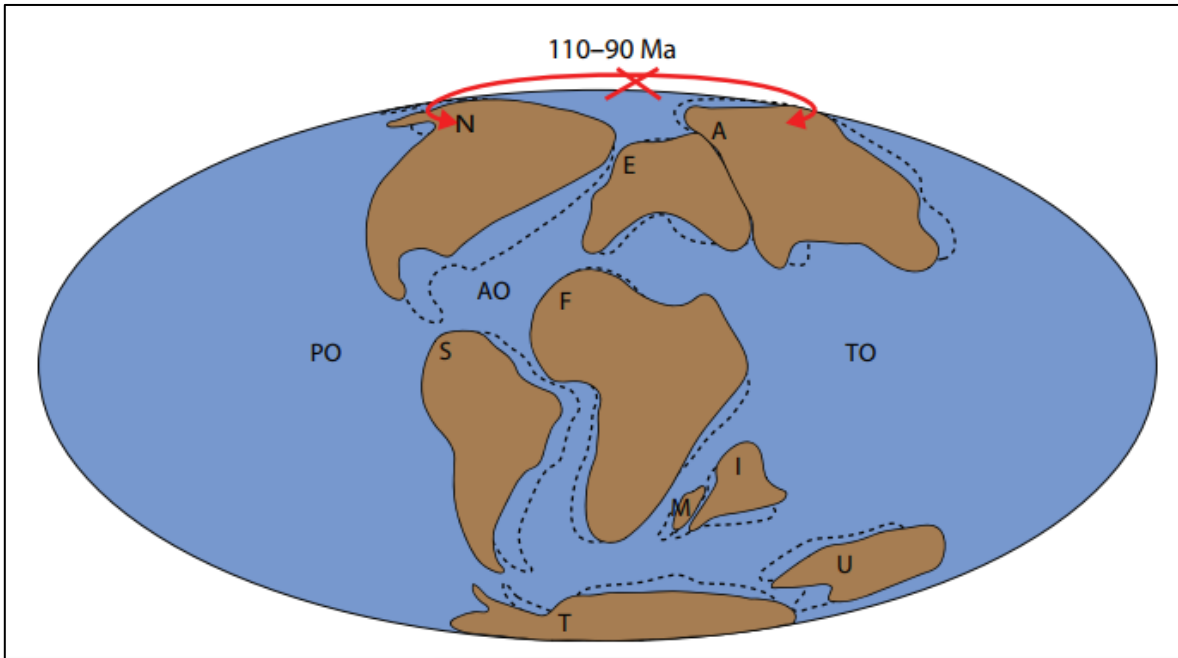


Figura VII.5. Mapa del Cretácico Tardío temprano. En este momento se produce un evento de vicarianza entre América del Norte y Asia, causado por la ruptura del puente terrestre de Bering. La barrera marina entre el noreste de Asia y el noroeste de América del Norte se restableció durante el Cenomaniano. La X roja denota la posición aproximada de la barrera biogeográfica hipotética (estrecho de Bering); Las líneas punteadas denotan la paleogeografía de hace 110 Ma, mientras que las líneas continuas denotan la paleogeografía de hace 90 Ma. Abreviaturas: A, Asia; AO, Océano Atlántico; E, Europa; F, África; Yo, la India; M, Madagascar; N, América del Norte; PO, Océano Pacífico; S, América del Sur; T, Antártida; TO, Océano de Tetis; U, Australia. Imagen tomada de Ding *et al.* (2020).

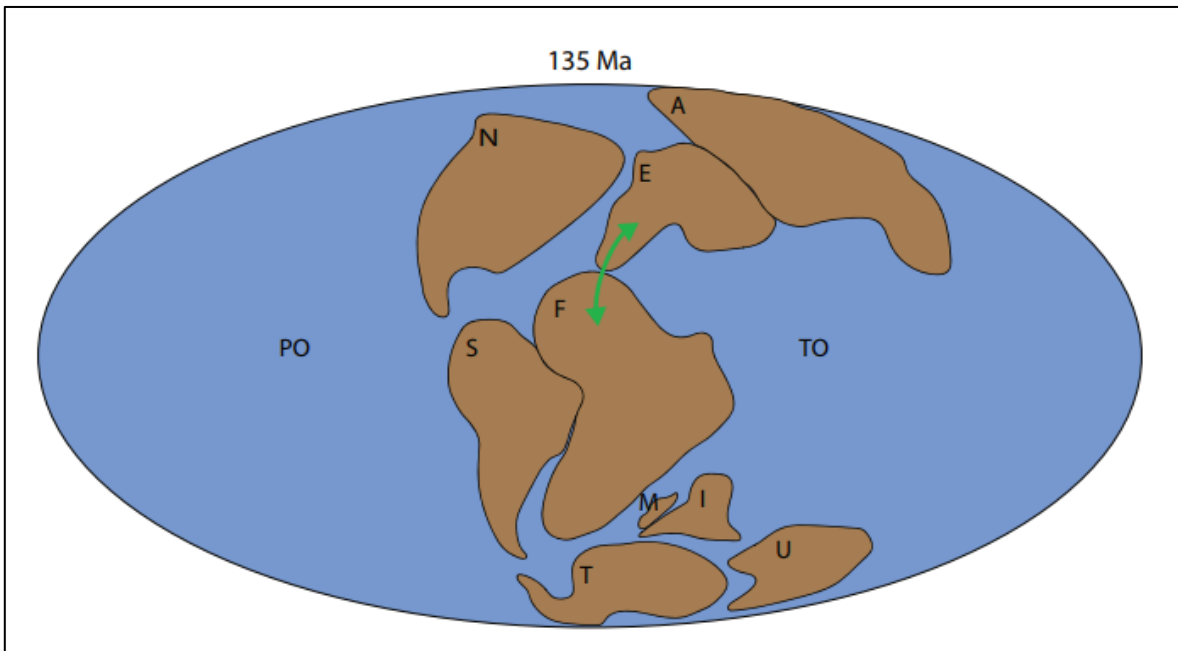


Figura VII.6. Intercambio de fauna entre Europa y África durante el Cretácico Temprano tardío a través de la ruta de Apulia. Las líneas con flechas verdes indican las direcciones de dispersión aproximadas y las rutas de dispersión. Las líneas continuas denotan la paleogeografía de hace 135 Ma. Abreviaturas: A, Asia; E, Europa; F, África; Yo, la India; M, Madagascar; N, América del Norte; PO, Océano Pacífico; S, América del Sur; T, Antártida; TO, Océano de Tetis; U, Australia. Imagen tomada de Ding *et al.* (2020).

Estos autores también reconocen el impacto de otros procesos tales como la dispersión, que habría jugado un papel importante en la configuración de la biogeografía celurosauriana. Por ejemplo, el establecimiento del puente terrestre de Bering permitió la dispersión directa entre Asia y América del Norte a través de Europa durante el Cretácico Temprano y Tardío, siendo esta ruta aparentemente la más utilizada por los celurosaurios (Ding *et al.*, 2020). También, la primera conexión durante el Cretácico Temprano podría explicar la ocurrencia del dromaeosáurido asiático *Achillobator*, el troodóntido norteamericano *Troodon*, y el dromaeosáurido *Dakotaraptor* (ver Ding *et al.*, 2020). Asimismo, la segunda reconexión durante el Cretácico Tardío podría explicar la ocurrencia del alvarezsáurido norteamericano *Albertonykus*, los ornitomímidos *Struthiomimus* y *Ornithomimus*, y la presencia del tiranosáurido *Alioramus*. No obstante, estos autores también apoyan la idea de la ruta de Apulia (serie de microplacas que permitió una

conexión entre África y Europa durante el Cretácico Temprano; ver Ezcurra y Agnolin, 2012 y referencias allí) como una vía de dispersión importante para el intercambio de fauna de celurosaurios. Según estos autores, esta hipótesis explicaría la presencia del compsognátido *Mirischia* del Cretácico Temprano, y de los avialanos *Patagopteryx* y *Neuquenornis* del Cretácico Tardío. A menudo en la literatura se ha mencionado que también otros taxones habrían cruzado de Gondwana a Laurasia a través de esta ruta durante el Cretácico: los terópodos carcharodontosáuridos (Brusatte *et al.*, 2009; Delcourt *et al.*, 2020), y los saurópodos rebbachisáuridos (Serenó *et al.*, 2007) y titanosaurios (Dal Sasso *et al.*, 2016). Ding y colaboradores destacan la importancia que podría haber tenido Europa, siendo este continente tanto un centro de dispersión como una puerta de entrada geográfica en la evolución de los celurosaurios (incluido los alvarezsaurios), en especial antes del Barremiano (Figura VII.7). Además, también mencionan la importancia de la extinción regional, la cual habría jugado un papel importante en la evolución de los celurosaurios.

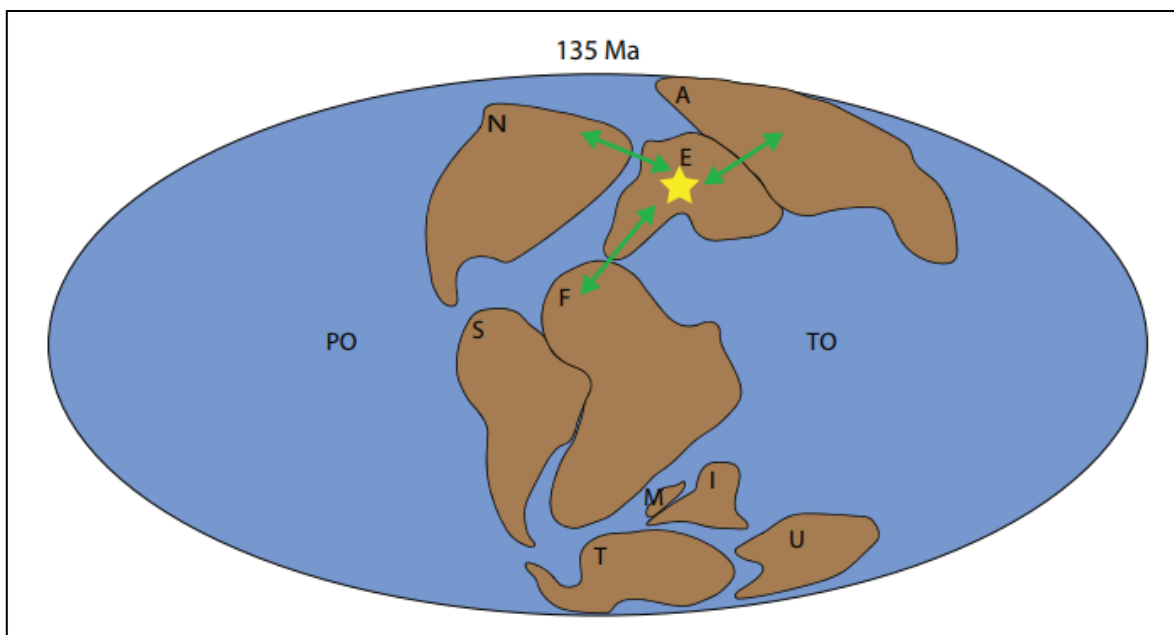


Figura VII.7. Europa como centro de dispersión y puerta de entrada geográfica, especialmente durante el Cretácico Temprano. Las líneas con flechas verdes indican posibles direcciones de dispersión y rutas de dispersión aproximadas. Las líneas continuas denotan la paleogeografía de hace 135 Ma. Abreviaturas: A, Asia; E, Europa; F, África; Yo, la India; M, Madagascar; N,

América del Norte; PO, Océano Pacífico; S, América del Sur; T, Antártida; TO, Océano de Tetis; U, Australia. Imagen tomada de Ding *et al.* (2020).

7.2. Tamaño corporal

El tamaño corporal de los organismos juega un papel importante en todos los aspectos de la vida, e impone limitaciones a la forma, fisiología, comportamiento y ecología (Vizcaíno *et al.*, 2016). A partir de los primeros estudios hasta la actualidad, los intentos de determinar las correlaciones entre el tamaño corporal y diversos aspectos de la vida en diferentes grupos dentro de Dinosauria han generado una amplia apreciación que involucra una interrelación entre el tamaño corporal y diversos aspectos funcionales y/o de comportamiento de los individuos (ver Carrano, 2006).

Entre los dinosaurios hay una amplia gama de tamaños corporales que van desde los 15 gramos en algunas aves hasta las 40-90 toneladas en ciertos saurópodos. Sin duda, esto representa una extraordinaria divergencia fenotípica de un ancestro común que vivió hace unos 200 millones de años y que podría haber rondado entre los 10 y 30 kg (ver Benson *et al.*, 2018). Al indagar en la literatura, las investigaciones cuantitativas que involucran el tamaño corporal de los dinosaurios terópodos tienden a subdividirse en dos grandes líneas, aquellas que contemplan la miniaturización en aves y los que examinan las tendencias direccionales de varios linajes, con especial énfasis en el aumento del tamaño corporal de algunos clados (Carrano, 2006; Zanno y Makovicky, 2013; Lee *et al.*, 2014; Benson *et al.*, 2018). A menudo se observa este enfoque persistente sobre la regla de Cope, argumentando que el tamaño corporal tiende a aumentar con el tiempo dentro de los linajes. Sin embargo, estudios recientes han concluido que no hay evidencia de evolución direccional sobre la masa corporal, al menos en dinosaurios terópodos (por ejemplo, Zanno y Makovicky, 2013; Lee *et al.*, 2014).

7.2.1. Tendencia hacia la miniaturización en Alvarezsauria

De manera totalmente opuesta al gigantismo o regla de Cope, la miniaturización tiende a la evolución de un tamaño corporal extremadamente chico dentro de un linaje, lo que implica que el grupo estudiado evolucionó a partir de un ancestro más grande. Si bien los ejemplos de miniaturización son numerosos y taxonómicamente diversos en vertebrados

e invertebrados actuales y extintos (e.g., Hanken y Wake, 1993; Pearson, 1948; Lee *et al.*, 2014; Puttick *et al.*, 2014), son relativamente raros en dinosaurios terópodos (ver Turner *et al.*, 2007; Choiniere *et al.*, 2010; Benson *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2021). Este patrón solo se ha registrado hasta el momento en el clado Paraves y Alvarezsauria (Turner *et al.*, 2007; Choiniere *et al.*, 2010; Qin *et al.*, 2021). En este punto, cabe mencionar que Choiniere y colaboradores fueron los primeros en sugerir un patrón de miniaturización dentro del clado Alvarezsauria a partir de la descripción de *Haplocheirus sollers*, un alvarezsaurio basal de mediano tamaño (Choiniere *et al.*, 2010).

A pesar del gran número de especies de alvarezsaurios descritos, y del incremento en el conocimiento de su anatomía sobre todo durante la última década, los estudios sobre las tendencias direccionales en la evolución del tamaño corporal en este clado han recibido poca atención (*i.e.*, Qin *et al.*, 2021). De hecho, Alvarezsauria incluye formas con un rango de variación corporal relativamente amplio que va desde los 0,43 metros de largo en *Parvicursor remotus* (Choiniere *et al.*, 2010; Pittman *et al.*, 2015; Meso *et al.*, 2021a) hasta los aproximadamente 2,5 metros de largo en los Patagonykinae (*i.e.*, *Patagonykus*, *Bonapartenykus*; Figura VII.8). Qin *et al.* (2019) mencionaron que todos los representantes de Alvarezsauria poseen una masa corporal menor a 50 kilogramos, representando uno de los clados más pequeños entre los terópodos no avianos. Dado que es necesario poder contar con una estimación de masa corporal confiable para evaluar las tendencias direccionales dentro de Alvarezsauria, Qin *et al.* (2019, 2021) determinaron algunas de estas estimaciones de masa. Por ejemplo, la masa corporal del alvarezsaurio *Shishugounykus inexpectus* fue calculada entre 6-7 kilogramos, mientras que el holotipo juvenil de *Aorun zhaoi* se estimó entre 1,27-4 kilogramos. Asimismo, la masa corporal del alvarezsaurio basal más completo hasta el momento, *Haplocheirus sollers*, se estimó en 19-33 kilogramos (ver Qin *et al.*, 2019, 2021). No obstante, estos autores también calcularon las masas corporales de *Xiyunykus pengi* y *Bannykus wulatensis*, siendo alrededor de 15 y 24 kg respectivamente (Qin *et al.*, 2019, 2021). Inicialmente, también ofrecieron algunas cifras de masas corporales tentativas para los alvarezsaurios del Cretácico Tardío, rondando entre los 0,25 y 50 kg (ver Qin *et al.*, 2019). De hecho, según estos autores, los Parvicursorinae en su mayoría podrían haber pesado menos de 2 kg (Qin *et al.*, 2019). Con base en estos datos, estos autores arribaron a conclusiones tales como que los

alvarezsáuridos de ramificación temprana se mantuvieron en tamaños corporales relativamente grandes durante aproximadamente 50 millones de años en su evolución temprana, y que la miniaturización se produjo sólo en el Cretácico Superior. Además, sus datos sugieren que la variación de tamaño es mayor en los representantes de ramificación temprana que en aquellos taxones de ramificación tardía, incluso considerando la variabilidad ontogenética en la estimación del tamaño corporal (Qin *et al.*, 2019). Sin embargo, dos años más tarde, estos autores volvieron a ofrecer datos más exhaustivos sobre las masas corporales en Alvarezsauria (= Alvarezsauroidea *sensu* Qin *et al.*, 2021). Por ejemplo, Qin y colaboradores encontraron que los Patagonykinae llegaban a pesar hasta 75 kg, mientras que los Parvicursorinae rondaban tamaños corporales entre 0,25 a ~ 4 kg (ver Qin *et al.*, 2021; Tabla 1). Sin embargo, estos autores no incluyen a *Kol ghuva*, cuya validez como Parvicursorinae ha sido muy discutida desde su publicación original (ver Capítulo VI). No obstante, Turner *et al.* (2009) señalan que los Parvicursorinae no estaban restringidos a tamaños pequeños, sino que este grupo habría tenido una variación relativamente amplia que rondaría entre los 3 kg hasta aproximadamente los 15 kg.

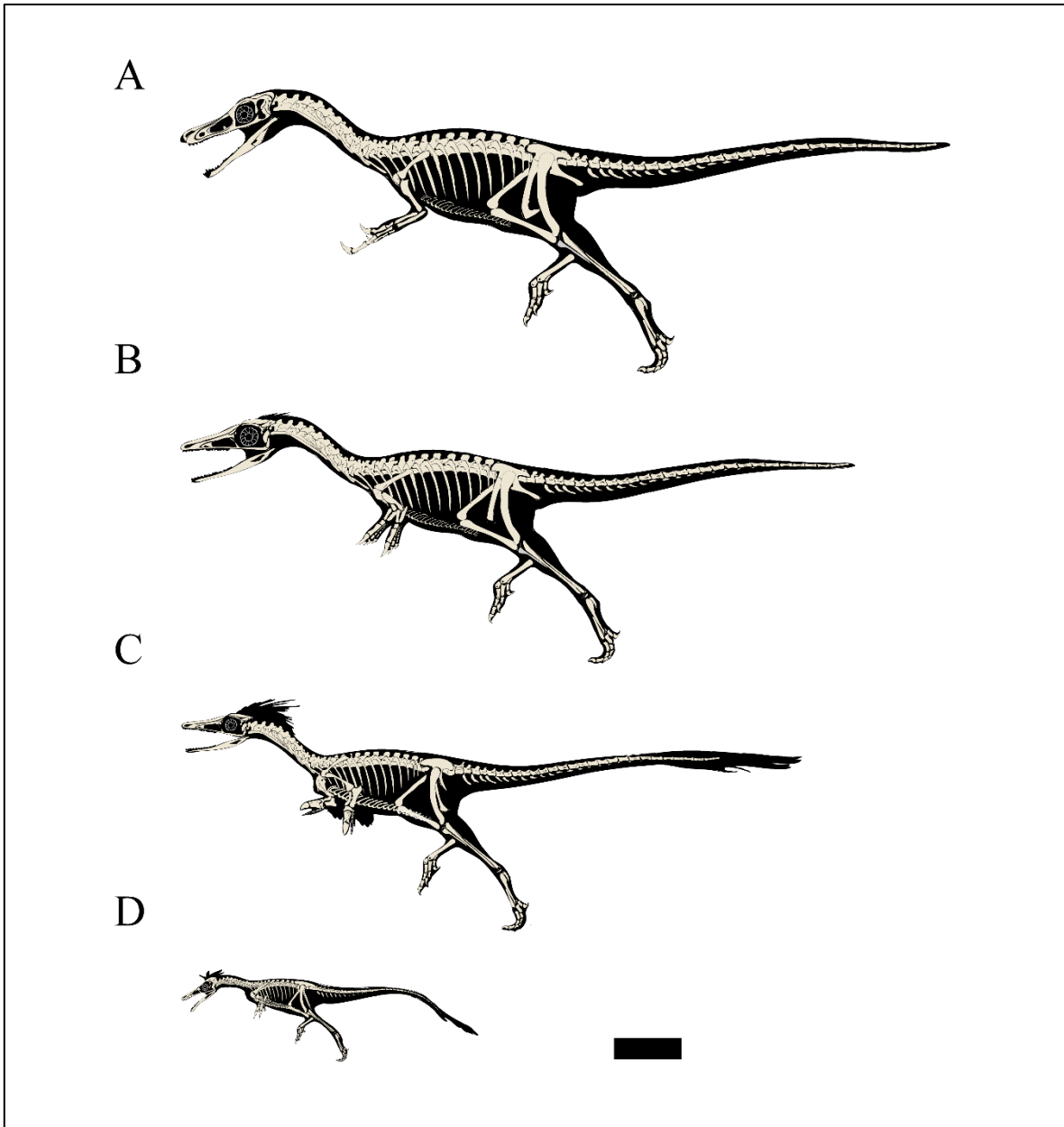


Figura VII.8. Reconstrucciones esqueléticas de cuatro alvarezsaurios; A, el alvarezsáurido *Shishugouonykus inexpectus*, modificado de Qin *et al.* (2019); B, el alvarezsáurido *Bannykus wulatensis*, modificado de Xu *et al.* (2018); C, el Patagonikynae MPCN-PV 738; D, el Parvicursorinae *Mononykus olecranus*, modificado de Hendrickx *et al.* (2015). La barra de escala representa 10 cm.

Los estudios que buscan esclarecer los tipos de mecanismos que median el cambio evolutivo en el tamaño corporal son numerosos (Shea, 1983ab; McKinney, 1988;

McNamara, 1988; McKinney y McNamara, 1991; Hanken, 1993; Hanke y Wake, 1993). En prácticamente todos ellos se discuten los mecanismos del desarrollo en términos de heterocronía, y se toma como punto de partida el “Modelo de Reloj” del célebre paleontólogo Stephen Jay Gould (Gould, 1977) o el esquema posterior de Alberch *et al.* (1979). De todos estos estudios, se observa un cierto consenso del que surgen generalizaciones importantes para entender la miniaturización evolutiva. Uno de los consensos alcanzados es la idea de que la disminución del tamaño corporal en un individuo adulto puede deberse a múltiples perturbaciones en la ontogenia ancestral, tales como progénesis o hipomorfosis temporal y/o de velocidad, y extensión del período de crecimiento (ver Salgado y Arcucci, 2016 para un mejor desarrollo de los conceptos). Cabe señalar que a menudo puede ser imposible identificar de manera confiable e inequívoca la perturbación específica del desarrollo que subyace a muchos casos de miniaturización. No obstante, uno de los temas que no han sido abordados hasta el momento es el rol que ejercen los depredadores como controladores de los ecosistemas, o la coevolución entre dos o más poblaciones.

Durante el 2016, en una conferencia de Society of Vertebrate Paleontology, Qin y colaboradores dieron a conocer la histología de *Xixianykus zhangi* y sus implicancias sobre la miniaturización en los alvarezsáuridos derivados (Qin *et al.*, 2016). A partir de una combinación de estudios filogenéticos, estimaciones de masa corporal, y comparación con estudios histológicos previos, estos autores concluyeron que los alvarezsáuridos sufrieron una disminución en su tamaño corporal, seguido de un pequeño aumento del tamaño. Según estos autores, se exhiben dos modos inversos de miniaturización en la evolución del tamaño corporal en los alvarezsáuridos derivados: uno similar al de las aves precociales y otro similar al de las especies altriciales (Qin *et al.*, 2016).

Según Hanken y Wake (1993), las consecuencias de la miniaturización para la biología de los organismos son ubicuas y profundas, pero a grandes rasgos pueden clasificarse en tres tipos de efectos. Uno de los efectos más comunes de la miniaturización es la reducción y simplificación estructural, que puede desarrollarse de muchas maneras diferentes. Por ejemplo, en las salamandras del género *Thorius*, el cráneo de un individuo adulto carece de varios huesos del cráneo y postcráneo que se encuentran en formas más

ancestrales. Uno de los ejemplos más documentados es el cerebro de las formas miniaturizadas, que se encuentra en gran parte desprotegido (Hanken, 1983), incluso muchas especies carecen de dientes. Todas estas características han sido mencionadas como una adaptación especial o dependencia dramática de la reducción y simplificación del “bauplan” o plan corporal, que involucra varias partes del cuerpo (Te Winkel, 1935; Roth, *et al.* 1988; Henken y Wake, 1993). La alteración drástica del bauplan de muchos invertebrados está asociada con la pérdida total de los principales órganos, lo que está vinculado con cambios en la forma de vida del individuo, incluyendo su ecología y comportamiento (Matsuda, 1987). De hecho, este tipo de consecuencia es altamente visible cuando se compara el cráneo de los alvarezsáuridos derivados (tales como *Shuvuuia*, *Mononykus* y *Ceratonykus*) con respecto a las formas basales (tales como *Haplocheirus* y *Aorun*). Por ejemplo, los alvarezsaurios basales se diferencian de las formas derivadas en tener un yugal trirradiado (en los Parvicursorinae se presenta en forma de varilla), cuadradoyugal y yugal sin fusionar, proceso postorbital en el yugal presente (ausencia de dicho proceso en las formas derivadas), rama ascendente del cuadradoyugal que llega hasta el escamoso, entre otras (ver Choiniere *et a.*, 2010, 2014; Agnolin *et al.*, 2021). El segundo efecto, y el más común en la miniaturización, es la presencia de una novedad morfológica. Hanken y Wake (1993), mencionaron que, en varios insectos y vertebrados actuales, se observa una estrecha correlación entre tamaño y desarrollo relativo de ciertas estructuras. Estos ejemplos van desde la presencia de un órgano copulador subcefálico bilateralmente asimétrico, derivado de las aletas pélvicas de algunas especies de peces de Asia, hasta un ala “ciliada” en algunas especies de escarabajos de la familia Trichopterigidae (ver Hanken y Wake, 1993). Estos autores destacan que en muchos vertebrados (por ejemplo, anfibios y reptiles) existe una relación alométrica negativa entre el tamaño del oído interno, el tamaño de la cabeza y el tamaño corporal. Esta relación produce una reordenación abrupta y novedosa de todo el cráneo que produce consecuencias funcionales y de comportamiento (Hanken y Wake, 1993). De hecho, varios autores han observado una serie de características en los cráneos de los Parvicursorinae que permiten inferir que estos animales presentan una visión escotópica y un sistema somatosensorial sumamente desarrollado (Alifanov y Saveliev, 2011; Agnolin *et al.*, 2021; Choiniere *et al.*, 2021). Además, los procesos heterocrónicos responsables de la miniaturización evolutiva y del surgimiento de

novedades evolutivas también podrían tener un rol en la variación intrapoblacional (Hanken y Wake, 1993).

A pesar de que dentro de los linajes es más común observar una tendencia hacia el aumento del tamaño corporal (Depéret, 1907; McShea, 1994; Carrano, 2006; Zanno y Makovicky, 2012; Benson *et al.*, 2018), los ancestros “fundadores” de “clados exitosos”, en términos de número, diversidad y longevidad, suelen ser más “pequeños” que “grandes” (Hanken y Wake, 1993; Turner *et al.*, 2007; Novas *et al.*, 2012; Zanno y Makovicky, 2012; Brusatte *et al.*, 2014; Lee *et al.*, 2014). De hecho, la miniaturización se ha postulado como una característica clave en la evolución de muchos taxones importantes tales como aves, reptiles, lagartos, serpientes, bivalvos, y otros grupos (Carroll, 1969, 1970, 1977, 1980; Bolt, 1977; Alberch *et al.*, 1979; Rieppel, 1984, 1988; Seilacher, 1984; Turner *et al.*, 2007; Brusatte *et al.*, 2014; Lee *et al.*, 2014). Según Hanken y Wake (1993), esto sucede cuando la novedad morfológica, comúnmente asociada con la miniaturización, implica cambios fundamentales en el bauplan y pueden resultar en patrones de organización completamente nuevos.

Como se mencionó, la miniaturización tiene, en términos generales, al menos tres tipos de consecuencias para la evolución morfológica, que en casos extremos pueden generar grandes cambios en el bauplan del taxón. Incluso en aquellos ejemplos donde se mantiene dicho bauplan, la miniaturización puede impulsar la evolución de nuevas relaciones morfológicas y de desarrollo, y a menudo suele dar como resultado una homoplasia morfológica, lo que puede oscurecer las interrelaciones filogenéticas y la comprensión sobre la disminución del tamaño corporal (ver Hanken y Wake, 1993). De hecho, varios autores argumentan que la homoplasia a menudo acompaña a la miniaturización (Ford, 1980; Rieppel, 1988; Hanken y Wake, 1993). Incluso, un tipo especial de homoplasia relacionado directamente con la miniaturización suele ser la “convergencia compensatoria”, que implica la evolución de características similares que compensan los efectos perjudiciales de la disminución de tamaño (ver Wake, 1986).

La miniaturización también tiene implicancias importantes en la evolución del comportamiento, y suele estar asociada con una reducción en la fecundidad y un aumento en el tamaño del huevo, lo que produce, en muchos casos, que las hembras produzcan solo

un huevo grande por nidada (Dybas, 1966; Grandison, 1980; Schultz *et al.*, 1991; Shine y Greer, 1991). Recientemente, Lü *et al.* (2018) describieron a *Qiupanykus*, un pequeño alvarezsáurido del Cretácico Superior de Luanchuan, China, cuyos restos estaban asociados a fragmentos de cáscaras de huevos ubicados cerca de su cola. Lü *et al.* (op. cit.) destacaron el parecido de estas cáscaras con otras provenientes del área de Luanchuan referidas a oviraptorosaurios (Tanaka *et al.*, 2011), y con las cáscaras patagónicas asociadas a *Bonapartenykus* (Agnolin *et al.*, 2012). En función de esto último, y considerando el gran tamaño estimado de los huevos, lo cual, según ellos, excluía la posibilidad de que pertenezcan a *Qiupanykus*, Lü *et al.* (2018) concluyeron que los alvarezsáuridos, al menos *Qiupanykus*, se alimentaban de huevos de oviraptorosaurios. En realidad, lo que Tanaka y colaboradores habían concluido en su trabajo de 2011 con respecto a las 145 cáscaras de huevo examinadas, provenientes de la misma localidad y formación que el holotipo de *Qiupanykus*, era que no podían asignarse confiablemente a ningún grupo taxonómico de terópodos, no obstante terminaron refiriéndolas a oviraptorídeos debido a sus características muy generales. Considerando el conjunto de la evidencia, incluyendo la analizada en esta tesis, se puede concluir que la hipótesis que plantea que los alvarezsáuridos se alimentaban de huevos de oviraptorosaurios es muy débil. En primer lugar, en Patagonia, lugar del hallazgo de *Bonapartenykus* y sus cáscaras asociadas, no hay registros óseos de oviraptorosaurios; en segundo lugar, como Tanaka *et al.* (2011) mismos reconocen, no hay evidencias claras de que las cáscaras de huevos de Luanchuan sean asignables a oviraptorosaurios; y en tercer lugar, las cáscaras asociadas a *Qiupanykus* (a saber, la masa corporal de este espécimen se estimó en 0,5 kg, mientras que la del huevo fue de 1 kg) bien podrían pertenecer a este alvarezsáurido, por cuanto las especies miniaturizadas suelen poner huevos relativamente grandes, siendo el ejemplo más notable las especies del género *Apterix* (Kiwi). Recientemente, este pequeño alvarezsáurido fue considerado como un espécimen sub-adulto basado en la fusión de los centros y arcos neurales de la serie caudal (Qin *et al.*, 2021). Según Carrano y colaboradores, la presencia de suturas neurocentrales visibles en las vértebras caudales de *Segisaurus* es indicativo de una etapa de crecimiento más temprana a la madurez esquelética (Carrano *et al.*, 2005), por lo que tales observaciones podrían sugerir que el holotipo de *Qiupanykus* pudo alcanzar su madurez, y tal asociación podría sustentar la hipótesis aquí planteada. Asimismo, cabe destacar que la

idea de que el holotipo de *Qiupanykus* corresponde a un adulto, se basa en varios trabajos donde se reconoce que una secuencia de osificaciones y fusiones son capaces de brindar información sobre una etapa ontogenética particular (e.g., Brochu, 1996; Carrano *et al.*, 2005; Ikejiri, 2012; Carballido y Sander, 2013).

7.2.2. Estimaciones sobre el crecimiento y la miniaturización en Alvarezsauria

Basados en un conjunto de datos sobre masas corporales, que considera el efecto ontogenético basado en datos histológicos, Qin *et al.* (2021) obtuvieron como resultado que durante los primeros 70 millones de años de evolución de los alvarezsaurios, sus masas corporales oscilaron entre 10 a 75 kg, mientras que el tamaño corporal medio durante el Albiano-Santoniano se redujo drásticamente a una masa corporal media muy pequeña (*i.e.*, < 5 kg). También, el análisis osteohistológico indica que las estrategias de crecimiento entre los Parvicursorinae fueron muy variadas (*n.b.*, observaciones similares planteadas en Qin *et al.*, 2016). Además, estos autores encontraron que la miniaturización sugerida más la radiación por parte de los alvarezsáuridos de ramificación tardía, son coincidentes con la aparición de hormigas y termitas. En síntesis, Qin y colaboradores sugieren que la miniaturización observada en Parvicursorinae pudo haber sido impulsada por cambios ecológicos durante la Revolución Terrestre del Cretácico, *i.e.*, por un cambio de nicho ecológico que involucra la mimercofagia (Qin *et al.*, 2021). El modelo que mejor se ajusta al conjunto de datos de estos autores es el modelo de Ornstein–Uhlenbeck (Qin *et al.*, 2021), el cual se basa en la idea de que los caracteres continuos analizados (*n.b.*, en este caso la masa corporal) tienden a evolucionar hacia una dirección y que dependen de las presiones selectivas que estén actuando, contando con un óptimo selectivo (*i.e.*, selección direccional; ver Butler y King, 2004).

7.2.3. Estimación de la masa corporal y evidencia sobre la evolución direccional en alvarezsaurios

Con el objetivo de evaluar las tendencias direccionales del clado Alvarezsauria, es imprescindible poder contar con una estimación confiable de la masa corporal. Sin duda, esta es la variable de mayor importancia cuando se hace referencia al tamaño corporal, ya que a partir de ella se pueden reconstruir una gran cantidad de parámetros ecológicos y

físicos, tales como la fecundidad, densidad poblacional, diversidad, y tasa metabólica, entre otros (Kleiber, 1947; Damuth, 1981ab; Gillooly *et al.*, 2001, 2002; Christiansen y Fariña, 2004; McClain y Boyer, 2009). A lo largo de estas últimas décadas, se han propuesto diferentes métodos para obtener el valor de la masa corporal, incluso a partir del cálculo previo del volumen del individuo. No obstante, todos estos métodos han sido propuestos para esqueletos prácticamente completos, permitiendo al investigador una reconstrucción mucho más precisa (ver Christiansen y Fariña, 2004 y referencias allí). Debido a que la mayoría de los especímenes de alvarezsáuridos patagónicos conocidos son fragmentarios, y dado que, por lo general, están compuestos principalmente por elementos apendiculares, se decidió utilizar el método propuesto por Christiansen y Fariña (2004). A partir de ecuaciones de regresión bivariadas y multivariadas, este método permite estimar la masa corporal aproximada de los especímenes fragmentarios de terópodos no avianos. Según estos autores, estas ecuaciones arrojan altos coeficientes de correlación ($r > 0,975$ y $r > 0,990$) y errores estándares muy bajos, por lo que este método resulta idóneo para su aplicación en los alvarezsáuridos, con especial énfasis en las formas provenientes de Patagonia.

De acuerdo con los elementos óseos preservados en cada ejemplar analizado, se pudieron aplicar 8 (ver Tabla VII.1) de las 39 ecuaciones propuestas por Christiansen y Fariña (2004). Cabe destacar que el conjunto de datos analizados abarca a todos los alvarezsaurios conocidos hasta el momento, excepto aquellos taxones donde no fue posible estimar una masa corporal en forma directa, pero que por comparación de los huesos preservados podría estimarse una masa corporal aproximada. Las variables utilizadas para la estimación de la masa corporal, así como también los cálculos obtenidos se detallan en la Tabla VII.2. Es de destacar que no se calculó un promedio en aquellos taxones que poseen la variable Longitud Femoral (LF), ya que algunas de las variables calculadas, tales como DapF (diámetro anteroposterior central de la diáfisis del fémur) y DlatdistF (diámetro lateromedial distal del fémur), arrojaron valores muy diferentes con respecto a LF con un error mayor o menor que varía entre los 60 a 80% de masa corporal. Estos porcentajes de variabilidad pudieron ser calculados, ya que la mayoría de los taxones estudiados poseen la variable LF. No obstante, aquellos taxones donde la variable LF no pudo ser tomada, y cuya variable arroja entre un 60-80% adicional de masa corporal, dicho valor fue

“corregido” con el objetivo de obtener valores aproximados a los que habrían tenido en vida. Asimismo, hay otras variables que arrojaron valores muy similares a los obtenidos por la variable LF y son: DlatcentF (diámetro lateromedial central de la diáfisis de la tibia), DapT (diámetro anteroposterior central de la diáfisis de la tibia) y DlatdistT (diámetro lateromedial distal de la tibia).

Bivariadas

$$\log 10y = -6,288 \pm 0,500 + 3,222 \pm 0,181 \times \log 10 LF$$

$$\log 10y = -2,028 \pm 0,462 + 2,641 \pm 0,263 \times \log 10 DapF$$

$$\log 10y = -2,284 \pm 0,654 + 2,377 \pm 0,317 \times \log 10 DlatdisF$$

$$\log 10y = -2,099 \pm 0,540 + 2,337 \pm 0,267 \times \log 10 DlatdisT$$

Multivariadas

$$\log 10y = -5,656 \pm 0,718 + 2,714 \pm 0,498 \times \log 10 LF + 0,431 \pm 0,413 \times \log 10 DlatcentF$$

$$\log 10y = -5,509 \pm 0,859 + 2,593 \pm 0,637 \times \log 10 LF + 0,466 \pm 0,470 \times \log 10 DlatdistF$$

$$\log 10y = -2,210 \pm 0,209 + 1,526 \pm 0,306 \times \log 10 DapF + 1,040 \pm 0,276 \times \log 10 DlatdistF$$

$$\log 10y = -1,809 \pm 0,410 + 2,163 \pm 0,336 \times \log 10 DapF + 0,535 \pm 0,296 \times \log 10 DlatcentF$$

Tabla VII.1. Ecuaciones utilizadas por Christiansen y Fariña (2004) para la estimación de la masa corporal de los alvarezsáuridos de Patagonia. Abreviaturas: LF, largo femoral; DapF, diámetro anteroposterior central de la diáfisis femoral; DlatdisF, diámetro lateromedial distal del fémur; DlatcentF, diámetro lateromedial de la diáfisis femoral; DlatdisT, diámetro lateromedial distal de la tibia.

En este contexto, el valor de masa corporal obtenido para *Shishugounykus* a partir de la variable LF fue de 9,025 Kg. Sin embargo, en su publicación original los autores

recuperaron una masa corporal cercana a los 7 kg (Qin *et al.*, 2019), mientras que recientemente una corrección en la masa de este espécimen arrojó un valor de 6 kg (ver Qin *et al.*, 2021). Respecto al espécimen juvenil de *Aorun* se estimó una masa corporal de 4,02 kg a partir de la variable DlatdistT, mientras que un estudio reciente recuperó una masa corporal de 1,27 kg (ver Qin *et al.*, 2021). En cuanto al holotipo de *Haplocheirus*, su masa corporal fue estimada en 16,96 kg. Sin embargo, Choiniere *et al.* (2010) recuperaron, por un lado, una masa corporal que varía entre 4,8-58,2 kg (ver Choiniere *et al.*, 2010) a partir de las ecuaciones de Christiansen y Fariña (2004), y por el otro lado, recuperaron una masa de aproximadamente 10,56 kg a partir del método de Therrien y Henderson (2007). No obstante, Qin y colaboradores recuperaron para este taxon una masa corporal que oscila entre 19 a 33 kg (Qin *et al.*, 2019, 2021). La masa corporal estimada para los alvarezsaurios *Bannykus* y *Xiyunykus* fue de 29,55 kg y 15,42 kg, respectivamente. Estos valores difieren de los obtenidos por Qin *et al.* (2019, 2021), quienes obtuvieron valores de 24-29 kg y 15 kg, respectivamente. Probablemente, Qin *et al.* (2019, 2021) no tuvieron en cuenta los coeficientes de variación (señalados en la Tabla VII.1 con \pm). Además, se estimó la masa corporal del alvarezsaurio *Tugulusaurus* en 17,14 kg, mientras que Qin y colaboradores obtuvieron un valor de 11,5 kg (ver Qin *et al.*, 2021).

En cuanto a las formas patagónicas, la masa corporal aproximada obtenida para el holotipo de *Alvarezsaurus* a partir de la variable DapF fue de 6,63 kg. Se observó que esta variable arroja un valor que varía entre 60-80% más respecto a otras variables con valores similares. Con el objetivo de poder brindar una masa corporal más precisa, se prosiguió a corregir este valor, obteniendo una masa que rondaría entre 3,18 a 4,43 kg. La masa corporal de *Alvarezsaurus* fue sobrestimada por Qin *et al.* (2021), quienes recuperaron un valor que rondaría los 28 kg. Con respecto a *Achillesaurus*, la masa corporal estimada para este taxon fue de aproximadamente 40,84 kg, mientras que un estudio reciente recuperó un valor de aproximado de 30 kg. En cuanto al alvarezsáurido no Patagonykinae *Alnashetri*, no fue posible estimar su masa corporal. Sin embargo, cuando este pequeño alvarezsáurido es comparado con otros taxones del mismo clado, se ve que este posee un tamaño similar a *Shuvuuia* (ver también Makovicky *et al.*, 2012). Los Patagonykinae, como el espécimen tipo de *Patagonykus*, poseían una masa corporal que rondaba entre 56,16 a 60,18 kg a partir de las variables DlatdistF y DlatdistT; mientras que la masa corporal estimada para el

espécimen MPCN-PV 738 fue de ~ 59,88 kg (ver Tabla VII.2). Según Qin *et al.* (2021), *Bonapartenykus* habría tenido una masa corporal de 75 kg (*n.b.*, el método utilizado por estos autores se basa en Campione y Evans, 2012, metodología utilizada para calcular la masa corporal en tetrápodos cuadrúpedos). No obstante, el estudio realizado en el marco de esta tesis revela que el tamaño de los elementos óseos de ese género es similar al de otros Patagonykinae, por lo que este taxón no habría excedido los 60 kg.

Respecto a las masas corporales de los alvarezsáuridos Parvicursorinae, los valores obtenidos son variados, incluso algunos especímenes superan los 2 kg, en contra de Qin *et al.*, (2019). En este sentido, la masa corporal del holotipo de *Nemegtomykus* fue estimada en 2,44 kg, mientras que otros estudios recuperaron una masa corporal de 3,4 kg (Qin *et al.*, 2021). Respecto al alvarezsáurido *Albertonykus*, su masa corporal no fue posible de estimar de manera directa, aunque habría rondado los 3 a 4,6 kg en función de las longitudes estimadas en sus elementos preservados. Sin embargo, Qin y colaboradores estimaron la masa de este pequeño terópodo en 7,18 kg (Qin *et al.*, 2021). Las masas corporales estimadas para los holotipos de *Xixianykus* y *Linhenykus* son muy similares, y rondan los 0,48 kg. Estos valores son muy similares a los obtenidos por Xu *et al.* (2013) y Qin *et al.* (2019), pero difieren de los valores recuperados recientemente por Qin *et al.* (2021). En cuanto al alvarezsáurido recientemente publicado, *Qiupanykus*, su masa corporal se estimó en 0,58 kg, valor muy similar al obtenido en su publicación original (*n.b.*, téngase en cuenta que en Lü *et al.*, 2019 se utiliza la fórmula propuesta por Campione *et al.*, 2014 para estimar masa en tetrápodos cuadrúpedos). Respecto a la masa corporal de *Parvicursor*, esta fue estimada en 0,195 kg, valor muy similar al obtenido por Pittman *et al.* (2015). No obstante, Choiniere *et al.* (2010) recuperaron para este pequeño taxon una masa corporal que varía entre 0,053 kg a 0,614 kg (*n.b.*, los métodos utilizados por estos autores son los de Christiansen y Fariña, 2004 y Therrien y Henderson, 2007). Asimismo, la masa corporal estimada por Qin y colaboradores para este taxon fue de 0,15 kg (Qin *et al.*, 2021). La masa corporal de *Mononykus* fue estimada en 4,23 kg (*n.b.*, valor muy similar al obtenido por Qin *et al.*, 2021), mientras que Choiniere *et al.* (2010) recuperaron una masa corporal que varía entre 1,7 a 14,7 kg. Finalmente, para el espécimen tipo de *Albinykus*, la masa corporal estimada fue de 0,38 kg, mientras que Qin *et al.* (2021) recuperaron una masa corporal aproximada de 1,07 kg.

Taxones	Masa corporal en Kg (Promedio)	Fémur			Tibia			Fíbula	Cálculos									Masa corporal calculada previamente (Kg)			
		Longitud	Diáfisis		Distal	Longitud	Diáfisis		Distal	Longitud	LF	DapF	DlatcenF	DlatdisF	LT	DapT	DlatcentT		DlatdisT	LT	
			ap	lm			lm														ap
<i>Shishugounykus</i>	9,025	175,8	16,1	10,4	26,6	222,7	-	-	-	-	9,025	14,42	10,57	14,07	-	-	-	-	-	7***	
<i>Aorun</i>	4,02	-	-	-	-	123,3	5,7	6,1	13,5	-	-	-	-	-	-	-	-	4,02	-	4***	
<i>Haplocheirus</i>	16,96	214,32	21,59	17,48	34,05	269,26	-	-	33,38	-	16,96	31,31	19,8	24,52	-	-	-	21,28	-	4,8~58,2* /10,56*/19***	
<i>Bannykus</i>	29,55	255	-	-	45	270	-	-	47	-	29,55	-	-	46,22	-	-	-	51,8	-	24***	
<i>Xiyunykus</i>	15,42	208	-	-	40	241	-	-	38	-	15,42	-	-	35,33	-	-	-	15,06	-	15***	
<i>Tugulusaurus</i>	17,14	215	-	-	-	240	-	-	-	-	17,14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Alnashetri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
MPC N-PV 738	59,88	318	-	-	-	-	-	-	-	-	59,88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Alvarezsaurus</i>	3,18 ~ 4,43	-	12	11	-	-	-	-	21	-	-	6,63	-	-	-	-	-	6,36	-	-	
<i>Patagonykus</i>	56,16 ~ 60,18	-	-	-	49	-	-	-	41	-	-	-	-	56,16	-	-	-	60,18	-	35~40*** *	
<i>Bonapartenykus</i>	-	-	-	-	-	-	40	54	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Achillesaurus</i>	~ 40,84	-	-	-	-	-	-	-	34	-	-	-	-	-	-	-	-	40,84	-	-	

<i>Mono nykus</i>	4,23	138,6	12,6	-	25,5	175,2	9,8	1,1	20,6	-	4,23	7,55	-	12,8	4,7	1,76	6,05	-	1,18~14,7*	
<i>Shuvuia</i>	-	-	-	-	-	~97	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,3417*~1,7**
<i>Parvicursor</i>	0,195	52,6	-	-	-	75,6	-	-	-	-	0,195	-	-	-	-	-	-	-	-	0,053~0,614*
<i>Albinykus</i>	0,38	~65	-	-	-	-	-	-	-	-	0,38	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7~1***
<i>Albertonykus</i>	-	-	-	-	-	191	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceratomykus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,11*
<i>Linhenykus</i>	0,48	~70	-	-	-	97,5	-	-	-	-	0,48	-	-	-	-	-	-	-	-	0,45*****
<i>Xixianykus</i>	0,4895	70,1	-	-	-	91,3	-	-	-	~28	0,4895	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5***
<i>Kol</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Qiuopanykus</i>	0,58	74,2	-	-	-	98,6	-	-	-	-	0,58	-	-	-	-	-	-	-	-	0,515*****
<i>Heptasteornis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nemegtomykus</i>	2,44	116,52	-	-	-	152,72	-	-	-	38,91	2,44	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla VII.2. Resultados obtenidos de las ecuaciones bivariadas y multivariadas tomadas de Christiansen y Fariña (2004), utilizadas para la estimación de las masas corporales de los diferentes especímenes de alvarezsáuridos. Abreviaturas: ap, anteroposterior; Im, lateromedial; LF, longitud femoral; DapF, diámetro anteroposterior central de la diáfisis del fémur; DlatcentF, diámetro lateromedial central de la diáfisis del fémur; DlatdistF, diámetro lateromedial distal del fémur; LT, longitud de la tibia; DapT, diámetro anteroposterior central de la diáfisis de la tibia; DlatcentT, diámetro lateromedial central de la diáfisis de la tibia; DlatdistT, diámetro lateromedial distal de la tibia; Lfib, longitud de la fíbula; *, masa corporal estimada por Choiniere *et al.* (2010); **, masa corporal estimada por Erikson *et al.* (2001); ***, masa corporal estimada por Qin *et al.* (2019);

****, masa corporal estimada por Nesbitt *et al.* (2011); *****, masa corporal estimada por Xu *et al.* (2013); *****, masa corporal estimada por Lü *et al.* (2019).

Con la intención de observar la tendencia direccional en la evolución de la masa corporal del clado Alvarezsauria, estas estimaciones calculadas fueron calibradas con la filogenia de dicho grupo obtenida en el Capítulo V. Para ello, primero se establecieron las masas corporales ancestrales para cada nodo dentro de Alvarezsauria, utilizando un enfoque de máxima verosimilitud que se basa en el conjunto de datos de masas corporales obtenidos aquí, y que solo contempla dichas masas en especímenes sub-adultos a adultos, según Qin *et al.* (2021) (*n.b.*, a diferencia de estos autores, en este trabajo se considera a *Alvarezsaurus* como un espécimen sub-adulto). En este punto, cabe mencionar que dichas masas corporales ancestrales fueron calculadas utilizando la función “ace” del paquete “ape” en el software R (Paradis *et al.*, 2004), con las longitudes de las ramas de los árboles estimadas por la función “DatePhylo” del paquete “strap” (Wills, 1999). Posteriormente, se utilizaron las funciones “contMap” y “phenogram” del paquete “phytools” para mapear el cambio de la masa corporal a través de la filogenia (Revell, 2012). También, para evaluar las tendencias en la evolución de la masa corporal se utilizó la función “fitContinuous” a partir del paquete “geiger” (Harmon *et al.*, 2014). Los modelos utilizados son los tradicionales, como Brownian motion, Ornstein-Uhlenbeck, Early Burst y Trend (Felsenstein, 1973; Butler y King, 2004; Harmon *et al.*, 2010; Hunt y Carrano, 2010), que utilizan valores AICc para examinar cada modelo y evaluar cuál se ajusta mejor. Adicionalmente, y con el objetivo de investigar la diversidad del clado a través del tiempo, se utilizó la función “phyloDiv” del paquete “paleotree” (Bapst, 2012).

La utilización complementaria del conjunto de datos osteohistológicos de Qin *et al.* (2021) permitió la incorporación de especímenes sub-adultos a adultos, reflejando una masa corporal más óptima sin la subestimación de esta variable, podando aquellos especímenes juveniles. A diferencia de estos autores, para este trabajo se decidió no ofrecer una masa corporal corregida para individuos inmaduros, ya que, tal como mencionan Qin *et al.* (*op. cit.*), los alvarezsaurios crecen a diferentes ritmos, por lo que utilizar la ecuación ofrecida por estos autores para estimar su masa corporal adulta involucraría una subestimación innecesaria. Esta decisión se basa principalmente en que una subestimación de la masa

corporal afecta profundamente las reconstrucciones de la masa corporal ancestral, a su vez afectando la tendencia del carácter en cada rama dada la acumulación de esta subestimación (*i.e.*, una subestimación afecta de manera significativa el cambio de la masa corporal a lo largo de su historia evolutiva).

Los resultados obtenidos muestran que el ancestro común de Alvarezsauria rondaría los 13,5 kg (Figura VII.9a), mientras que Qin *et al.* (2021) recuperaron un ancestro hipotético de aproximadamente 23 kg. Respecto a los alvarezsaurios de ramificación temprana, estos se mantuvieron en tamaños corporales medianos que oscilarían entre los 9 a 29 kg con una variación significativa de dicha masa durante el Kimmeridgiano-Aptiano. En cuanto al ancestro común de Alvarezsauridae, este habría rondado los 26 kg (contra los 7,4 kg recuperados por Qin *et al.*, *op. cit.*), mientras que el ancestro hipotético de Patagonykinae oscilaría los 48 kg de masa corporal (Figura VII.9a). Por último, el ancestro común de Parvicursorinae habría tenido una masa corporal de 30,8 kg contra una masa recuperada por Qin *et al.* (2021) de 6,47 kg.

Los resultados aquí obtenidos reflejan al menos dos eventos independientes de miniaturización dentro de Alvarezsauridae, a saber, el primero originado en la base de Alvarezsauridae (sostenido por *Alvarezsaurus*; Figura VII.9a) y el segundo dentro de Parvicursorinae (*n.b.*, nótese que este último coincide parcialmente con los resultados obtenidos por Qin y colaboradores). Respecto a la idea sobre una reducción sustancial del tamaño del cuerpo en la base de Alvarezsauridae, la misma se encuentra respaldada en que *Alnashetri* es un espécimen adulto (com. pers. de S. Apesteguía) con un tamaño corporal que rondaría los 2 a 3 kg. Por lo tanto, y de manera independiente, en Patagonia habría ocurrido un evento de miniaturización al menos durante el Cenomaniano-Campaniano temprano; mientras que en Asia se habría producido entre el Albiano y el Maastrichtiano. Esta última hipótesis está respaldada parcialmente por la presencia del alvarezsáurido de la Formación Bissekty (Turoniano; Averianov y Sues, 2017) con una masa corporal de menos de 3 kg (*n.b.*, estimación basada en los elementos preservados). Estas estimaciones también respaldarían la idea de que Parvicursorinae sufrió una miniaturización acelerada y una rápida radiación de especies (ver Figura VII.9b), lo que sugiere una presión selectiva muy fuerte (ver Qin *et al.*, 2021).

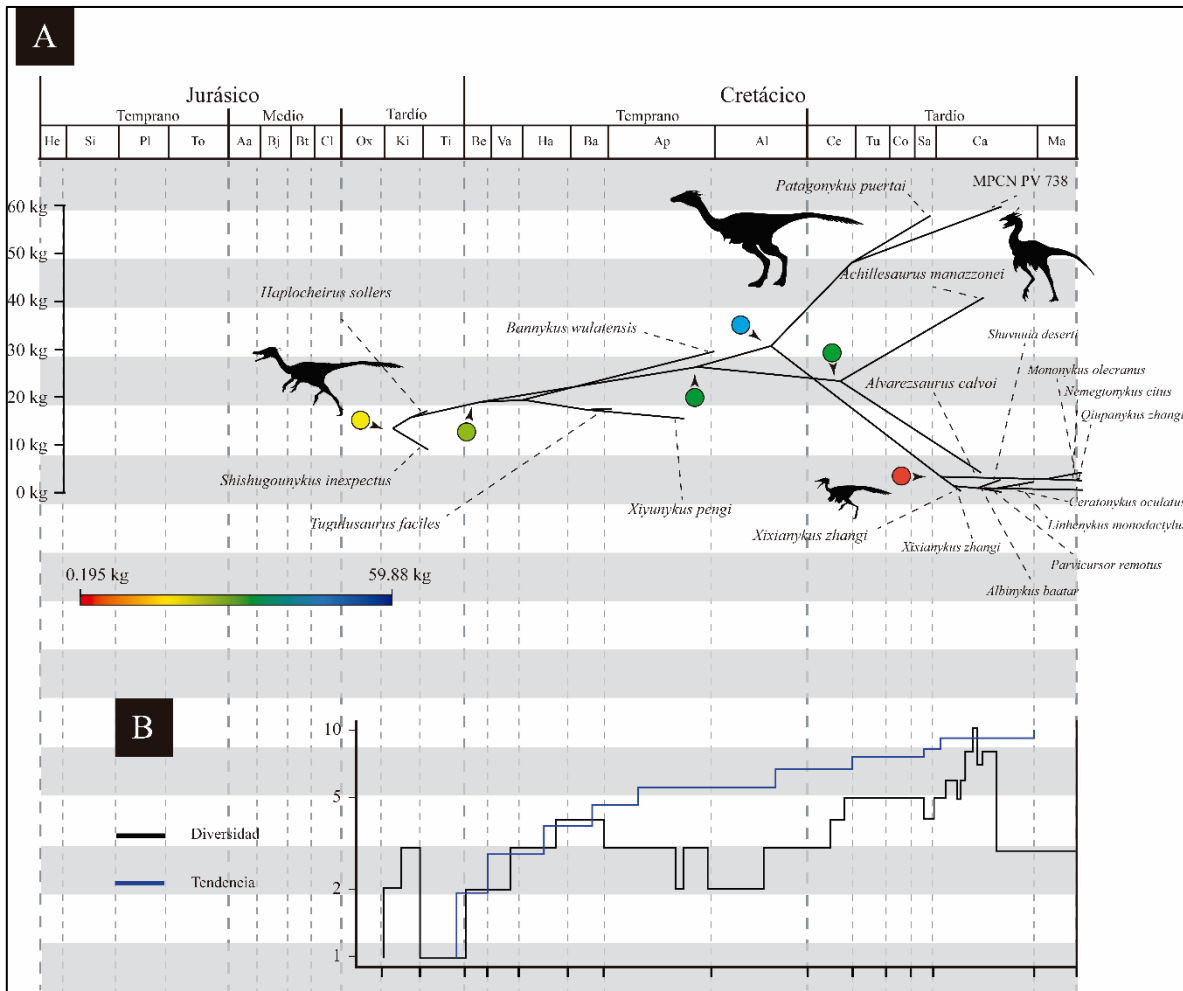


Figura VII.9. Filogenia calibrada con el tiempo que muestra la evolución de la masa corporal estimada dentro del clado Alvarezsauria (A), y la diversidad a través del clado (B). Los colores de los nodos representan el tamaño corporal estimado para el ancestro común hipotético.

En este sentido, los dos eventos de miniaturización aquí planteados coinciden con la evolución de tamaños corporales diminutos (*i.e.*, menor a 5 kg) a excepción de *Kol ghuva*, cuya estimación corporal no habría excedido los 15 kg (Turner *et al.*, 2009). Según Qin y colaboradores, esta fuerte disminución en el tamaño corporal podría estar relacionada con algunas de las extrañas modificaciones que se observan en los alvarezsáuridos del Cretácico Superior tales como una mano altamente modificada, esternón con quilla, y vértebras atípicas (Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019, 2021; Meso *et al.*, 2021a). Estos caracteres altamente modificados indican un nicho ecológico distinto para el Cretácico (*n.b.*, estos caracteres podrían ser de tipo compensatorios dada la posible presión selectiva actuante

durante “La Revolución Terrestre del Cretácico”). La aparente expansión y miniaturización parece correlacionarse con la rápida expansión de los insectos herbívoros y sociales, haciendo posible un nicho ecológico mirmecófago obligado (Qin *et al.*, 2021). Asimismo, algunos autores destacan especializaciones morfológicas importantes en las termitas eusociales con grandes y prósperos termiteros (Lloyd *et al.*, 2008; Engel *et al.*, 2016; Zhao *et al.*, 2020). Esta complejidad tanto a nivel de arquitectura en las colonias como especializaciones de las termitas, podrían ser atribuibles a una coevolución, en el que un nuevo nicho ecológico explotado por parte de los alvarezsáuridos pudo haber obligado a los insectos a una rápida especialización y complejización.

A diferencia de Qin *et al.* (2021), el modelo que mejor se ajusta a este conjunto de datos es el “Brownian motion” (ver Tabla VII.3), cuyo modelo contempla la variación continua del carácter cuantitativo analizado y la dirección es independiente en cada rama (Felsenstein, 1973; Butler *et al.*, 2004). Posiblemente, el modelo mejor ajustado al conjunto de datos de Qin y colaboradores (*i.e.*, el modelo Ornstein-Uhlenbeck) se ve afectado por los siguientes parámetros: i) La filogenia utilizada por Qin *et al.* (2021). Esta filogenia recupera a los Patagonykinae como alvarezsaurios basales, mientras que *Alvarezsaurus* y *Achillesaurus* son recuperados como alvarezsáuridos derivados; ii) *Alvarezsaurus* como un espécimen juvenil. Estos autores asumen que este pequeño terópodo es un individuo juvenil, por lo que estimaron su masa corporal adulta (*n.b.*, subestimando su masa corporal óptima); iii) la nula incorporación del holotipo de *Alnashetri*. La desestimación de este individuo como adulto subestimó las masas corporales ancestrales e impidió la visualización de un evento de miniaturización para Patagonia; iv) utilización de una ecuación para estimar la masa corporal en tetrápodos cuadrúpedos. Aquí se denota que dicha ecuación produce una subestimación de la masa corporal, ya que dicha ecuación se basa a partir de tetrápodos cuadrúpedos (ver Snively *et al.*, 2019 y referencias allí). En este sentido, y desde un punto de vista filogenético, de masa corporal, y estratigráfico, el modelo “Brownian motion” explica mucho mejor la historia evolutiva de los alvarezsaurios, arrojando luz sobre los eventos sucedidos a lo largo de la evolución del grupo.

MODELO

AICC

AICC.W

"BM"	139,932155588659	0.5625591
"OU"	142,846440872783	0.1310205
"EB"	142,846490979338	0.1310172
"TREND"	142,262972764475	0.1754033
MODELO QUE MEJOR SE AJUSTA	"Brownian motion"	

Tabla VII.3. Testeo de los diferentes modelos llevados a cabo, y prueba de ajuste del mejor modelo basado en el conjunto de datos de masa corporal.

7.3. Dientes

El objetivo de este apartado es brindar una descripción exhaustiva de la morfología dental del clado Alvarezsauria y dilucidar aspectos de su dieta. Antes de ello, se hará referencia a la variación dental dentro de Theropoda y su vinculación con el régimen alimenticio.

A pesar de que los terópodos no avianos eran en su gran mayoría carnívoros, existe numerosa evidencia de cambios sustanciales en la dieta dentro del grupo, incluida la herbivoría (e.g., Kobayashi *et al.*, 1999; Zanno *et al.*, 2009; Sander *et al.*, 2010; Zanno y Makovicky, 2011), omnivoría (e.g., Holtz *et al.*, 1998) y piscivoría (e.g., Charig y Milner, 1997; Amiot *et al.*, 2010; Xing *et al.*, 2013b). Esta variedad se refleja en una gran diversidad de morfologías dentales, precisamente cuatro tipos básicos de dientes diferentes definidos en base a la presencia o ausencia del estrechamiento entre la corona y la raíz, el estrechamiento de la corona, la presencia o ausencia de dentículos, y la curvatura lingual del diente (Hendrickx *et al.*, 2015a).

Al igual que en otros grupos de dinosaurios, los terópodos no avianos se caracterizan por ser polifiodontes, es decir, por reemplazar continuamente sus piezas dentales a lo largo de su vida (Hendrickx *et al.*, 2015a; Meso, 2017; Hendrickx *et al.*, 2019). Estas coronas dentales se encuentran recubiertas por esmalte, que le otorgan dureza y resistencia ante cualquier acción destructiva del ambiente u otros organismos, y, en consecuencia, estas piezas bucales son uno de los restos fósiles más comunes que se reportan en ambientes continentales del Cretácico (Hendrickx *et al.*, 2019). En sí, estas

piezas son importantes ya que son capaces de proporcionar datos tafonómicos, paleoambientales, paleoecológicos, de diversidad, bioestratigráficos, biomecánicos, y ecológicos (ver Meso, 2017; Hendrickx *et al.*, 2019 y referencias allí).

Al indagar sobre la distribución de las diferentes características que pueden hallarse en los dientes de terópodos no avianos, se advierte que, a pesar de su alta homoplasia, estas piezas bucales tienen un gran potencial de ser diagnosticados a nivel de familia (Hendrickx y Mateus, 2014; Hendrickx *et al.*, 2015ab, 2019, 2020ab). A continuación, se hará una breve caracterización de la morfología dental de los alvarezsaurios a fin de dilucidar aspectos sobre su dieta.

7.3.1. Dientes del premaxilar

Tanto *Aorun* como *Haplocheirus* poseen dientes en la porción anterior y posterior del premaxilar con cuatro piezas a lo largo de la fila (Choiniere, 2010; Choiniere *et al.*, 2013, 2014; Hendrickx *et al.*, 2019; Figura VII.10). Esta condición contrasta con el oviraptorosaurio *Caudipteryx* que, si bien también posee cuatro dientes, estos se restringen a la porción anterior del premaxilar (Ji *et al.*, 1998; Zhou *et al.*, 2000; Hendrickx *et al.*, 2019). No obstante, una condición más derivada se observa en algunos oviraptorosaurios (e.g., *Citipati*, *Chirostenotes*; Clark *et al.*, 1999, 2001, 2002; Hendrickx *et al.*, 2019), terizinosaurios (e.g., *Erlikosaurus*, *Jianchangosaurus*; Pu *et al.*, 2013; Lautenschlager *et al.*, 2014; Hendrickx *et al.*, 2019) y ornitomimosaurios (e.g., *Shenzhousaurus*, *Garudimimus*, *Struthiomimus*; Ji *et al.*, 2002a; Kobayashi y Barsbold, 2005a; Hendrickx *et al.*, 2019), que carecen por completo de dientes en el premaxilar. Con respecto a la dirección del eje principal de alargamiento de los alvéolos, en *Aorun* estos están orientados labiolingualmente en los dos anteriores y mesiodistalmente en los posteriores. Si bien no está clara la dirección principal de los alvéolos en *Haplocheirus*, estos podrían disponerse de manera similar (obs. pers.; Figura VII.10). Esta condición también está presente en algunos carcharodontosáuridos (e.g., *Giganotosaurus*; obs. pers.), y dromaeosáuridos (*Halzkaraptor*, *Microraptor*, *velociraptor*, *Sinornithosaurus*; Hendrickx *et al.*, 2019). En *Aorun* y probablemente en *Haplocheirus* hay una superposición parcial del primer y segundo alvéolo, mientras que los restantes están bien separados (Choiniere, 2010; Choiniere *et al.*, 2013, 2014; Hendrickx *et al.*, 2019). Con respecto a los tamaños de los

dientes y/o alvéolos del premaxilar, en las dos formas basales los cuatro dientes son subiguales en tamaño cuando se los compara entre ellos (Figura VII.10). No obstante, cuando se los compara con los primeros dientes del maxilar, se observa que en *Haplocheirus* los dientes del premaxilar son significativamente más chicos con respecto a los dientes más anteriores del maxilar, mientras que en *Aorun*, los dientes son subiguales en tamaño con respecto a los dientes más anteriores del maxilar (Choiniere, 2010; Choiniere *et al.*, 2013, 2014; Figura VII.10). En cuanto a su forma en sección transversal, estos dientes poseen un contorno oval a subcircular (Choiniere *et al.*, 2013, 2014).

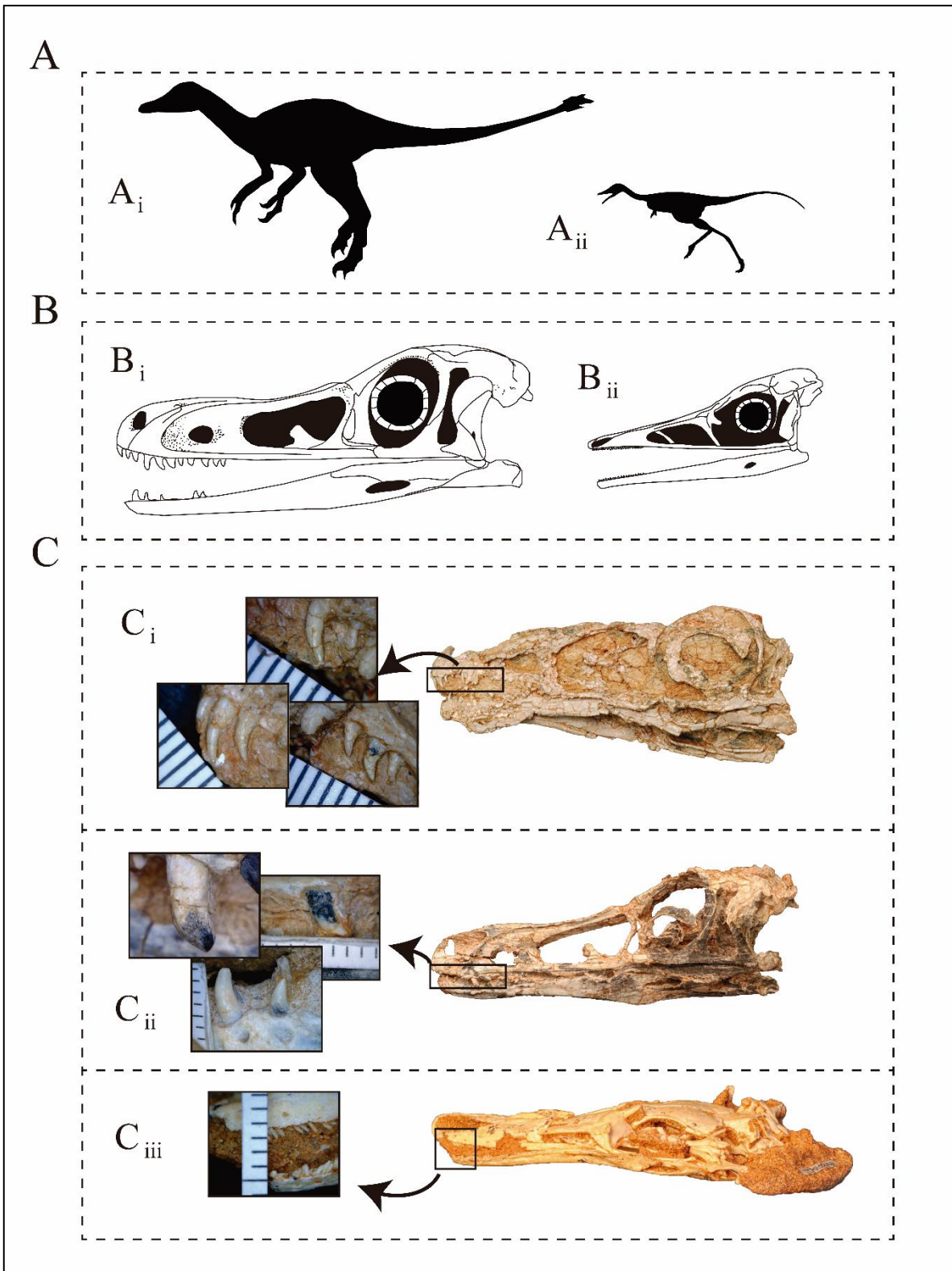


Figura XII.10. Siluetas, dibujo, y cráneos y dientes preservados de diferentes especímenes de alvarezsaurios. Silueta del alvarezsaurio basal *Haplocheirus sollers* (A_i), y del alvarezsáurido derivado *Mononykus olecranus* (A_{ii}). Redibujo del cráneo de *H. sollers* (B_i) y *M. olecranus* (B_{ii}). Cráneo y dientes preservados de *Aorun zhaoi* (C_i), *H. sollers* (C_{ii}) y *M. olecranus* (C_{iii}).

7.3.2. Dientes del maxilar

En el alvarezsaurio basal *Haplocheirus* se observan dientes tanto en la porción anterior como posterior del maxilar (Choiniere, 2010; Choiniere *et al.*, 2014), mientras que el espécimen juvenil de *Aorun*, los dientes se restringen a la porción anterior (Figura VII.10). Este último estado también ha sido scoreado por Hendrickx *et al.* (2019) para el alvarezsáurido derivado *Shuvuuia*; sin embargo, este estado debería ser tratado como dudoso, ya que, como explica Dufeu (2003) en su tesis, el cráneo del espécimen juvenil no conserva dientes, mientras que el cráneo del espécimen adulto está dorsoventralmente aplastado, y la mitad posterior del maxilar se mete por dentro del dentario impidiendo ver el estado verdadero de este carácter. En el maxilar de *Aorun* solo se preservan 9 dientes, mientras que el recuento en *Haplocheirus* permite estimar hasta 35 piezas (Choiniere *et al.*, 2013, 2014). No obstante, en el maxilar del pequeño alvarezsáurido derivado *Shuvuuia*, el recuento permite estimar 28 o más dientes (Dufeu, 2003). Tanto en *Aorun* como en *Haplocheirus*, los dientes anteriores son significativamente más grandes que los dientes más distales del maxilar, mientras que en *Shuvuuia* son subiguales en tamaño. En cuanto a la inclinación, estos apuntan ventralmente (decumbentes) en las tres formas (Dufeu, 2003, Choiniere *et al.*, 2013, 2014; Fig. VII.10). Respecto a la forma de los alvéolos en vista palatal, tanto *Aorun* como *Haplocheirus* son ovalados y lenticulares, mientras que en *Shuvuuia* los alvéolos coalescen formando un surco alveolar abierto (Dufeu, 2003, Choiniere *et al.*, 2013, 2014; Hendrickx *et al.*, 2019). Este último carácter también se observa en *Nqwebasaurus* y *Pelecanimimus* (Kobayashi, 2004; Choiniere *et al.*, 2012; Hendrickx *et al.*, 2019).

7.3.3. Dientes del dentario

En los tres taxones se observan dientes tanto en la porción anterior como en la porción posterior del dentario, en una cantidad superior a 25 (Dufeu, 2003, Choiniere *et*

al., 2013, 2014). Un carácter interesante es la ausencia de tabiques interdentes en *Shuvuuia*, taxón en el cual los alvéolos del dentario forman un único surco alveolar (Dufeu, 2003). No obstante, en formas basales tales como *Aorun* y *Haplocheirus*, los alvéolos están separados por tabiques bien marcados (Choiniere *et al.*, 2013, 2014). Además, en *Shuvuuia* todos los dientes son subiguales en tamaño (obs. pers.; Figura VII.10). Si bien esta condición no se puede apreciar en los alvarezsaurios basales, en *Haplocheirus* el primer diente es más grande que el segundo y el tercer diente (ver Choiniere *et al.*, 2014). En cuanto a la inclinación de los dientes, se observa que estos son decumbentes (ver Dufeu, 2003, Choiniere *et al.*, 2013, 2014).

7.3.4. Tipo de dentición

Con el objetivo de brindar una descripción exhaustiva de los dientes de Alvarezsauria se sigue la propuesta de Hendrickx *et al.* (2015a) para discernir la dentición mesial de la lateral.

7.3.4.1. Dientes mesiales

En *Aorun*, *Haplocheirus* y *Shuvuuia*, los dientes son de pequeño tamaño ($CH < 1$). En los dos primeros taxones no se observa una constricción entre la corona y la raíz, no obstante, en *Shuvuuia* se observa una constricción débil. Las coronas son fuertemente recurvadas anteroposteriormente en *Aorun*, y suavemente recurvadas en *Haplocheirus*, mientras que en *Shuvuuia* la corona es recta. En este sentido, el margen distal de las coronas es principalmente cóncavo en las dos formas basales, mientras que en *Shuvuuia* es convexo (con el ápice de la corona posicionado centralmente) en vista lateral (Dufeu, 2003, Choiniere *et al.*, 2013, 2014). Los dientes mesiales en sección transversal a nivel de la base de la corona son subcirculares a elípticos en los tres taxones. A diferencia de otros celurosaurios, los alvarezsáuridos carecen de carenas denticuladas (Dufeu, 2003, Choiniere *et al.*, 2013, 2014; Hendrickx *et al.*, 2019).

7.3.4.2. Dientes laterales

Al igual que los dientes mesiales, las coronas de la dentición lateral se caracterizan por ser menores a 1 cm, tal como se observa en *Aorun*, *Haplocheirus*, *Shuvuuia* y

Mononykus. En las dos formas derivadas, *Shuvuuia* y *Mononykus*, se observa una leve constricción entre la corona y la raíz, mientras que en las formas basales (e.g., *Aorun* y *Haplocheirus*) no se observan indicios de constricción (Dufeu, 2003, Choiniere *et al.*, 2013, 2014). El margen mesial de las coronas laterales es fuertemente convexo en las formas basales, mientras que en las formas derivadas es levemente recurvado (Perle *et al.*, 1994; Dufeu, 2003, Choiniere *et al.*, 2013, 2014; Hendrickx *et al.*, 2019). En cuanto al margen distal, es fuertemente cóncavo en los alvarezsaurios basales, mientras que en las formas de ramificación tardía es convexo con el ápice posicionado centralmente en la corona (Perle *et al.*, 1994; Dufeu, 2003, Choiniere *et al.*, 2013, 2014; Hendrickx *et al.*, 2019). El contorno de los dientes en sección transversal a nivel de la base de la corona, es subcircular en *Haplocheirus* mientras que en *Shuvuuia* y *Mononykus* es lenticular a lanceolado según Hendrickx *et al.* (2019). Actualmente, *Haplocheirus* es el único alvarezsaurio conocido con carenas mesiales y distales denticuladas (ver Choiniere *et al.*, 2014). En este taxón, el recuento de dentículos a dos tercios de la corona, tanto en la carena mesial como distal, da cuenta de alrededor de 30 dentículos por 5 mm, siendo los dentículos simétricamente convexos y de contorno parabólico (ver Choiniere *et al.*, 2014).

7.3.5. Menciones previas sobre la dentición de los alvarezsaurios

Los primeros trabajos sobre dientes de dinosaurios terópodos datan de la segunda mitad del siglo XIX. No obstante, ya para mediados del siglo XX este tipo de contribuciones crecieron de manera exponencial, incluso se erigieron taxones a partir de dientes aislados (ver Meso, 2017 y referencias allí). Sin embargo, esta práctica fue ampliamente criticada por varios autores, incluyendo Friedrich von Huene (1875-1969), quien argumentaba que la sistemática basada en dientes aislados era artificial y carecía de exactitud, por existir una relativa homogeneidad morfológica entre los distintos dientes de terópodos (ver Meso, 2017 y referencias allí). Recién a principios de la década de los 90 Philip Currie y colaboradores establecieron y sistematizaron una gran cantidad de parámetros para la clasificación de dientes aislados de terópodos (Currie *et al.*, 1990). En los últimos años, Christophe Hendrickx ha publicado una cantidad de trabajos donde se describen y caracterizan gran parte de los taxones y/o clados conocidos hasta el momento

(e.g., Hendrickx *et al.*, 2019 y referencias allí), incluida una caracterización generalizada de los alvarezsaurios.

Hendrickx *et al.* (2019) mencionaron que los Alvarezsauroidea (aquí tratados como Alvarezsauria, ver Capítulo VI sobre comentarios en la nomenclatura de este clado) se caracterizan por poseer dientes de tipo zifodonte y folidonte con constricción en la base de sus coronas. En cuanto a la altura de estas, son menores a 1 cm, mientras que el índice de la base de la corona es menor a 0,64 (Figura VII.11). Respecto a las carenas, este autor menciona que tanto la carena mesial como la distal están desprovistas de dentículos. Sin embargo, estos dos caracteres solo se observan en *Shuvuuia* y *Mononykus*, por lo que podría representar una sinapomorfía de los Parvicursorinae. Hendrickx y colaboradores también mencionan que los dientes mesiales son subcirculares a lanceolados en sección transversal a nivel de la base de la corona (Hendrickx *et al.*, 2019). Además, argumentan que los alvarezsáuridos poseen la porción posterior del dentario y el maxilar sin dientes (carácter discutido anteriormente en “**7.3.2. Dientes del maxilar**”). El análisis filogenético realizado por estos autores muestra que la única sinapomorfía a nivel dentario que agrupa a los alvarezsáuridos es la presencia de dientes medios del dentario subiguales en tamaño a los dientes más mesiales del maxilar (ver Hendrickx *et al.*, 2019).

	den	bc0	CBR>0.64	CH	utca	umca	cos	Mes	8	mde	tmca	dtca	des	hd	md+dd	codm	flu	lun	mun	ids	lir-igr	ent	PcRcLc	edj
	Z	0	M	<3	0	M	0	?	0	?	0	M	?	0	0	0	0	1	0	0	bst	I	0	0
	Z	0	M	<2	0	?	L	?	0	1	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	B	0	0
	Z/F	w	M	<1	0	M	L	O	0	0	0	M	?	1	>	0	0	0	0	0	0	B	Rc	0
	Z	0	M	<3	m	<3	L	O	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	B	[RcPc]	0
	Z	0	M	3-6	0	0	L	O	0	1	M	M	?	0	<	0	0	0	0	0	0	B	[RcPc]	0
	Z	0	M	4-8	0	0	L	O	1	1	0	w	?	0	m<	1	m	1	1	1	0	B	0	0
	Z	m	M	3-6	0	0	M	[DJS]	0	1	M	la	?	1	<	0	1	0	1	1	1	m-lgr	I	0
	Z	w	M	<2	W	M	M	[DJS]	0	1	M	w	?	1	<	0	w	1	1	1	0	[BI]	Pc	[MLW]
	Z	0	M	3-6	0	0	O	0	0	1	la	la	?	1	<	0	0	1	1	1	0	B	0	0
	Z	L	M	4-15	m	0	0	?	0	1	0	0	?	0	la>	0	0	1	1	1	0	B	Rc	0
	C	0	W	3-6	0	0	O	0	0	1	0	0	<<	0	la<	0	w	1	1	0	0	V	Pc	0
	C	0	W	4-15	W	0	0	0	0	0	0	0	?	0	-	1	w	1	1	1	0	[VA]	[PcLc]	0
	Z	0	M	3-10	0	0	w	[DJ]	1	1	M	w	?	0	-	0	w	1	1	1	1	m-lgr	I	0
	P	0	W	4-8	0	0	w	[DJS]	1	1	w	w	?	0	la<	0	0	1	1	1	1	m-lgr	I	0
	Z	0	M	3-6	0	0	w	?	0	0	0	la	?	0	0	0	0	1	1	1	1	m-lgr	I	0
	Z	0	M	1-6	0	W	M	[DJ]	1	1	0	w	?	0	0	0	0	1	1	1	1	B	0	0
	Z	L	M	4-11	0	0	0	0	0	1	M	M	?	0	m<la>	1	0	1	1	1	1	B	0	0
	Z	m	M	1-6	0	0	M	J	1	0	w	w	?	0	<	0	0	1	1	1	0	B	0	0
	[ZP]	0	w	4-15	0	0	M	[JU]	1	1	la	w	?	0	</la>*	0	la	1	1	1	1	m-bst	B	Pc
	Z	0	M	<2	w	W	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	m	0	0	0	0	I	Pc	0
	[CF]	W	W	<1	W	W	0	0	0	0	-	-	-	0	-	1	0	0	0	0	0	I	Pc	[LW]
	[ZF]	W	W	<1	W	W	0	0	0	0	?	?	?	0	?	1	0	0	0	0	0	la-lri	[BI]	0
	F	[WL]	W	<1	m	0	w	O	0	0	la	0	>>*	1	0	1	0	1	0	1	0	[BI]	0	M
	[FC]	L	M	<1	W	W	0	0	0	-	-	-	>>*	0	-	1	0	0	0	0	0	[AI]	Pc	[MLW]
	[ZC]	0	M	<3	W	W	?	?	?	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	I	0	0
	Z	L	M	<3	w	W	W	?	1	-	-	-	-	-	-	0	w	0	0	0	0	I	0	0
	Z	0	M	<4	0	w	M	[OJ]	1	1	0	M	>>*	0	<	0	la	0	0	1	la-lri	[BI]	Pc	0
	Z	0	M	1-5	0	0	M	J	1	1	w	w	?	1	la>	0	0	1	0	1	0	[BI]	[PcRc]	0
	[ZF]	[ww]	w	<1	W	L	?	?	?	?	?	?	>>*	1	?	1	0	0	0	0	0	I	0	0
	F	[ww]	W	<1	W	0	W	O	1	-	-	-	-	-	-	1	0	0	0	0	0	I	0	L
	F	[ww]	w	<3	W	W	W	[osb]	1	1	0	0	>>*	1	<	1	0	1	0	1	lri/lgr	I	0	L
	C	L?	W	<1	W	W	0	0	0	-	-	-	-	-	-	1	0	0	0	0	0	I	Pc	L
	F	W	W	<1	W	W	0	0	0	-	-	-	-	-	-	1	0	0	0	0	0	I	Pc	0

Figura VII.11. Distribución de las características dentales en terópodos no avianos. Abreviaturas: den, tipo de dentición; bco, constricción basal de la corona; W, presente en toda la dentición; CBR, índice de la base de la corona; CH, altura de la corona; udca, carena distal no aserrada; umca, carena mesial no aserrada; cos, superficies cóncavas adyacentes a la corona; 0, ausente; Mcs, contorno en sección transversal en la base de la corona en dientes mesiales; O, subcircular/lanceolado en sección transversal; 8, forma de ocho en sección transversal; mde, dentículos mesiales que llegan hasta la base de la corona; tmca, carena mesial desplazada; ddca, carena distal distal desplazada; des, tamaño de los dentículos; ~, dentículos de tamaño medio; hd, dentículos en forma de gancho; md≠dd, diferencia entre los dentículos mesiales y distales; codm, margen mesial convexo; flu, dientes con estrias; tun, ondulaciones transversales; mun, ondulaciones marginales; ids, surcos interdenticulares; lri-lgr, crestas longitudinales-surcos longitudinales; la-lri, crestas longitudinales presentes en algunos dientes laterales; ent, textura del esmalte de la corona, BI, textura trenzada-lisa o irregular sin orientación; PcRcLc, dentición procumbente, laterocumbente o retrocumbente; edj, mandíbula desdentada; L, porción posterior del dentario y maxilar sin dientes; ZF, zifodonte-folidonte. Imagen tomada de Hendrickx *et al.* (2019).

Siguiendo el criterio de Hendrickx *et al.* (2019), a partir de las características observadas en la dentición de los alvarezsaurios, es posible indagar de manera más exhaustiva sobre su funcionalidad. Tanto en las formas basales como derivadas, se observa que el índice de compresión labiolingual a nivel de la corona (CBR) de los dientes es mayor a 0,75, lo que podría haberles otorgado una alta resistencia a tensiones provenientes de diferentes direcciones (Hendrickx *et al.*, 2019). Por otro lado, la presencia de coronas sin dentículos o solo carenas mesiales aserradas, tal vez solo sea un efecto de la simplificación de las coronas, ya que estas son menores a un centímetro (Hendrickx *et al.*, 2019), o bien relacionado con un nicho ecológico estrictamente mirmecófago (Qin *et al.*, 2021). No obstante, en las formas basales se observan dientes de tipo zifodonte, lo que podría sugerir un hábito carnívoro “atrapando y desgarrando” carne; mientras que las formas derivadas poseen dientes de tipo folidontes, que podrían indicar una capacidad para perforar, despedazar y triturar forrajes fibrosos de plantas y/o pequeñas presas (Novas, 1997; Choiniere *et al.*, 2014; Hendrick *et al.*, 2019; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019, 2021). De hecho, las formas basales, incluso las formas patagónicas, podrían haberse alimentado de pequeños vertebrados y/o de insectos coloniales (Figura VII.12) dada la morfología descripta, mientras que las formas derivadas podrían haber dejado de lado un hábito

carnívoro, alimentándose de insectos eusociales tales como termitas, o incluso haber tenido una dieta omnívora (Hendrickx *et al.*, 2019; Qin *et al.*, 2019, 2021).



Figura VII.12. Reconstrucción en vida de un individuo de *Achillesaurus manazzonei*. Ilustración por Abel German Montes.

Numerosos autores, sobre la base de evidencia morfológica y análisis funcionales, sostienen que los alvarezsaurios ocuparon una variedad importante de nicho ecológicos, sugiriendo que estos se habrían alimentado de insectos coloniales (e.g., termitas y hormigas), pequeños vertebrados (Perle *et al.*, 1993, 1994; Zhou, 1995; Chiappe *et al.*, 2002; Senter, 2005; Longrich y Currie, 2009; Xu *et al.*, 2018; Hendrickx *et al.*, 2019; Qin *et al.*, 2019, 2021), o huevos (Lü *et al.*, 2018). Agnolin y colaboradores entienden que las evidencias que apoyan tales hipótesis son débiles (Agnolin *et al.*, 2012). Todas estas ideas se basan en caracteres morfológicos tales como un diastema anterior hacia el frente de los maxilares, maxilares largos y estrechos, articulación de los maxilares reducidos, mandíbulas débiles, dientes foliados, aserrados y diminutos (<1 cm) que se restringen a la

porción anterior de la mandíbula, así como en la anatomía especializada de las extremidades anteriores (Senter, 2005; Xu *et al.*, 2010; Zanno y Makovicky, 2013; Hendrickx *et al.*, 2019).

La masa corporal y la dieta son factores imprescindibles en la ecología de los individuos, demostrando ser poderosos indicadores paleoecológicos, dado que los rangos de tamaño corporal son diferentes entre las especialidades dietéticas, siendo los insectívoros capaces de alcanzar un umbral de tamaño corporal más pequeño que cualquier otro faunívoro (Vézina, 1985; Pineda-Munoz *et al.*, 2016). Por ejemplo, los mamíferos terrestres con masas corporales menores a 1 kg son principalmente insectívoros (75%), y en menor medida granívoros (25%) o comederos mixtos (25%), mientras que los animales más grandes (*i.e.*, > 30 kg) suelen ser carnívoros (11%), herbívoros (66,67%) o frugívoros (22,2%). Respecto a los mamíferos terrestres con masas corporales medias (*i.e.*, entre 1 a 30 kg *sensu* Pineda-Munoz *et al.*, 2016) se componen de especies frugívoras (51,52%), herbívoras (15,15%), insectívoras (12%), carnívoras (12,1%) y generalistas (6%). Esto se correlaciona con las necesidades energéticas individuales, las cuales aumentan aproximadamente a 3/4 de potencia de la masa corporal, lo que implica que los animales pequeños consuman proporcionalmente más energía que los más grandes (Vézina, 1985; Pineda-Munoz *et al.*, 2016). Además, se ha observado que hay una disminución en la diversidad dietética máxima con el aumento de la masa corporal (Pineda-Munoz *et al.*, 2016).

Según estudios recientes, los insectos eusociales habrían emergido durante el Cretácico Temprano, siendo probablemente los isópteros (*i.e.*, termitas) los primeros con capacidades eusociales entre los insectos (*n.b.*, la eusocialidad ha surgido de manera independiente entre los diferentes insectos; ver Engel *et al.*, 2016). Si bien el registro fósil indica que las termitas tuvieron una radiación temprana en el Cretácico Temprano, la evidencia filogenética predice que el biocrón de dicho grupo se extiende hasta el Jurásico medio o tardío (Engel *et al.*, 2009, 2016); mientras que el ancestro común de las hormigas varía entre 135-115 millones de años (Brady *et al.*, 2006; Inward *et al.*, 2007; Bourguignon *et al.*, 2014). En este sentido, el tiempo de aparición de los insectos eusociales se correlaciona con certeza al menos con los Parvicursorinae según lo testado en este trabajo

de Tesis. De hecho, la coexistencia entre alvarezsáuridos y trazas fósiles de insectos eusociales se encuentra documentada hasta la fecha solo en América del Norte como apoyo a un nicho mirmecófago de los alvarezsáuridos derivados (Longrich y Currie, 2009).

7.3.6. Testeando posibles sinapomorfías en la dentición de Alvarezsauria

Los estados de los caracteres dentales sinapomórficos de Alvarezsauria se establecieron a partir de un análisis filogenético propio a partir del conjunto de datos de Hendrickx y Mateus (2014), revisado y actualizado por Young *et al.* (2019) y Hendrickx *et al.* (2019, 2020ab). A este análisis, se agregó un taxon adicional, *i.e.*, el megaraptórico *Murusraptor barrosaensis* (Coria y Currie, 2016) al conjunto de datos de Hendrickx *et al.* (2020ab) mediante observaciones de primera mano (ver Meso, 2017). La matriz incluye 146 caracteres puntuados en 108 unidades taxonómicas operativas a nivel de género (ver **Anexo**).

Para evaluar y visualizar las sinapomorfías dentales del clado, y posibles autapomorfías dentales de los miembros de Alvarezsauria, se realizaron tres análisis cladísticos bajo la metodología de Young *et al.* (2019) y Hendrickx *et al.* (2020ab), utilizando el software TNT (Goloboff *et al.*, 2008). Dos de estos análisis (*i.e.*, 1 y 2) se realizaron en la matriz de datos de los caracteres basados en la dentición (*n.b.*, con 146 caracteres discretos). A su vez, el análisis 1 se realizó utilizando restricciones positivas para recuperar una topología de “backbone” (para más detalle ver Young *et al.*, 2019) en base a los resultados de los análisis filogenéticos de Müller *et al.* (2018) para saurisquios no neoterópodos, Ezcurra (2017) para neoterópodos no averostranos, Rauhut y Carrano (2016) y Wang *et al.* (2017) para Ceratosauria, Carrano *et al.* (2012) y Rauhut *et al.* (2012, 2016) para tetanuros no celurosaurios, Brusatte y Carr (2016) para Tyrannosauroida, Aranciaga Rolando *et al.* (2019) para Megaraptora y Cau *et al.* (2017) para neocoelurosaurios. En cuanto al análisis 2 se llevó a cabo sin restricciones. Respecto al tercer análisis, este se basó en una matriz de datos reducida, y restringida a caracteres basados en dientes (*i.e.*, caracteres 38-122 y 141-146, número total: 91 caracteres) y sin restricciones. Además, de este conjunto de datos se eliminaron todos los taxones desdentados, tales como el espécimen adulto de *Limusaurus*, *Chirostenotes*, *Citipati*, *Garudimimus* y *Struthiomimus*. Como se describió en estudios previos (e.g., Young *et al.*, 2019; Hendrickx *et al.*, 2019,

2020ab; Meso *et al.*, 2021bc), la estrategia de búsqueda de cada análisis consistió en una combinación de los algoritmos de búsqueda de árboles, árboles de Wagner, intercambio de ramas TBR, búsquedas sectoriales, Ratchet (la fase de perturbación se detuvo después de 20 sustituciones) y Tree Fusing (5 rondas), hasta que se alcanzaron 100 hits de la misma longitud mínima de árbol (*i.e.*, el comando TNT utilizado es “xmult = hits 100 rss fuse 5 ratchet 20”). Posteriormente, los árboles se sometieron a una ronda final de intercambio de ramas TBR (*i.e.*, el comando TNT utilizado es "bb").

El análisis cladístico realizado en la matriz de datos basada en dentición utilizando una topología totalmente restringida, recuperó dos árboles más parsimoniosos (CI = 0,198; RI = 0,457; L = 1311; árbol de consenso estricto: CI = 0,198; RI = 0,455; L = 1315). El árbol resultante (*i.e.*, el árbol de consenso estricto) revela que ninguna sinapomorfía dental diagnóstica Alvarezsauria y a los alvarezsaurios no Parvicursorinae (*i.e.*, *Haplocheirus* + Parvicursorinae). No obstante, los Parvicursorinae (*i.e.*, *Shuvuuia* + *Mononykus*) se encuentran soportados por dos sinapomorfías: i) dientes laterales con constricción débil entre la corona y la raíz; y ii) margen mesial de la corona en vista lateral ligeramente convexo a casi recto en dientes laterales. Respecto a los caracteres dentales autapomórficos, el análisis reveló que siete caracteres diagnostican a *Aorun* y dos a *Haplocheirus*; mientras que de los otros dos alvarezsaurios derivados ningún carácter dental diagnóstico fue recuperado. Las autapomorfías recuperadas para *Aorun* son: i) tamaño de los dientes más proximales del premaxilar subigual que los primeros seis dientes más proximales del maxilar; ii) tamaño de los dientes más distales del premaxilar subigual que el de los primeros seis dientes más proximales del maxilar; iii) dientes mesiales con una corona fuertemente recurvada; iv) dientes laterales con un índice de compresión labiolingual que oscila entre 0,5 a 0,75; v) contorno en sección transversal a nivel de la base de la corona lenticular a lanceolada en dientes laterales; vi) dientes laterales con carena distales sin denticulos; y vii) esmalte de la corona con textura trenzada y orientada. Respecto a las autapomorfías recuperadas para *Haplocheirus*, estas son: i) dientes del sector medio del maxilar significativamente más pequeños que los dientes más proximales del maxilar; y ii) primer diente del dentario sustancialmente más pequeño en comparación con el segundo y tercer diente del dentario.

El análisis cladístico realizado a partir de la matriz de datos basada en la dentición sin restricción, encontró más de 10000 árboles más parsimoniosos (CI = 0,244; RI = 0,584; L = 1066). El árbol de consenso estricto (CI = 0.177; RI = 0.374; L = 1473) está pobremente resuelto e incluye una gran politomía con más de 30 taxones (incluido *Haplocheirus*). En cuanto a *Aorun*, este se anida dentro de un pequeño clado que incluye a *Juravenator* y *Compsognathus*. La única sinapomorfía que sostiene a estos taxones es: i) dientes laterales con carena distal sin denticulos. A su vez, los Parvicursorinae caen en politomía junto con *Nqwebasaurus*, cuyos caracteres sinapomórficos son: i) dientes del maxilar cuya extensión se restringen anterior a la fenestra antorbital; y, ii) margen mesial de los dientes laterales en vista lateral ligeramente convexos a casi rectos.

Con respecto al análisis cladístico realizado de la matriz de datos basada en la corona del diente, y sin restricciones, se encontró un árbol de consenso estricto relativamente bien resuelto de los 10000 árboles más parsimoniosos (a saber, CI = 0,246; RI = 0,625; L = 651; árbol de consenso estricto: CI = 0,163; RI = 0,373; L = 980). Aunque el árbol de consenso estricto arrojó una politomía considerable (*i.e.*, con 26 taxones), *Haplocheirus* y *Aorun* se recuperaron dentro de un clado que incluye varios paravianos, compsognátidos, nosasáuridos y ornitomímidos; mientras que los Parvicursorinae se agrupan con *Shenzhosaurus*, *Nqwebasaurus*, *Chilesaurus* e *Incisivosaurus*.

7.4. Miembros anteriores

El ancestro común de Theropoda era bípedo, y así permanecieron los miembros de este grupo de saurisquios a lo largo de 230 millones de años (Gauthier, 1986; Sereno, 1997), aunque con algunas posibles excepciones (Ibrahim *et al.*, 2020). Este cambio en la postura liberó sus extremidades anteriores dando origen a una amplia diversidad morfológica en este sector anatómico (Middleton y Gatesy, 2000). A partir de una morfología depredadora primitiva, se observa que, y de manera independiente, diferentes grupos de terópodos sufrieron una reducción dramática, así como un importante aumento en la longitud del miembro anterior en relación con el tamaño del cuerpo. Actualmente se conoce que la reducción de la extremidad anterior se encuentra en tiranosáuridos (Osborn, 1906, 1916; Bakker, 1986; Middleton y Gatesy, 2000; Carpenter, 2002; Brochu, 2003),

ceratosaurios (Lavocat, 1955; Bonaparte y Novas, 1985; Middleton y Gatesy, 2000; Coria *et al.*, 2002; Tykoski y Rowe, 2004; Burch, 2017), carcharodontosáuridos (Holtz *et al.*, 2004) y alvarezsaurios (Perle *et al.*, 1993, 1994; Novas, 1996, 1997; Middleton y Gatesy, 2000; Chiappe *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2013). El alargamiento de la extremidad anterior se da principalmente en el clado Paraves, cuyas extremidades anteriores son más largas que los miembros posteriores, y cuyas manos se hallan modificadas para el “vuelo por carrera” (Padian y Chiappe, 1998; Middleton y Gatesy, 2000). Esta amplia diversidad en el miembro anterior probablemente se utilizó durante el vuelo, la captura de presas o manipulación de alimentos, cópula, equilibrio, excavación, entre otras (Carpenter 1990; Carpenter y Smith, 1995; Middleton y Gatesy, 2000; Carpenter y Smith, 2001; Carpenter, 2002).

A pesar de las numerosas publicaciones sobre la extremidad anterior en dinosaurios terópodos, estas en su mayoría abordan temas como su longitud relativa y proporciones, el rango de movimiento y su posible funcionalidad (e.g., Middleton y Gatesy, 2000). Sin embargo, tal como mencionan Boch (1974) y Carpenter (2002), el miembro anterior debe ser estudiado como un sistema esqueleto-muscular para comprender mucho mejor su función biomecánica. De hecho, la mayoría de los estudios biomecánicos en terópodos se ha basado en la extremidad posterior y su papel en la locomoción (ver más adelante).

Middleton y Gatesy (2000) destacaron que una de las características fundamentales del diseño de cualquier extremidad son las proporciones relativas de sus componentes esqueléticos, y que tales proporciones tienen un significado funcional para el uso de las extremidades ya que reflejan un diseño básico funcional. Choiniere (2010) observó que, en aquellos taxones que tienden a una reducción de sus miembros anteriores, el húmero es relativamente mayor que los elementos restantes (*i.e.*, longitud total del miembro anterior), mientras que en aquellos con miembros anteriores alargados se observa un aumento relativo de la longitud del radio/ulna con respecto a los elementos restantes del miembro anterior. De hecho, también se observa una importante variación morfológica en la estructura de la mano, las proporciones de las falanges y la forma de las ungueales (incluida su curvatura y robustez). Dichas variaciones pueden estar estrechamente relacionadas con la diversidad funcional (Lautenschlager, 2014; Chinzorig *et al.*, 2018).

Los alvarezsáuridos del Cretácico Superior poseen extremidades anteriores altamente especializadas que consisten en un húmero corto y robusto con grandes inserciones musculares (Perle *et al.*, 1993, 1994; Novas, 1996, 1997; Chiappe *et al.*, 1998; Sereno, 2001), un gran y desarrollado proceso de olécranon (Perle *et al.*, 1993, 1994; Novas, 1996, 1997; Longrich y Currie, 2009), un dígito hipertrofiado con una ungüea robusta (Novas, 1996), y dedos laterales reducidos (Suzuki *et al.*, 2002). Recientemente, con el descubrimiento de nuevas especies provenientes del Cretácico Temprano, se conoce que algunos de estos caracteres presentes en las formas derivadas también se encuentran en las formas de ramificación intermedia (Xu *et al.*, 2018). Estos caracteres incluyen una mayor longitud del olécranon y robustez de los dedos, lo que aumenta, respectivamente, la extensión en el momento de brazo de palanca en la articulación del codo y la resistencia mecánica de la mano (Meso *et al.*, 2018). Asimismo, las extremidades anteriores no se encuentran tan reducidas como en las formas de ramificación tardía, lo que sugiere que la reducción del miembro anterior fue gradual (Meso *et al.*, 2018; Xu *et al.*, 2018). En los alvarezsaurios basales, como por ejemplo *Haplocheirus*, la longitud de la extremidad anterior es un 37% la longitud de la extremidad posterior, mientras que las formas intermedias (e.g., *Bannykus*) poseen una extremidad anterior aún más reducida, con una relación de aproximadamente 24%. En cuanto a los alvarezsáuridos derivados del Cretácico Superior de América del Sur (e.g., *Patagonykus*), la reducción alcanza aproximadamente un 20% con respecto al miembro posterior, mientras que en los taxones del Cretácico Superior de Mongolia (e.g., *Mononykus*, y *Shuvuuia*) este porcentaje es aún menor, rondando los 18% (Figura VII.13).

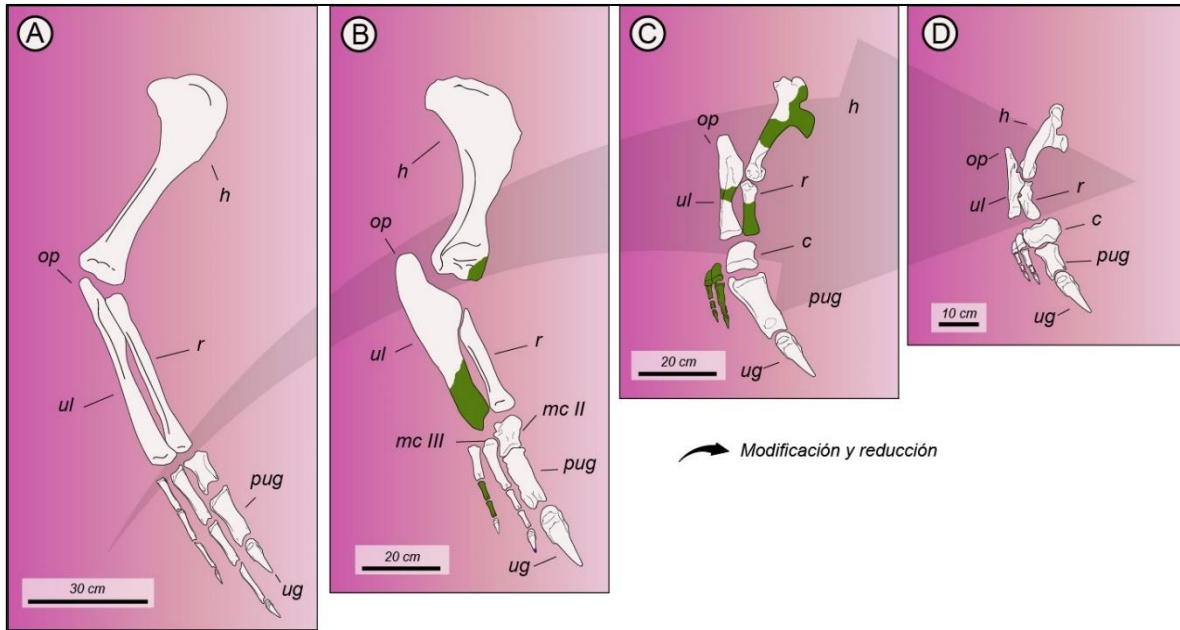


Figura VII.13. Modificación y reducción de los miembros anteriores de diferentes especímenes de alvarezsaurios. *Haplocheirus sollers* (A), *Bannykus wulatensis* (B), *Patagonykus puertai* (C), y *Mononykus olecranus* (D). El sentido de la flecha indica el sentido de la modificación y reducción en Alvarezsauria. Los sectores en verde indican reconstrucciones. Abreviaturas: h, húmero; op, proceso de olecranon; ul, ulna; r, radio; pug, falange preungueal; ug, falange ungueal; mcII, metacarpal II; mcIII, metacarpal III; c, carpometacarpo.

7.4.1. Observaciones generales en el miembro anterior de Alvarezsauria

La hoja escapular es proximodistalmente larga en Alvarezsauria, tal como ocurre en *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Xiyunykus*, *Shuvuuia*, *Mononykus* y *Nemegtonykus*, y también posiblemente en las formas patagónicas. En todos los taxones que conservan la porción proximal de la hoja escapular, el acromion se expande anteriormente, aunque hay diferencias en el ángulo de proyección de su margen anterior. En este sentido, la superficie lateral del acromion está asociada con una concavidad (fosa subacromial), que es donde se origina el músculo *supracoracoideus accessorius*. Esta fosa subacromial es más prominente en términos de extensión y profundidad en las formas basales (*i.e.*, *Haplocheirus*, *Bannykus* y *Xiyunykus*), y menos desarrollada en los alvarezsáuridos restantes (Figura VII.14). El músculo mencionado juega un papel importante en la flexión y extensión del humero. De manera totalmente opuesta, el músculo *deltoideus clavicularis*, que se origina en el borde

anterodorsal del proceso del acromion y que cumple la misma función que el músculo *supracoracoideus accessorius*, está más desarrollado en los Parvicursorinae (e.g., *Mononykus*) que en los alvarezsaurios restantes (Figura VII.14). Posiblemente esta condición haya surgido como una característica compensatoria que ayudó al movimiento del húmero. Según Burch (2014), hay una pequeña área cóncava anterodorsal al labio anterior de la fosa glenoidea donde se inserta el músculo *triceps brachii caput scapulare*. Esta fosa es mucho más prominente en los Patagonykinae y Parvicursorinae, y mucho menos desarrollado en formas basales tales como *Haplocheirus* (Figura VII.14). Además, sobre el borde ventral del extremo proximal de la hoja escapular, se lograron identificar en este trabajo las inserciones del músculo *scapulohumeralis posterior* en los alvarezsaurios *Haplocheirus*, *Bonapartenykus* y *Mononykus*. En estos dos últimos taxones, el anclaje y la extensión es mucho mayor que en el alvarezsaurio basal (Figura VII.14). Según Burch (2014), este músculo jugaría un papel primordial como retractor del húmero. Distalmente, la hoja escapular de *Haplocheirus* se expande en sentido anteroposterior de manera gradual, mientras que en los Parvicursorinae tales como *Shuvuuia* y *Mononykus* la expansión distal es abrupta. Si bien la condición es desconocida en las formas patagónicas, es probable que estas hayan tenido una morfología similar a las formas basales, ya que, como ocurre en *Haplocheirus*, proximalmente la hoja tiende a comprimirse ligeramente en sentido anteroposterior para luego curvarse posteriormente. Más allá de cuál haya sido la condición presente en los Alvarezsauridae no Parvicursorinae, es posible determinar que el músculo *deltoideus scapularis* está más desarrollado en *Haplocheirus* que en *Shuvuuia* o *Mononykus*, y que la función principal de este músculo podría estar relacionada con la abducción y retracción del húmero (Burch, 2014). Esta misma condición se observa para las inserciones de los músculos *serratus superficialis*, *levator scapulae* y *trapezius* (Figura VII.14). En cuanto al músculo *subscapularis*, solo fue posible reconstruirlo en los Patagonykinae (*i.e.*, MPCA 1290 y MPCN-PV 738) y en el alvarezsáurido derivado *Shuvuuia*. Este músculo se origina en la superficie medial de la hoja escapular, y se desarrolla proximodistalmente con un anclaje profundo en dicho elemento.

El coracoides es un elemento que se ha preservado en muchos ejemplares de alvarezsaurios, por lo que es posible realizar ciertas observaciones a lo largo del clado Alvarezsauria. Este elemento es ovoide, siendo mucho más largo anteroposteriormente que

alto dorsoventralmente, y con un proceso posteroventralmente largo que culmina en forma de cuña. Esta característica se observa en las formas basales, intermedias, y derivadas, y también está presente en los ornitomimosaurios (ver Makovicky *et al.*, 2004). Una característica presente solo en formas basales como *Haplocheirus*, *Bannykus* y *Xiyunykus*, es la presencia de un pequeño tubérculo coracoidal bien desarrollado. Según Burch (2014, 2017), en este tubérculo se ancla el músculo *biceps brachii*, y su acción principal sería la de permitir una potente flexión del antebrazo. De esta manera, los Alvarezsauridae habrían tenido un movimiento del antebrazo reducido en comparación con las formas basales de China. Es importante destacar que el proceso posteroventral del coracoides en los alvarezsaurios se extiende más allá del margen posterior de la cavidad glenoidea. Este proceso es triangular en sección transversal, con la base del triángulo a lo largo de la superficie medial del coracoides y el ápice formando una cresta recta que se proyecta lateralmente y que se continúa de manera anterior a lo largo de la superficie lateral del coracoides. Esta cresta divide de manera desigual la superficie lateral del proceso posteroventral en una gran superficie orientada ventrolateralmente y una superficie más pequeña orientada dorsolateralmente. Esta última superficie forma el borde ventral de la fosa subglenoidea, donde se ancla el músculo *coracobrachialis* (Figura VII.14). No obstante, la proyección del proceso posteroventral es más prominente en Alvarezsauridae, lo que permite un mayor desarrollo de la fosa subglenoidea, y, por lo tanto, una extensión mucho mayor de este músculo, cuya acción principal sería la extensión del humero (Burch, 2014). Anteroventral a la cavidad glenoidea (y anterior al tubérculo coracoideo en las formas basales), el foramen coracoideo suele estar dentro de una fosa poco profunda. Dicha fosa podría estar relacionada con la inserción del músculo *supracoracoideus* (aunque dicho origen de anclaje es bastante discutido en la bibliografía; ver Burch, 2014), cuya funcionalidad sería la extensión y flexión del húmero (Burch, 2014, 2017). En alvarezsaurios como *Haplocheirus*, *Bonapartenykus* y *Mononykus*, la cavidad glenoidea se encuentra orientada en sentido posterolateral. No obstante, esta fosa se expande más lateromedialmente y anteroposteriormente en los Patagonykinae (e.g., *Bonapartenykus*) que en los Parvicursorinae (e.g., *Mononykus*), lo que sugiere que el húmero de los Patagonykinae tuvo un movimiento ventral mayor a 25°, y un movimiento anteroposterior mayor a 23°, según lo calculado para *Mononykus* (Senter, 2005). De todas formas, como

menciona Senter (op. cit.), cabe la posibilidad de que el cartílago articular haya restringido aún más dicho movimiento.

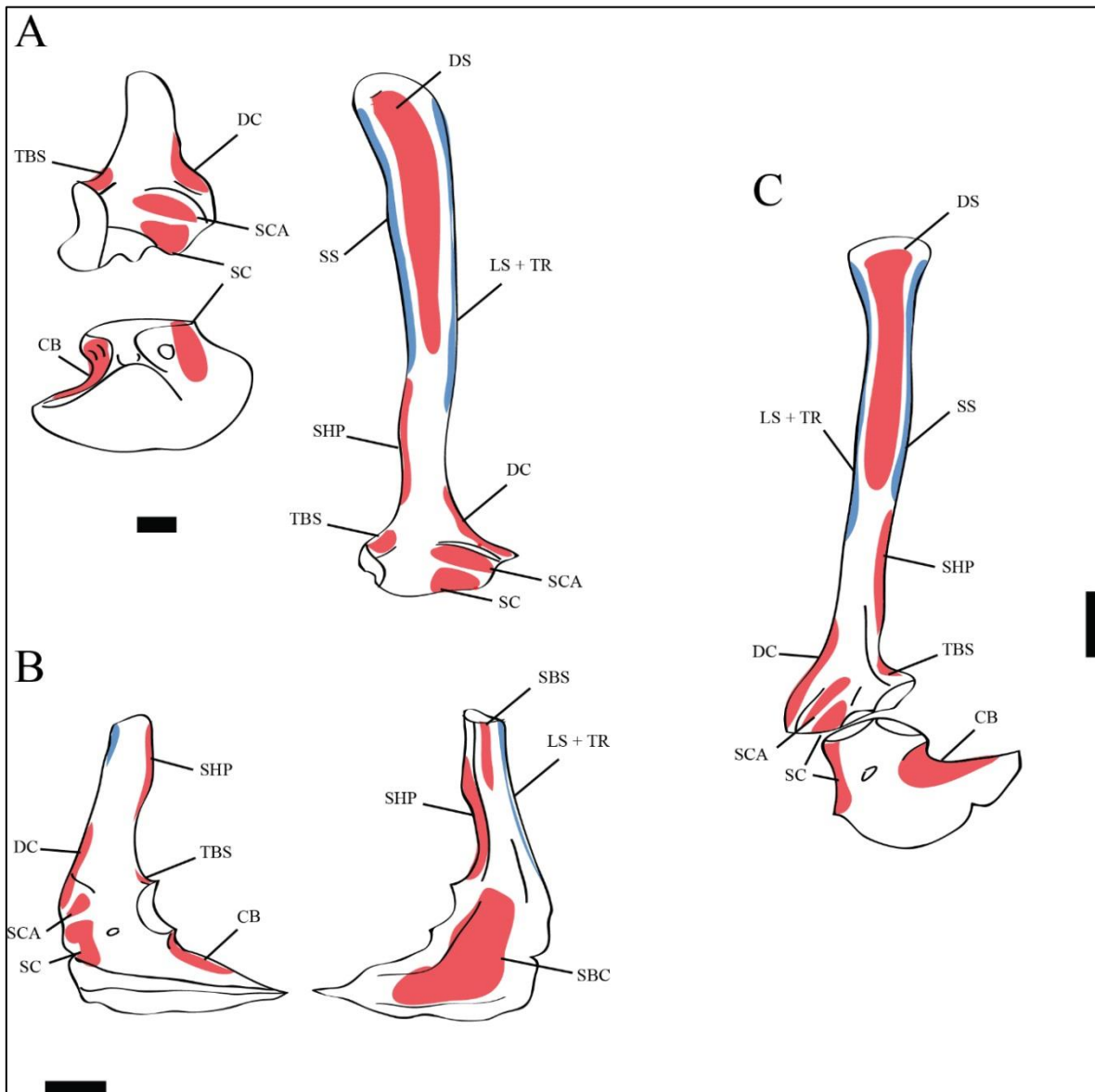


Figura VII.14. Reconstrucción miológica del escapulocoracoide de *Haplocheirus sollers* (A), *Bonapartenykus ultimus* (B), y *Mononykus olecranus* (C). Los orígenes musculares propuestos se indican en rojo, mientras que las inserciones propuestas se indican en azul. Abreviaturas: BB, *biceps brachii*; CB, *coracobrachialis*; DC, *deltoideus clavicularis*; DS, *deltoideus scapularis*; LS, *levator scapulae*; RH, *rhomboideus*; SBC, *subcoracoideus*; SBS, *subscapularis*; SC, *supracoracoideus*; SCA, *supracoracoideus accessorius*; SHA, *scapulohumeralis anterior*; SHP,

scapulohumeralis posterior; SP, *serratus profundus*; SS, *serratus superficialis*; TBS, *triceps brachii scapularis*; TR, *trapezius*. Escala equivalente a 1 cm.

Tal como mencionan Agnolin *et al.* (2012), la cintura pectoral del clado Patagonykinae exhibe una morfología bastante particular. En efecto, los coracoides de estos taxones tienen la mitad ventral desviada medialmente, y una parte posterior medial extremadamente delgada que se envuelve ligeramente en sentido dorsal. Además, la superficie lateral de estos elementos está profundamente vermiculada, decorada con ranuras y rugosidades anastomosadas y dicotómicas. Según Agnolin *et al.* (2012), este patrón podría estar relacionado con una piel altamente cornificada. Además, estos autores proponen que es probable que, al menos los coracoides de Patagonykinae hayan articulado con el esternón a lo largo de su margen longitudinal, formando una superficie subhorizontal continua con la placa esternal, lo que conformaría a su vez un pecho plano y ancho. Respecto a la cavidad glenoidea, Senter (2005) piensa que ésta se correlacionaría con la función del miembro anterior y el rango de movilidad. El problema es que no hay acuerdo sobre cuál sería esa función y ese rango de movimientos. En efecto, algunos autores argumentan que, al estar las extremidades anteriores de los alvarezsaurios muy reducidas, los movimientos de las extremidades anteriores estaban severamente restringidos; otros, en cambio, sostienen que las extremidades anteriores de los alvarezsaurios eran capaces de una gran variedad de movimientos. De cualquier forma, los intentos por explicar este diseño funcional se basan principalmente en evidencias de análogos funcionales (Senter, 2005; Longrich y Currie, 2009) o en muchos casos en inferencias especulativas (Perle *et al.*, 1993, 1994; Zhou, 1995; Chiappe *et al.*, 2002; Agnolin *et al.*, 2012; Lü *et al.*, 2018; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019).

En cuanto al húmero, este es largo y delgado en las formas basales, mientras que en los Alvarezsauridae es proporcionalmente más corto y robusto, sobre todo en los Parvicursorinae (e.g., *Mononykus*). La cabeza humeral se proyecta lateroventralmente desde el extremo proximal del húmero, formando un labio rugoso en la superficie caudal. En las formas basales, la cabeza humeral es grande y cilíndrica, aunque es más cilíndrica en los Patagonykinae (e.g., *Patagonykus*). Esta morfología es consistente con la presente en la cavidad glenoidea de *Bonapartenykus*, lo que sugiere un mayor movimiento que en los

Parvicursorinae. Además, el eje principal de la cabeza humeral en Patagonykinae se orienta en sentido laterocraneal-caudomedial, mientras que en Parvicursorinae se orienta en sentido laterocaudal-craniomedial. Esto sugiere que la diferencia en el plano de movimiento entre Patagonykinae y Parvicursorinae es de unos 38° aproximadamente. El gran desarrollo de una cresta deltopectoral en Parvicursorinae permite inferir que los músculos *supracoracoideus* y *deltoideus clavicularis* tuvieron un gran desarrollo (Figura VII.15). Según Burch (2014, 2017), ambos músculos habrían actuado como abductor y protactor del humero. Lamentablemente, en las formas restantes no se conserva una cresta deltopectoral completa, por lo que es imposible realizar comparaciones. *Patagonykus puertai* posee tuberosidades internas que tienen forma elíptica en sección transversal, formando un proceso inusualmente robusto, en contraste con la condición presente en *Mononykus olecranus*, cuyo proceso tiene forma de cono. En ambos taxones las cicatrices de los músculos y ligamentos están bien definidas alrededor de la tuberosidad interna, formando un reborde visible. Éste es el sitio de inserción de los músculos *subscapularis* y *subcoracoideus*, dos de los principales aductores de la extremidad anterior (Figura VII.15). La reconstrucción de ambos músculos permite inferir que, en los Parvicursorinae, el movimiento de aducción estuvo mucho más restringido en comparación con las formas patagónicas. Distal a la superficie proximal de la tuberosidad interna, se observa una depresión en el margen medial de la superficie craneal, que es interpretada como el sitio de inserción del *biceps brachii* (Figura VII.15), cuya acción principal habría sido la de flexionar el antebrazo (ver Burch, 2014, 2017). En la superficie craneal de la diáfisis, distal a la cabeza humeral, hay una fosa profunda que representa el sitio de inserción del músculo *coracobrachialis*, cuya acción principal sería la protracción (Burch, 2014, 2017). La reconstrucción de este músculo permite visualizar una extensión más reducida en las formas derivadas (e.g., *Mononykus*), pero con un anclaje más profundo en comparación con las formas basales y patagónicas (i.e., *Bannykus* y *Patagonykus*; Figura VII.15). Según Burch (2014), el músculo *Brachialis* tendría la función de flexionar el antebrazo. Este músculo pudo ser reconstruido en *Bannykus*, *Patagonykus* y *Mononykus*, pero a diferencia de este último taxón, los dos primeros carecen de su extremo proximal dado el estado fragmentario en que se encuentran (Figura VII.15). Otros músculos prominentes en los tres taxones son: *triceps brachii longus* y *triceps brachii medialis*, los cuales habrían actuado

como extensores principales del antebrazo, y al mismo tiempo, habrían contribuido con la extensión del húmero (Burch, 2014).

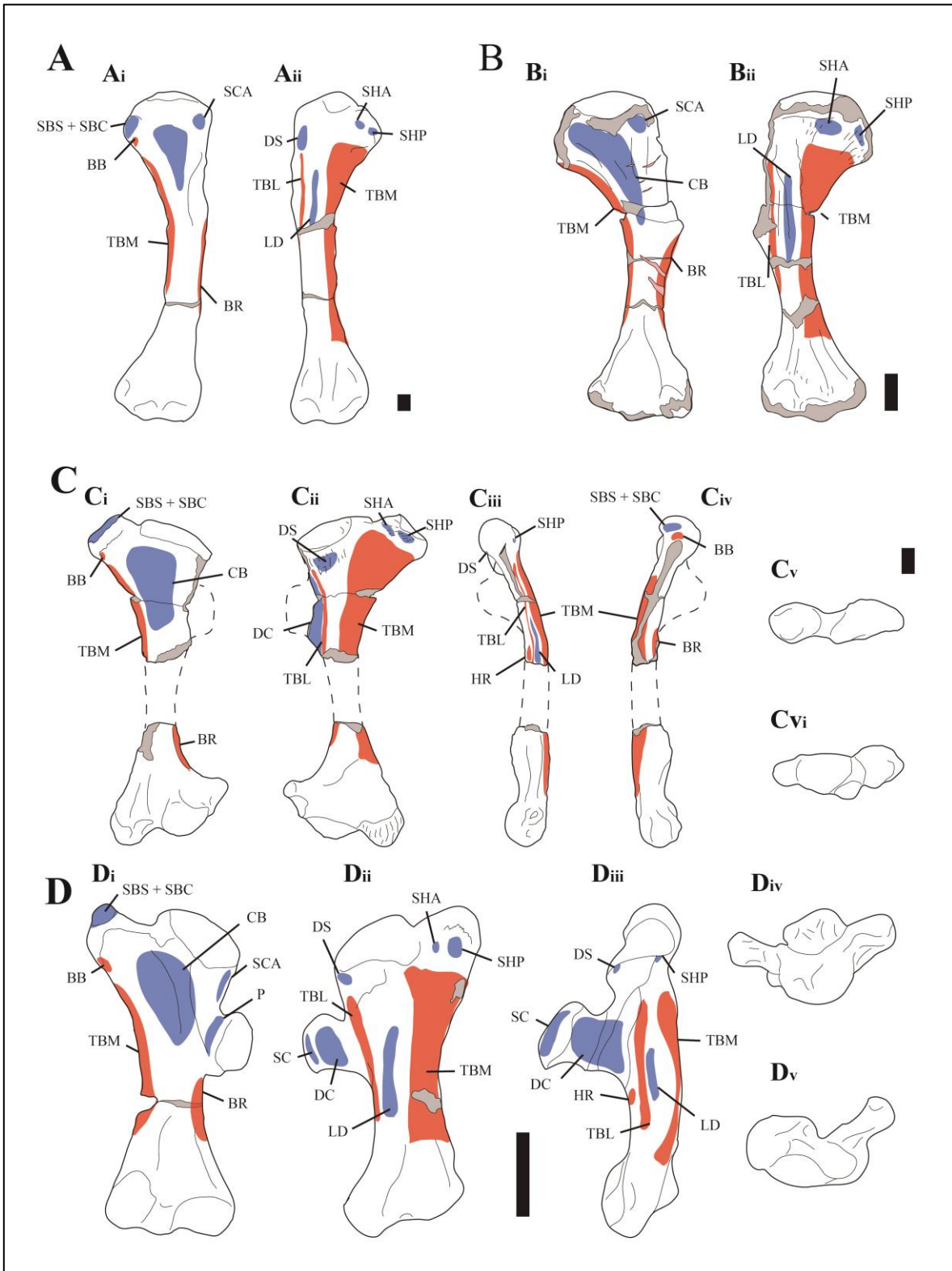
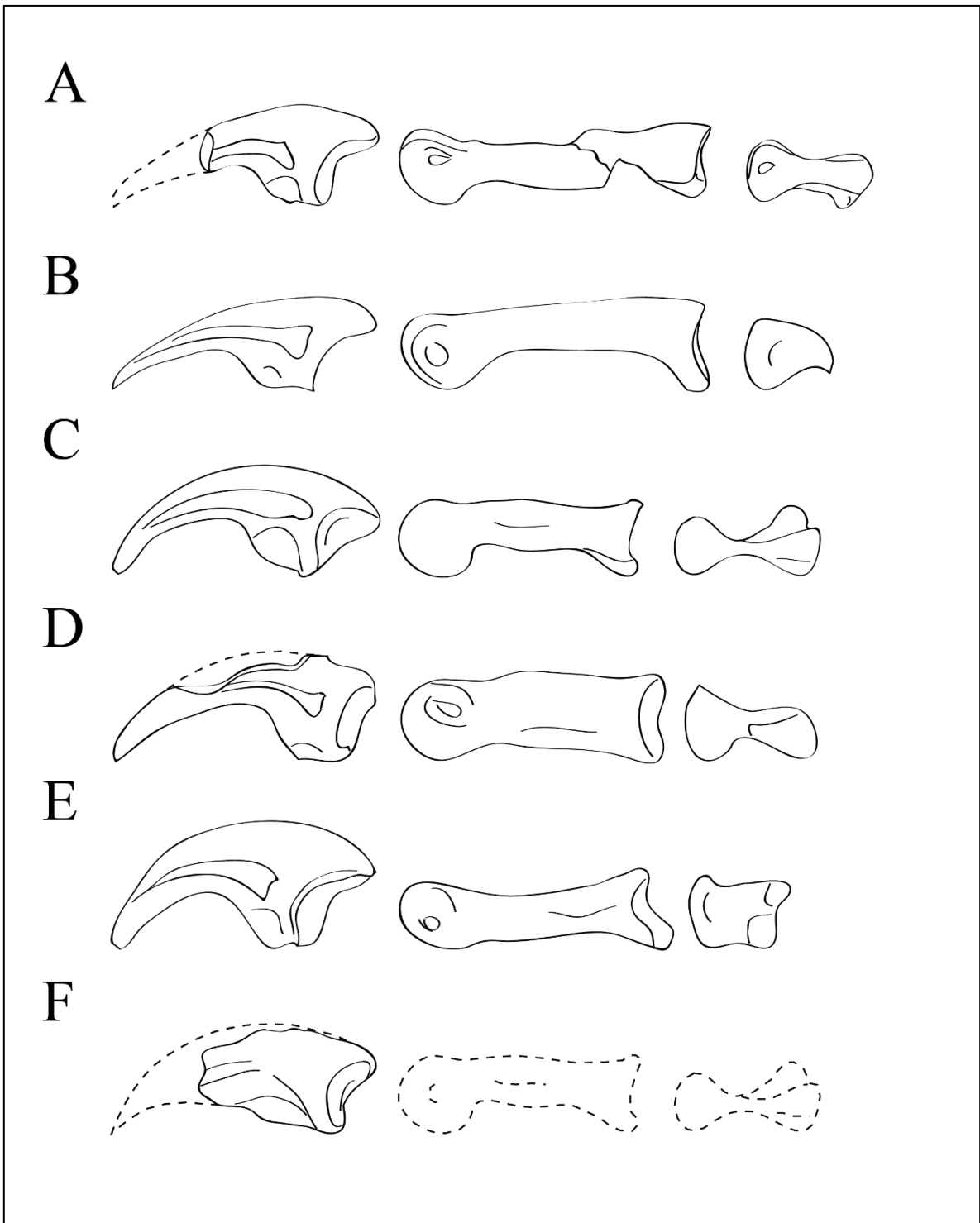


Figura VII.15. Reconstrucción miológica del humero de *Guanlong wacaii* (A), *Bannykus wulatensis* (B), *Patagonykus puertai* (C), y *Mononykus olecranus* (D). Vista craneal (A_i, B_i, C_i, D_i), vista caudal (A_{ii}, B_{ii}, C_{ii}, y D_{ii}), vista lateral (C_{iii} y D_{iii}), vista medial (C_{iv}), vista proximal (C_v y D_v), y vista distal (C_{vi} y D_{vi}). Los orígenes musculares propuestos se indican en rojo, mientras que las inserciones propuestas se indican en azul. Abreviaturas: BB, *biceps brachii*; BR, *brachialis*; CB, *coracobrachialis*; DC, *deltoideus clavicularis*; DS, *deltoideus scapularis*; HR, *humero-radialis*; LD, *latissimus dorsi*; SBC, *subcoracoideus*; SBS, *subscapularis*; SC, *supracoracoideus*; SCA, *supracoracoideus accessorius*; SHA, *scapulohumeralis anterior*; SHP, *scapulohumeralis posterior*; TBL, *triceps brachii longus*; TBM, *triceps brachii medialis*. Escala equivalente a 1 cm.

La ulna es un elemento que se conoce relativamente bien en los Alvarezsauria. En formas basales tales como *Haplocheirus* su longitud es aproximadamente un 84,3% con respecto a la longitud del húmero, mientras que en taxones más derivados (*i.e.*, *Mononykus*) esta relación representa aproximadamente el 115,4%. Lamentablemente, para las formas de América del Sur no se cuenta con un húmero/ulna completo para determinar este índice. No obstante, una reconstrucción tentativa de estos elementos indicaría que la longitud de la ulna respecto a la longitud del húmero representa un índice que rondaría los ~85%. Si bien los taxones tales como *Haplocheirus*, *Bannykus* y *Patagonykus*, no poseen una ulna completa, está claro que estos taxones contaban con un proceso de olecranon bastante agrandado, aunque no tanto como en los alvarezsáuridos de ramificación tardía (*e.g.*, *Albertonykus*, *Mononykus*).

Bannykus y *Xiyunykus* presentan los miembros anteriores con inserciones musculares más desarrolladas, aunque no tan marcadas como los alvarezsáuridos derivados. El carpometacarpo en *Haplocheirus* y *Bannykus* se encuentra sin fusionar, condición contraria a la que se observa en los alvarezsáuridos derivados, aunque en estos últimos el carpometacarpo II es mucho más pronunciado que el III y el IV. En *H. sollers*, el dígito manual III es mucho más largo que el dígito II y IV, mientras que en *Bannykus* es intermedio entre el II y el IV. En cuanto a las formas derivadas de Mongolia, el dígito II no solo es robusto, sino que es de mayor longitud con respecto al dígito III y IV. Esta condición es desconocida para los alvarezsáuridos del Cretácico Superior de Patagonia. Las formas patagónicas tienen la falange pre-ungueal del dedo II más larga que la ungueal (indicando un arco mucho mayor en la extensión y flexión de los dígitos), mientras que en

las formas derivadas de Mongolia es mucho más corta (Figura VII.16). De esta manera, estas diferentes tendencias en las modificaciones de los miembros anteriores dentro de Alvarezsauridae pueden sugerir diferentes adaptaciones entre las formas patagónicas y asiáticas.



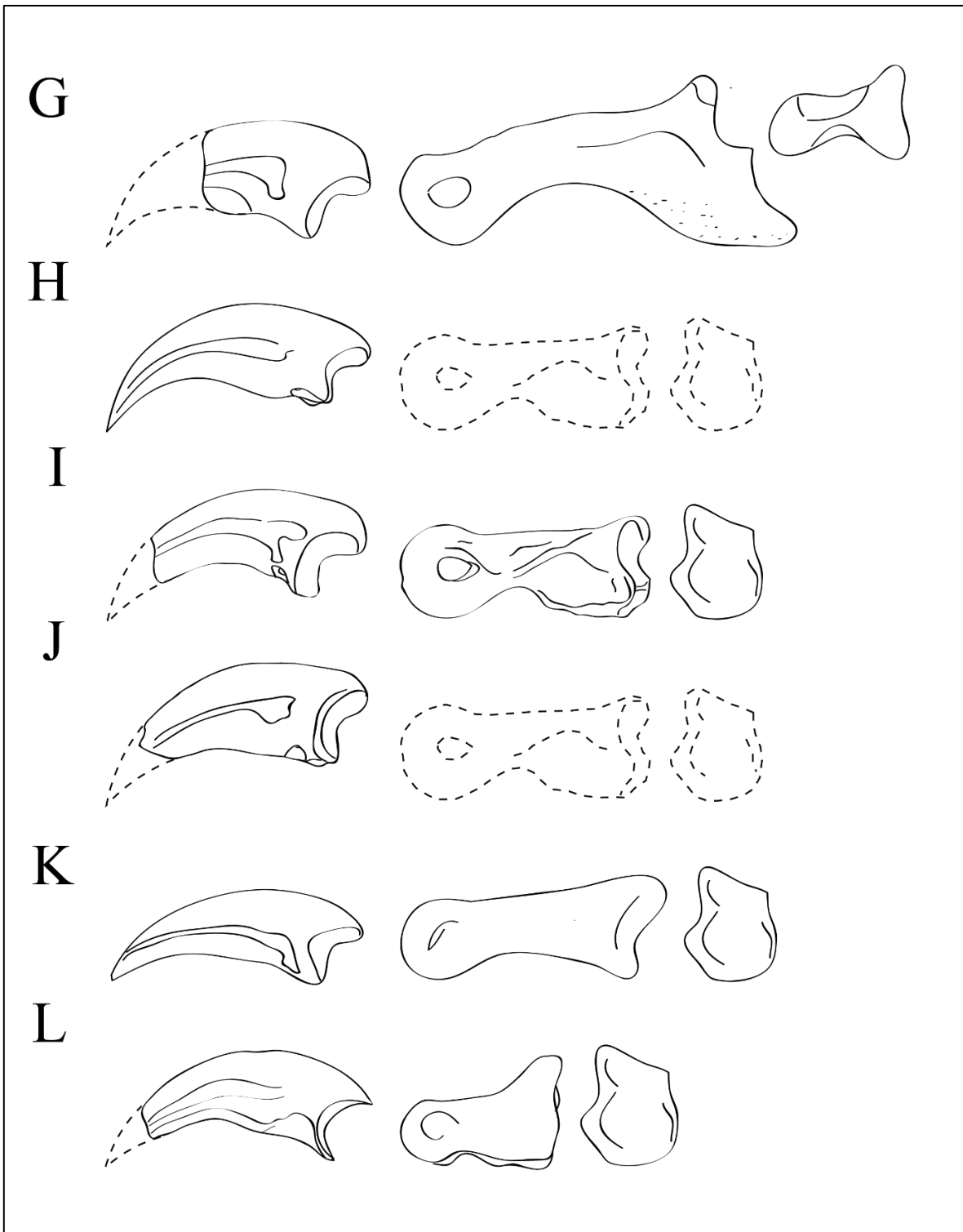


Figura VII.16. Autopodio anterior de los alvarezsaurios con especial énfasis en el dígito II. *Shishugounykus* (A), *Aorun* (B), *Haplocheirus* (C), *Bannykus* (D), *Tugulusaurus* (E), *Alvarezsaurus*

(F), *Patagonykus* (G), *Trierarchuncus* (H), Alvarezsauridae indet. de la Fm. Bissekty (I), *Albertonykus* (J), *Linhenykus* (K), *Mononykus* (L). Reconstrucciones tentativas en líneas punteadas.

7.4.2. Inferencias sobre posibles hábitos de vida en Alvarezsauria a través de comparaciones con roedores caviomorfos

Al indagar en la literatura, las proporciones del miembro anterior aportan numerosos parámetros que permiten evaluar las diferentes variaciones adaptativas funcionales del esqueleto apendicular. De esta manera, se pueden efectuar comparaciones con otros grupos cuyas funciones y comportamientos son bien conocidos. En este sentido, los roedores caviomorfos se presentan como adecuados para realizar algunas comparaciones con los alvarezsaurios: se trata de un grupo de roedores anatómicamente variable, diverso en cuanto a tipos morfológicos, que incluye formas cursoriales, excavadoras, fosoriales y nadadoras.

Ciertos estudios han planteado que, al menos los Parvicursorinae poseían una gran capacidad para excavar. Estas propuestas se basan en una cresta deltopectoral agrandada, proceso de olécranon bien desarrollado, elementos de la extremidad anterior cortos y masivos, con un dedo II robusto. Senter (2005) analizó en detalle la función de la extremidad anterior de *Mononykus* a partir de sus movimientos anatómicos, y concluyó que sus movimientos se restringían al plano parasagital, y que este taxon habría tenido un hábito excavador mediante “arañazos”.

En caviomorfos con hábitos excavadores como *Lagostomus maximus*, la relación ulna/húmero ronda los 1,25 a 1,37 (*i.e.*, la ulna es 20% a 27% más larga que el húmero), mientras que en formas con hábitos excavadores ocasionales como los géneros *Myocastor*, *Galea*, y *Microcavia* tal relación varía entre 1,04 a 1,51 (*i.e.*, la ulna es 3,8% a 24,7% más larga que el húmero). Respecto a aquellas formas con hábitos generalizados como *Cavia aperea*, esta relación varía entre 1,03 a 1,25 (*i.e.*, la ulna es 3,06% a 20,4% más larga que el húmero). En cuanto a las formas con hábitos cursoriales, la relación ulna/húmero varía entre 1,07 a 1,72 (*i.e.*, la ulna es 7,15% a 42,2% más larga que el húmero), mientras que en aquellas formas con hábitos cursoriales-nadadores dicha relación ronda los 1,02 a 1,04 (*i.e.*, la ulna es 2,26% a 3,9% más larga que el húmero). Con respecto a los caviomorfos con

hábitos saltadores, se observa que este índice varía entre 1,16 a 1,47 (*i.e.*, la ulna es 14,4% a 30% más larga que el húmero). En alvarezsaurios basales (e.g., *Haplocheirus*) se ha estimado que el húmero es 15,7% más largo que la ulna, mientras que en las formas derivadas (e.g., *Mononykus*), la ulna es 15,4% más larga que el húmero.

Elissamburu y De Santis (2011) examinaron diferentes miembros del género *Ctenomys* (caviomorfos considerados con hábitos excavadores por arañazos), empleando diferentes índices que son capaces de discriminar mejor los diferentes hábitos en caviomorfos. Estos autores argumentan que el índice de capacidad fosorial (IFA, longitud del proceso del olecranon dividida por la longitud funcional de la ulna multiplicado por cien) proporciona una medida de la ventaja mecánica de los músculos *triceps* y *dorsoepitrocLEAR* en la extensión del codo, lo que se considera un buen indicador de capacidad fosorial (ver Elissamburu y De Santis, 2011).

En los caviomorfos con hábitos excavadores, el índice IFA varía entre 26 y 28, mientras que en aquellas formas con hábitos excavadores ocasionales el índice varía entre 23 y 26. Respecto a las formas con hábitos generalizados, este índice varía entre 22 y 26. A modo de comparación, también se calculó el índice IFA para los alvarezsaurios de ramificación temprana tal como *Haplocheirus*, arrojando un valor igual a 6,62, mientras que el IFA calculado para los Parvicursorinae (*i.e.*, *Mononykus* y *Albertonykus*) varía entre 25 a 27. Si bien la ulna de *Patagonykus* está incompleta, es posible estimar su longitud aproximada, indicando que este elemento estaba más alargado que en los Parvicursorinae. En efecto, la longitud total de la ulna estimada para este Patagonykinae, sugiere que el índice de capacidad fosorial rondaría entre 22 a 23 aproximadamente.

Otro índice que, según Elissamburu y De Santis (*op. cit.*), aporta información sobre este aspecto es el índice de robustez de la ulna (URI, diámetro transversal de la ulna dividido por la longitud funcional de la ulna, multiplicado por cien). En roedores caviomorfos, el índice de robustez aporta una idea sobre la robustez del antebrazo y el ancho relativo para inserción de los músculos involucrados en la pronación y supinación del antebrazo y la flexión de la mano y los dígitos (Elissamburu y De Santis, 2011). En caviomorfos con hábitos excavadores, este índice varía entre 3,8 y 4,9, mientras que en formas con hábitos excavadores ocasionales, tal índice varía entre 2,1 y 4,8. Entre las

formas con hábitos generalizados, el índice varía entre 3,8 y 5,9, mientras que las formas cursoriales van desde 1,25 a 4,8. Respecto a las formas saltadoras, el índice URI varía entre 2,2 a 4,2, mientras que en caviomorfos con hábitos cursoriales-nadadores, tal índice varía de 7,3 a 8,5. En alvarezsaurios, este índice varía entre 9 y 9,5 en las formas basales (e.g., *Haplocheirus*, *Bannykus*), y es aproximadamente 9 en los Patagonykinae (i.e., *Patagonykus*), mientras que en las formas más derivadas tales como *Mononykus* y *Albertonykus* es ligeramente menor a 8. Estos datos sugieren un movimiento más restringido en las formas de divergencia tardía, mientras que los Patagonykinae habrían tenido un mayor movimiento de los músculos involucrados con la pronación y supinación del antebrazo y la flexión de la mano y los dígitos.

En caviomorfos con hábitos saltadores (i.e., *Chinchilla*) el olecranon se encuentra proyectado posteroventralmente, mientras que aquellos con hábitos generalizados, cursoriales y cursoriales-nadadores, ese mismo proceso se encuentra proyectado posterolateralmente (i.e., *Cavia*, *Dolichotis*, *Hydrochaeris*). Coincidentemente, esta última morfología se encuentra presente en algunos osos hormigueros y pangolines, considerados también de hábitos generalizados (Toledo *et al.*, 2021). Respecto a los caviomorfos con hábitos de excavadores ocasionales, el olecranon se proyecta posteriormente (*Galea*, *Myocastor*). Los taxones de alvarezsáuridos de América del Sur poseen un proceso de olécranon robusto y posterolateralmente flexionado, mientras que las formas de Asia poseen el olécranon proyectado posteriormente (Meso *et al.*, 2018). Algunos autores (e.g., Fujiwara y Hutchinson, 2012; Toledo *et al.*, 2021), mencionan que estas diferencias en la curvatura del proceso de olécranon, así como también la curvatura general de la ulna, tienen implicancias biomecánicas en relación con la respuesta ósea a diferentes cargas producidas en el contexto de la postura y la locomoción en cada sustrato. Esto permite inferir que, tanto en las formas patagónicas como asiáticas de alvarezsáuridos, habría existido una diferencia en el ángulo de articulación del codo y, por lo tanto, biomecánicas diferentes para ambos subclados (ver Meso *et al.*, 2018). En este sentido, es posible advertir ciertas diferencias en la conformación del miembro anterior de los alvarezsáuridos, las cuales, posiblemente también están vinculadas a diferencias en el tipo de hábito. Cabe remarcar que los caviomorfos y los alvarezsaurios son grupos muy distintos, no obstante se optó por realizar una comparación desde una perspectiva biomecánica cuya correlación de forma-función es

un requisito previo para poder indagar sobre sus aspectos paleobiológicos (Vizcaíno y Bargo, 2019).

7.4.3. Análisis discriminante linear (LDA)

Con el fin de examinar de manera cuantitativa cómo difieren morfológicamente los miembros anteriores de los alvarezsaurios, y predecir sus clasificaciones más óptimas dentro de agrupaciones a “nivel de clado” basado en datos cuantitativos, diferentes medidas del miembro anterior de los alvarezsaurios fueron incluidos en dos grandes conjuntos de datos publicados (*i.e.*, Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Cau *et al.*, 2017), y posteriormente sometidos a un análisis de función discriminante. Estas bases de datos consideran una amplia diversidad taxonómica y morfológica. El primer conjunto de datos (ver Tabla VII.4) incluye diez mediciones (*i.e.*, HML, HMMSD, HMMTD, ULL, ULMSD, ULMTD, CMCL, CMCMTD, STERL, STERW; Abreviaturas en Tabla VII.4) tomadas de 245 taxones de aves por Cau *et al.* (2017). El segundo conjunto de datos (ver Tabla VII.5) incluye quince mediciones (*i.e.*, HL, DLH, TDH, DAPH, DEH, UL, OL, FUL, TDU, FL, DMT, TDF, LT, PT, TDT; Abreviaturas en Tabla VII.5) tomadas de 51 taxones de roedores caviomorfos por Elissamburu y Vizcaíno (2004). Todas las variables se transformaron logarítmicamente para normalizar las variables cuantitativas y el LDA se ejecutó en la última versión 3.19 del software Past (Hammer *et al.*, 2001) utilizando la función Análisis discriminante (LDA), tratando a los alvarezsaurios como taxones pertenecientes a “clados desconocidos”.

Taxon	L	HM	HM	HMM	U	ULM	ULM	CM	CMC	STE	STE
	M	L	MSD	TD	LL	SD	TD	CL	MTD	RL	RW
<i>Aechmophorus clarkii</i>	F	115,			10			50,3		55,9	41,9
	P	95	4,91	5,2	4	4,81	4,25	1	2,82	3	7
<i>Aechmophorus occidentalis</i>	F	116,			10			51,5		59,7	44,5
	P	83	5,18	5,53	4	4,92	4,44	3	2,91	6	3
<i>Anhinga anhinga</i>	F	124,			11			64,7		58,8	38,7
	P	35	6,22	5,99	3	6,01	5,53	3	3,74	3	8

<i>Aythya affinis</i>	F	80,8									
	P	3	5,36	5,15	71	4,56	4,49	44,7	3,29	68,3	37,3
								7		5	
<i>Aythya americana</i>	F	84,7									
	P	2	5,58	5,28	75	4,74	4,58	49,5	3,54	73,1	37,5
								7		2	3
<i>Aythya australis</i>	F	88,4									
	P	4	5,68	5,55	77	4,79	4,75	47,7	3,46	76,5	36,8
								8		9	5
<i>Aythya collaris</i>	F										
	P	76,4	5,2	4,81	66	4,17	4,12	41,7	3,08	68,1	36,1
								9		7	6
<i>Aythya fuligula</i>	F	77,8									
	P	1	4,99	4,76	69	4,16	4,11	41,9	2,93	66,3	36,3
								9		7	3
<i>Aythya marila</i>	F										
	P	87,4	5,74	5,16	76	4,53	4,32	47,1	3,32	70,4	40,7
								7		7	3
<i>Aythya valisineria</i>	F	94,7									
	P	3	6,02	5,44	84	4,95	4,93	51,6	3,59	80,5	42,7
								2		9	3
<i>Biziura lobata</i>	F	113,									
	P	46	7,04	6,3	97	5,56	5,37	53,3	3,09	84,4	49,8
								1		8	9
<i>Bucephala albeola</i>	F	62,2									
	P	5	4,12	3,99	54	3,5	3,35	36,8	2,45	58,9	29,5
										8	9
<i>Dendrocygna bicolor</i>	F	95,1									
	P	9	5,72	5,13	99	4,41	4,37	50,3	3,01	68,3	32,3
								3		3	
<i>Gavia adamsii</i>	F	201,									
	P	11	10,44	9,89	16	9,83	7,93	104,	7,16	186,	77,2
					2			6		9	1
<i>Gavia arctica</i>	F	141,									
	P	91	7,12	6,73	11	6,5	5,34	75,8	4,98	140,	55,8
					4			9		4	6
<i>Gavia immer</i>	F	180,									
	P	94	8,59	8,61	14	8,35	6,47	95,2	6,19	165,	66,4
					6			9		7	7
<i>Gavia pacifica</i>	F	149,									
			7,35	7,2	12	7,1	5,51	79,8	5,31	148,	56,0

	P	55			1			1		1	9
<i>Gavia stellata</i>	F	141,			11			76,6		137,	50,0
	P	84	6,68	6,57	5	5,95	5,53	1	4,18	4	8
<i>Melanitta nigra</i>	F	92,1			84			52,4		85,1	45,8
	P	5	5,77	5,07	84	4,55	4,41	7	2,93	6	9
<i>Netta peposaca</i>	F	96,5			83			53,9		78,6	34,1
	P	4	6,13	5,54	83	4,63	4,84	9	3,63	5	5
<i>Oxyura jamaicensis</i>	F				60			35,4		55,3	35,8
	P	69,5	4,22	4,13	60	3,31	3,11	6	2,27	5	4
<i>Phalacrocorax africanus</i>	F	94,6			99			47,4		48,4	29,8
	P	8	4,93	4,09	99	3,73	3,77	8	2,33	9	9
<i>Phalacrocorax albiventer</i>	F				15			65,5		93,3	63,4
	P	145	7,96	6,83	2	6,14	6,01	8	3,84	2	3
<i>Phalacrocorax atriceps</i>	F	152,			16					97,4	65,1
	P	87	8,68	7,32	6	6,43	6,48	68,4	3,93	6	1
<i>Phalacrocorax auritus</i>	F	152,			16			73,2		80,2	50,5
	P	35	7,94	7,62	1	6,07	6,32	7	3,71	4	2
<i>Phalacrocorax bouganvillii</i>	F	155,			16			66,1		89,2	53,7
	P	48	8,2	7,3	8	6,23	6,28	6	3,79	6	8
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	F	123,			13			60,8		62,3	
	P	85	6,72	5,95	0	4,81	5,25	6	3,12	1	40,8
<i>Phalacrocorax capensis</i>	F	121,			13			57,9			42,5
	P	64	6,46	5,64	0	4,77	4,97	4	2,98	66,3	4
<i>Phalacrocorax carbo</i>	F	156,			16			75,2		80,4	49,7
	P	17	8,76	7,63	6	6,12	6,47	8	3,98	5	8
<i>Phalacrocorax coronatus</i>	F	95,6			10			47,9			34,5
	P	5	5,63	4,51	0	3,96	4,21	2	2,44	49,8	5

<i>Phalacrocorax harrisi</i>	F	93,3	6,42	5,76	77	4,65	4,35	39,5	2,54	75,3	57,4
	P	7						6		1	9
<i>Phalacrocorax magellanicus</i>	F	121,	7,13	5,77	12	5,44	5,22	58,1	3,19	69,2	54,3
	P	72			8					1	1
<i>Phalacrocorax melanoleucos</i>	F	105,	5,76	4,79	11	4,35	4,5	53,5	2,7	53,1	35,0
	P	31			0			7		3	3
<i>Phalacrocorax neglectus</i>	F	134,	7,48	6,35	14	5,71	5,9	59,7	3,33	75,4	53,7
	P	3			1			7		7	5
<i>Phalacrocorax pelagicus</i>	F	117,	7,06	5,66	12	5,23	5,16	57,1	3,09	66,7	49,0
	P	92			6			9		4	5
<i>Phalacrocorax penicillatus</i>	F	142,	8,23	6,47	15	5,55	5,88	62,7	3,37	83,5	55,4
	P	08			0			9		4	1
<i>Phalacrocorax urile</i>	F	125,	7,94	6,24	13	5,87	5,7	61,0	3,44	69,8	53,8
	P	02			4			6		3	4
<i>Phalacrocorax varius</i>	F	143,	7,52	6,67	14	5,48	5,76	69,1	3,29	73,9	51,1
	P	64			9			4		4	9
<i>Podiceps auritus</i>	F	78,7	3,56	3,72	71	3,18	3,22	35,7	2,1	40,2	30,1
	P	3								9	1
<i>Podiceps grisegena</i>	F	109,	4,95	5,3	10	4,74	4,25	48,0	2,95	56,2	40,0
	P	98			1			9		2	6
<i>Podiceps major</i>	F	110,	5,16	4,86	98	4,78	3,99	49,7	2,64	55,4	37,7
	P	71								5	6
<i>Podiceps nigricollis</i>	F	72,2	3,25	3,43	66	3,15	2,92	32,6	1,96	40,0	27,8
	P	6						9		5	1
<i>Podilymbus podiceps</i>	F	74,3	3,51	3,45	69	3,02	2,99	32,3	1,85	34,2	27,2
	P	2						7		1	5
<i>Puffinus carneipes</i>	F	111,	4,7	5,36	11	4,77	4,67	58,2	3,41	55,8	32,1

	P	3			2			4		4	5
<i>Puffinus creatopus</i>	F	113,			11			60,0		56,1	34,6
	P	84	4,98	5,29	4	4,94	4,68	8	3,39	4	8
<i>Puffinus griseus</i>	F	109,			10			57,0		65,9	33,8
	P	54	4,36	6,43	2	5,13	4,37	8	3,52	4	9
<i>Puffinus lherminieri</i>	F	67,9			63			35,9		35,3	19,8
	P	6	3	3,44	3	3,01	2,66	3	2,16	6	1
<i>Puffinus opisthomelas</i>	F	83,7			77			45,4		48,5	28,3
	P	8	3,46	4,93	4	3,29		9	2,69	1	2
<i>Puffinus tenuirostris</i>	F	98,2			94			50,5		57,7	31,9
	P	1	4,09	6,01	4	4,89	4,02	5	3,21	9	6
<i>Rollandia microptera</i>	F	68,3			53			28,2		34,3	32,4
	P	4	2,75	3,18	2	2,94	2,51	1	1,89		
<i>Rollandia rolland</i>	F				49			24,7		30,7	20,4
	P	54,4	2,51	2,45	2	2,27	1,9	5	1,54	2	8
<i>Tachybaptus dominicus</i>	F	48,1			47			21,7		23,5	18,9
	P	6	2,49	2,2	2	2,01	2,08	1	1,4	9	9
<i>Tachybaptus novaehollandiae</i>	F	56,9			53			25,4		32,7	22,1
	P	3	2,82	2,6	2	2,46	2,19	5	1,61	8	
<i>Tachybaptus ruficollis</i>	F	57,9			53			25,7		30,8	23,0
	P	5	2,69	2,46	2	2,51	2,08	3	1,56		7
<i>Bucephala clangula</i>	F	78,1			67			46,4		82,2	38,9
	W	8	5,28	4,95	2	4,56	4,38	1	3,38	1	8
<i>Cephus columba</i>	F	66,1			56			36,8		69,6	27,0
	W	2	3,85	4,4	2	3,67	4,06	4	2,54	8	7
<i>Clangula hyemalis</i>	F	72,1			65			44,9		90,2	39,5
	W	8	5,16	5,27	2	4,52	4,53	1	3,5	3	5

<i>Fulmarus glacialis</i>	F W	106, 19	5,21	4,75	10 2	4,39	4,27	50,9 2	3,16	49,4 5	32,4 7
<i>Lophodytes cucullatus</i>	F W	65,2 5	4,96	4,37	54	3,94	3,82	39,8 1	2,94	69,6	32,5 2
<i>Melanitta fusca</i>	F W	97,3 3	6,63	6,26	88	5,41	5,44	56,6 9	4,05	90,4 9	50,6 2
<i>Melanitta perspicillata</i>	F W	81,9 4	5,67	5,41	74	4,68	4,58	47,8 8	3,44	78,3 9	43,9
<i>Mergus merganser</i>	F W	93,9 4	6,21	5,95	79	5,58	5,42	57,1 8	3,76	93,8 5	43,2 9
<i>Mergus serrator</i>	F W	75,5 8	4,81	4,95	63	4,3	4,16	43,9 8	2,98	80,2 3	36,1 1
<i>Polysticta stelleri</i>	F W	72,9 7	5,15	5,12	66	4,53	4,27	47,7	3,71	78,4 3	39,4
<i>Somateria fischeri</i>	F W	98,1	6,57	6,34	86	6,01	5,83	61,1 7	4,05	95,2 4	51,0 7
<i>Somateria mollissima</i>	F W	107, 06	7,59	7,53	95	6,46	6,43	65,3 6	4,56	97,3 3	53,0 5
<i>Somateria spectabilis</i>	F W	100, 41	6,92	6,79	88	6,12	5,93	62,0 6	4,37	95,0 1	51,0 8
<i>Dendrocygna autumnalis</i>	N S	100, 21	6,24	5,6	10 3	4,7	4,77	55,8 1	3,37	72,6 4	32,1 7
<i>Aerodramus bartschi</i>	N S	6,68	1,96	1,1	11	1,04	1,1	11,7	1,17	13,4 9	5,79
<i>Amazona ochrocephala</i>	N S	62,1 4	5,16	4,74	74	4,33	4,34	41,2 8	2,94	53,8	26,3
<i>Anthus</i>	N	20,7	1,95	1,65	26	1,49	1,48	13,8	1,3	17,0	10,4

<i>novaeseelandiae</i>	S	9						2		6	6
<i>Aphelocoma</i>	N	30,1						18,6		24,7	11,6
<i>coerulescens</i>	S	2	2,67	2,29	34	2,28	2,12	3	1,75	4	4
<i>Aquila chrysaetos</i>	N	192,			21			107,		117,	63,1
	S	97	13,65	12,13	9	10,54	10,62	2	6,47	1	7
<i>Ardea alba</i>	N	138,			16			73,8		70,5	26,0
	S	97	8,31	7,29	4	5,17	5,91	6	3,42	8	4
<i>Aulacorhynchus</i>	N	35,6						17,7			17,8
<i>prasinus</i>	S	8	3,31	3,03	45	2,57	2,71	8	2,35	23,3	4
<i>Auriparus flaviceps</i>	N	13,0								10,6	
	S	5	1,1	0,95	16	0,91	0,98	8,35	0,91	8	6
<i>Bombycilla</i>	N	19,9						14,5		19,5	11,4
<i>cedrorum</i>	S	8	2,01	1,85	25	1,74	1,63	2	1,38	2	4
<i>Burhinus bistriatus</i>	N	98,2			11			46,7		71,2	27,6
	S	3	5,29	4,83	0	4,15	4,28	6	2,94	9	2
<i>Calidris mauri</i>	N	23,8								24,6	
	S	1	1,6	1,61	25	1,5	1,56	14,8	1,03	1	9,96
<i>Callipepla</i>	N	34,4						17,5		58,0	
<i>californica</i>	S	8	3,82	2,88	30	2,63	2,34	8	2,19	6	3,46
<i>Cardinalis</i>	N	22,5						13,6		20,7	10,6
<i>cardinalis</i>	S	2	2,24	1,89	26	1,9	1,87	7	1,53	9	9
<i>Cathartes aura</i>	N	156,			18			87,9		77,8	42,8
	S	44	12,99	11,07	6	10,6	10,65	8	7,7	4	5
<i>Catoptrophorus</i>	N	64,5						39,2		56,7	
<i>semipalmatus</i>	S	5	4,42	3,99	70	3,6	3,88	6	2,42	2	22
<i>Centrocercus</i>	N	81,2						44,5		113,	12,1
<i>urophasianus</i>	S	4	8,1	6,25	85	4,9	4,85	6	3,58	1	4

<i>Certhia americana</i>	N	12,3										
	S	3	1,27	1,01	15	1,08	1,06	9,5	1,06	10,7	6,6	
<i>Charadrius vociferus</i>	N	38,7										
	S	2	3,15	2,62	43	2,67	2,8	26,0	1,79	38,6	15,3	
<i>Chiroxiphia linearis</i>	N	19,3										
	S	1	1,79	1,64	23	1,4	1,4	12,3	1,14	15,3	9,73	
<i>Chloephaga melanoptera</i>	N	160,										
	S	53	10,26	10,51	16	8,03	7,86	88,5	5,07	114,	53,9	
<i>Chordeiles acutipennis</i>	N	34,1										
	S	4	2,76	2,29	44	2,37	2,25	24,4	1,51	22,9	12,6	
<i>Coccythraustes vespertinus</i>	N	23,5										
	S	1	2,37	2,03	29	2,05	1,89	17,6	1,82	24,7	12,5	
<i>Coccyzus americanus</i>	N	29,8										
	S	7	2,7	2,52	29	2,2	2,12	15,4	1,34	21,6	12,9	
<i>Dendrocygna javanica</i>	N	89,1										
	S	4	5,21	4,71	93	4,08	3,99	46,2	2,74	64,7	29,2	
<i>Dumetella carolinensis</i>	N	21,9										
	S	6	1,97	1,67	25	1,63	1,58	14,1	1,3	19,4	11,0	
<i>Empidonax difficilis</i>	N	15,0										
	S	3	1,46	1,21	21	1,16	1,13	10,4	0,92	13,2	8,15	
<i>Eremophila alpestris</i>	N	22,2										
	S	3	2,05	1,78	27	1,75	1,6	15,0	1,43	20,3	10,0	
<i>Falco sparverius</i>	N	44,0										
	S	4	3,82	3,38	49	3,09	2,92	28,3	2,16	22,4	15,0	
<i>Ficedula narcissina</i>	N	17,5										
	S	7	1,62	1,44	21	1,38	1,32	12,3	1,25	16,5	9,07	
<i>Fregata minor</i>	N	187,										
	S		10,64	9,56	24	8,64	9,42	110,	6,87	52,5	51,8	

	S	89			5			4		2	9
<i>Galbula ruficauda</i>	N	23,1						12,1		17,2	11,0
	S	7	2,06	1,72	30	1,68	1,52	2	1,41	3	4
<i>Gallinago gallinago</i>	N	37,7						25,7		46,0	15,9
	S	1	2,78	2,52	40	2,29	2,37	6	1,49	1	5
<i>Glaucidium gnoma</i>	N	33,4						17,7		21,1	13,2
	S	3	2,41	2,3	39	1,88	1,82	5	1,26	3	9
<i>Grus canadensis</i>	N	188,			21					121,	33,9
	S	54	12,69	10,82	1	8,2	8,48	94,8	5,76	7	6
<i>Gygis alba</i>	N	47,9								38,7	16,5
	S	3	2,98	2,66	58	2,62	3,03	31,2	1,75	1	5
<i>Haematopus palliatus</i>	N	81,0						46,5		62,3	29,5
	S	1	4,98	4,8	89	4,02	4,22	4	2,98	6	9
<i>Himantopus mexicanus</i>	N	54,0						33,3		45,3	17,9
	S	4	3,39	3,04	60	3,03	3,12	6	2,16	6	9
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	N	15,2						14,5		15,6	
	S	1	1,89	1,68	23	1,57	1,64	8	1,7	1	9,51
<i>Histrionicus histrionicus</i>	N	65,1						40,5		65,6	37,5
	S	8	4,58	4,46	56	4,06	3,76	9	3,09	1	1
<i>Jacana spinosa</i>	N	39,9						24,4		37,5	12,3
	S	6	3,01	2,7	45	2,54	2,58	4	1,76	4	7
<i>Lanius ludovicianus</i>	N	24,3						16,2		20,0	12,5
	S	1	2,18	1,93	29	1,68	1,69	5	1,46	2	3
<i>Larus californicus</i>	N	112,			12			62,8		59,2	31,6
	S	59	5,89	4,94	8	4,5	5,26	1	3,05	2	6
<i>Larus canus</i>	N	92,6			10			54,8		55,0	26,8
	S	3	5,21	4,46	4	4,17	4,77	6	2,94	7	1

<i>Larus heermanni</i>	N	103,			11			60,9		56,8	29,7
	S	46	5,59	4,74	7	4,52	4,82	3	2,89	7	7
<i>Larus occidentalis</i>	N	126,			14			71,5		70,8	36,1
	S	98	6,96	5,68	2	5,08	5,98	8	3,52	5	1
<i>Laterallus jamaicensis</i>	N	22,8						12,6			
	S	5	1,4	1,22	18	1,19	1,13	1	1,04	19,8	4,93
<i>Lepidocolaptes affinis</i>	N	23,0						15,9		19,3	
	S	8	2,26	2	28	1,85	1,92	6	1,59	8	9,19
<i>Meleagris ocellata</i>	N	113,			11			61,6		169,	
	S	83	12,21	9,53	7	8,79	7	5	5,04	8	8,95
<i>Momotus mexicanus</i>	N	35,1						17,7		21,7	15,9
	S	4	2,95	2,71	42	2,39	2,22	1	1,77	4	7
<i>Monarcha takatsukasae</i>	N	14,5								10,6	
	S	6	1,3	1,09	18	1,06	1,07	9,49	0,91	6	7,05
<i>Monasa morphoeus</i>	N							17,8			14,0
	S	35	2,74	2,36	43	2,32	1,98	4	1,63	22,1	2
<i>Nothoprocta ornata</i>	N	57,8						32,3		81,5	
	S	9	5,26	4,01	61	4,05	3,23	4	2,74	6	3,81
<i>Numenius americanus</i>	N	95,3			10			54,0		80,8	28,4
	S	3	5,44	5,2	7	4,36	4,85	5	3,18	2	2
<i>Oceanites gracilis</i>	N	16,5						12,6		14,9	
	S	9	1,53	1,31	16	1,5	1,38	8	1,18	1	9,92
<i>Oceanites oceanicus</i>	N	22,3						15,5		18,6	12,1
	S	4	1,95	1,8	20	1,91	1,71	3	1,55	6	2
<i>Oreortyx pictus</i>	N	38,7						22,0			
	S	4	3,77	2,95	37	3,05	2,47	9	2,2	63,3	4,9
<i>Pagodroma nivea</i>	N	67,3						33,9		37,7	23,3
	S		3,64	3,48	63	3,31	3,3		2,31		

	S	2						2		3	
<i>Parus carolinensis</i>	N	13,9	1,33	1,1	17	1,11	1,14	9,26	1,09	11,4	6,71
	S									7	
<i>Passer domesticus</i>	N	18,6						12,3		18,5	10,0
	S	4	1,85	1,61	21	1,66	1,41	7	1,43	2	3
<i>Phainopepla nitens</i>	N	21,4						14,5		17,1	10,0
	S	2	2,07	1,68	27	1,75	1,65	5	1,53	2	2
<i>Phasianus colchicus</i>	N							36,9		106,	
	S	70,5	6,58	5,38	63	5,29	4,55	1	3,31	1	6,9
<i>Phoeniconaias minor</i>	N	161,			17			77,5		94,6	
	S	37	8,88	8,48	4	6,04	6,14	9	4,07	5	40,2
<i>Picoides pubescens</i>	N	22,7						13,0			
	S	6	1,96	1,72	27	1,62	1,68	5	1,46	18,6	8,05
<i>Piranga ludoviciana</i>	N	21,1						14,7		19,9	10,6
	S	2	2,07	1,78	26	1,75	1,62	4	1,46	2	9
<i>Plegadis chihi</i>	N	87,9			10			52,5		62,8	29,2
	S	5	6,28	5,52	2	4,49	4,43	6	3,08	9	2
<i>Pluvialis squatarola</i>	N	54,7			10			44,5			25,8
	S	2	4,94	4,48	1	3,93	4,02	7	2,8	66,6	2
<i>Poliophtila melanura</i>	N	11,1									
	S	3	0,98	0,82	13	0,85	0,82	7,01	0,81	9,38	5,57
<i>Porzana carolina</i>	N	32,2						19,4		28,0	
	S	6	2,2	1,92	27	1,88	1,76	2	1,5	6	7,19
<i>Psaltriparus minimus</i>	N	10,2									
	S	7	0,91	0,78	12	0,74	0,81	6,64	0,81	8,86	5,73
<i>Pterocnemia pennata</i>	N	260,			20			83,2		115,	60,5
	S	64	10,22	11,72	7	6,08	4,48	9	4,39	3	5

<i>Pycnonotus jocosus</i>	N S	21,1 1	2,02	1,71	24	1,67	1,68	12,6 6	1,4	18,3 2	10,3
<i>Regulus calendula</i>	N S	10,9 8	0,97	0,91	15	0,94	0,97	8,56	0,92	9,6	6,46
<i>Rissa tridactyla</i>	N S	86,0 7	4,98	4,53	95	4,19	4,62	48,2 4	2,84	50,9 3	26,3 1
<i>Sitta carolinensis</i>	N S	17,8 4	1,58	1,42	23	1,46	1,45	12,8 4	1,28	15,8	8,47
<i>Stercorarius longicaudus</i>	N S	87,4 2	4,8	4,76	94	3,87	4,42	47,8	2,78	54,8 6	26,0 6
<i>Stercorarius maccormicki</i>	N S	135, 58	8,17	7,71	13 9	5,61	6,94	68,2 3	3,84	92,1	43,3 2
<i>Stercorarius parasiticus</i>	N S	101, 03	5,79	5,45	10 8	4,45	5,18	53,8	3,21	64,3 7	29,8 1
<i>Stercorarius pomarinus</i>	N S	113, 85	6,49	6,39	11 9	4,88	5,73	59,0 9	3,55	77,0 9	35,7 2
<i>Sturnella neglecta</i>	N S	32,5 8	2,87	2,48	37	2,61	2,37	20,4 3	1,86	31,7 6	15,0 1
<i>Sturnus vulgaris</i>	N S	27,0 6	2,6	2,22	32	2,3	2,14	20,2 6	1,91	27,1 5	12,7 7
<i>Synallaxis albescens</i>	N S	16,8 8	1,4	1,15	17	1,13	1,08	9,97	1	13,6 3	7,74
<i>Thamnophilus doliatus</i>	N S	20,3 2	1,8	1,53	22	1,42	1,46	10,7 7	1,27	15,7 1	10,4 9
<i>Thryomanes bewickii</i>	N S	13,2 6	1,17	0,98	15	0,98	0,94	7,81	1,01	11,1 2	6,59
<i>Toxus</i>	N	45,5	3,95	3,65	64	3,99	3,75	25,6	3,61	30,1	15,9

<i>erythrorhynchus</i>	S	8						9		4	8
<i>Trogon elegans</i>	N	31,6	3,23	2,85	36	2,32	2,11	18,1	1,83	21,9	16,7
	S							3		3	1
<i>Turnix suscitator</i>	N	29,3								31,1	
	S	3	2,29	1,96	28	1,83	1,63	17,2	1,4	7	9,15
<i>Tyto alba</i>	N	100,			11			52,4		44,7	30,2
	S	23	6,34	5,81	4	4,5	4,63	8	2,87	1	5
<i>Uraeginthus bengalus</i>	N	13,3								12,1	
	S	3	1,17	0,99	15	0,99	0,93	8,06	1,04	2	6,72
<i>Vermivora celata</i>	N									11,2	
	S	12,8	1,19	1,01	16	0,94	1,01	8,94	0,91	9	6,31
<i>Vireo gilvus</i>	N	14,6						10,0		13,7	
	S	9	1,37	1,18	19	1,14	1,13	8	1,01	1	6,36
<i>Zenaida macroura</i>	N	32,2						23,2		46,1	15,1
	S	5	3,61	2,97	37	2,75	2,61	7	2,02	5	8
<i>Zonotrichia leucophrys</i>	N	18,8								18,3	
	S	3	1,71	1,49	20	1,44	1,4	11,7	1,15	3	9,61
<i>Anous stolidus</i>	P	66,3						40,7		40,9	19,5
	L	2	3,89	3,72	77	3,09	3,58	8	2,35	1	1
<i>Ceryle alcyon</i>	P	48,8						27,1		35,6	18,5
	L	1	3,84	3,29	60	3,03	2,94	1	2,12		2
<i>Cinclus mexicanus</i>	P	22,6						17,4		22,9	11,9
	L	8	2,15	1,85	27	1,84	1,8	5	1,6		8
<i>Larus delawarensis</i>	P	102,			11			59,0		59,3	28,6
	L	54	5,78	4,78	6	4,55	5,15	4	3,07	9	8
<i>Larus glaucescens</i>	P	135,			15			76,4		75,9	39,2
	L	12	7,56	6,31	0	5,72	6,68	7	3,78	5	1

<i>Morus bassanus</i>	P	189,			19			93,1		120,	46,6
	L	82	9,84	9,83	7	8,27	8,46	4	5,77	4	7
<i>Morus capensis</i>	P	213,			18			87,4		112,	45,3
	L	04	8,92	9,52	7	7,93	8,12	6	5,59	7	7
<i>Pelecanus occidentalis</i>	P	288,			34			132,		111,	70,0
	L	54	15,79	13,45	4	10,48	11,32	7	7,6	1	4
<i>Phaethon aetherus</i>	P	92,0						47,7		54,2	
	L	5	5,34	5	96	5,17	4,49	8	3,45	5	34,3
<i>Phaethon lepturus</i>	P	79,9								44,3	27,5
	L	1	4,9	4,42	87	3,82	4,11	42	2,93	6	4
<i>Phaethon rubricauda</i>	P	101,			11			51,5		66,5	33,9
	L	23	6,26	5,8	0	5,24	5	5	3,58	1	5
<i>Sterna dougallii</i>	P	49,3						30,4		34,6	14,7
	L	5	2,89	2,62	58	2,49	2,83	5	1,81	7	7
<i>Sterna elegans</i>	P	74,1						44,0		45,9	21,5
	L	2	4,15	3,67	91	3,36	3,92	6	2,47	4	5
<i>Sterna forsteri</i>	P	55,5						34,8		36,5	17,5
	L	4	3,26	2,89	65	2,85	3,12	7	2,02	3	5
<i>Sterna fuscata</i>	P	63,7						39,4		41,4	19,7
	L	2	3,75	3,43	76	3,25	3,85	8	2,5	2	
<i>Sterna hirundo</i>	P							33,4		35,0	17,7
	L	55,4	3,3	2,98	64	3,02	3,41	2	2,06	5	5
<i>Sterna maxima</i>	P	94,3			11			56,1		58,7	26,9
	L	9	5,03	4,71	7	4,34	4,95	9	3,2	6	7
<i>Sterna paradisaea</i>	P	49,3						30,6		32,1	16,6
	L	9	3,14	2,73	58	2,77	3,09	7	1,96	2	6
<i>Sula dactylatra</i>	P	193			20			86,1		100,	45,6

	L				4			6		1	5
<i>Sula leucogaster</i>	P	160,			17			73,9		72,0	39,0
	L	84	7,5	7,56	6	6,54	6,33	7	4,71	8	4
<i>Sula sula</i>	P	162,			18			73,5		68,3	38,4
	L	3	6,95	7,59	1	6,41	6,34	4	4,44	6	5
<i>Aix sponsa</i>	S	71,6						45,9		69,8	29,9
	S	4	5,37	4,97	59	4,07	4,11	1	3,19	1	2
<i>Anas acuta</i>	S							52,7			33,1
	S	86	6,11	5,47	76	4,89	4,69	6	3,85	78,2	2
<i>Anas americana</i>	S	82,3								74,1	35,7
	S	7	6,09	5,72	71	5,05	4,82	51,9	3,97	1	1
<i>Anas clypeata</i>	S	75,1						46,2		68,8	30,8
	S	4	5,2	5,05	65	4,39	4,08	5	3,35	7	9
<i>Anas crecca</i>	S	59,4						37,4		60,7	25,0
	S	4	4,44	4,11	52	3,52	3,37	3	2,96	6	4
<i>Anas cyanoptera</i>	S	66,6						40,7		63,7	25,7
	S	9	4,69	4,59	57	3,72	3,82	5	3,05	7	8
<i>Anas gibberifrons</i>	S	70,7								66,7	27,5
	S	8	4,91	4,74	62	4,13	4,04	43,5	3,12	2	9
<i>Anas platyrhynchos</i>	S	88,6						56,8		84,7	36,5
	S	4	6,67	6,55	77	5,41	5,43	8	4,22	7	9
<i>Anas strepera</i>	S	86,6						53,7		81,0	34,7
	S	1	6,5	5,94	75	5,41	5,18	8	3,93	3	8
<i>Anser albifrons</i>	S	153,			14			86,2		112,	49,8
	S	01	10,19	9,26	7	7,62	7,44	2	5,19	9	5
<i>Cairina scutulata</i>	S	124,			11			72,4		110,	48,6
	S	95	9,35	8,63	2	7,14	6,72	2	5,17	8	2

<i>Branta bernicla</i>	S	122,	7,98	7,36	11	6,03	5,88	65,3	4,13	93,9	43,6
	S	27									
<i>Branta canadensis</i>	S	155,	10,22	9,26	15	7,16	7,67	80,9	4,81	118,	51,6
	S	26									
<i>Chen caerulescens</i>	S	152,	10,03	9,29	15	7,24	7,13	85,1	4,99	109,	49,1
	S	2									
<i>Chen canagica</i>	S	141,	8,77	8,11	13	6,59	6,25	79,4	4,29	101,	52,5
	S	68									
<i>Chen rossii</i>	S	127,	8,81	8,36	12	6,7	6,62	71,9	4,45	88,8	43,2
	S	64									
<i>Cygnus atratus</i>	S	238,	12,99	11,5	22	8,61	8,97	110,	6,18	155,	66,7
	S	35									
<i>Cygnus columbianus</i>	S	248,	13,42	11,85	22	8,86	9,21	114,	6,43	167,	70,7
	S	85									
<i>Malacorhynchus membranaceus</i>	S	66,5	4,31	3,99	61	3,65	3,56	40,5	2,5	60,3	26,7
	S	5									
<i>Nettapus coromandelianus</i>	S	57,9	4,11	3,72	51	3,35	3,2	32,8	2,49	52,2	24,5
	S	2									
<i>Oceanodroma furcata</i>	S	35,6	2,3	1,99	34	2,21	2,08	20,7	1,58	25,3	13,7
	S	4									
<i>Oceanodroma homochroa</i>	S	31,4	1,89	1,82	31	1,97	1,87	17,7	1,44	20,1	11,3
	S	4									
<i>Oceanodroma leucorhoa</i>	S	34,8	1,94	2,07	35	2,06	1,92	18,8	1,45	20,7	11,8
	S	9									
<i>Oceanodroma Melania</i>	S	41,5	2,31	2,32	42	2,51	2,34	23,2	1,82	23,8	13,9
	S	7									
<i>Pelecanus</i>	S	297,	18,36	16,37	33	12,67	13,69	145,	8,69	129,	86,9

<i>erythrorhynchus</i>	S	2			7			7		2	7
<i>Pelecanus</i>	S	343,			39			159,		147,	98,8
<i>onacrotalus</i>	S	33	20,79	17,64	8	14,03	15,23	8	9,74	6	2
<i>Phalaropus</i>	S	34,9						20,8		33,0	13,5
<i>fulicarius</i>	S	7	2,27	2,01	36	2,01	2,13	7	1,24	4	4
<i>Phalaropus lobatus</i>	S	28,1						17,3		27,2	11,3
	S	8	1,8	1,66	29	1,64	1,75	6	1,05	6	2
<i>Phalaropus tricolor</i>	S	34,5						21,3		32,4	12,7
	S	3	2,18	1,98	36	1,9	2,07	9	1,38	6	2
<i>Phoebastria nigripes</i>	S	266,			26			103,		87,0	
	S	34	10,78	11,13	8	7,49	7,96	2	6,18	7	59,1
<i>Pterodroma externa</i>	S	100,			10			51,0		48,4	
	S	65	4,72	4,74	3	4,65	4,51	8	3,54	1	27
<i>Pterodroma hypoleuca</i>	S	71,9						35,8		36,2	19,5
	S	6	3,75	3,8	75	3,58	3,5	6	2,79	8	9
<i>Pterodroma inexpectata</i>	S	85,1						42,6		49,1	25,9
	S	7	3,98	4,69	86	4,3	4,08	8	2,98	9	2
<i>Tachyeres pteneres</i>	S	127,						66,6		121,	65,0
	S	35	9,41	8,94	98	7,66	7,39	8	5,4	7	3
<i>Tadorna tadornoides</i>	S	125,			11			75,3		100,	
	S	74	8,9	8,59	6	7,8	7,31	1	4,81	7	41,9
<i>Aethia cristatella</i>	W							29,6		74,0	19,4
	P	53,1	3,09	3,33	45	3,51	2,64	5	2,08	6	8
<i>Aethia pusilla</i>	W	34,5						18,7		41,3	13,1
	P	1	1,95	2,47	29	1,81	2,44	9	1,42	4	9
<i>Alca torda</i>	W	81,3						42,7		103,	29,2
	P	2	5,04	5,85	65	4,01	5,39	4	2,87	2	6

<i>Alle alle</i>	W P	41	2,4	2,67	34	2,32	3,06	22,2 4	1,69	59,4 9	17,2
<i>Aptenodytes forsteri</i>	W P	132, 71	10,53	24,27	91	7,04	19,56	73,1 7	15,36	214, 9	105, 09
<i>Aptenodytes patagonica</i>	W P	111, 72	8,21	22,6	87	5,9	15,44	71,9 2	13,22	177, 9	87,9 2
<i>Brachyramphus brevirostris</i>	W P	50,3 8	3,06	3,91	41	2,71	3,35	27,4 9	2,29	74,4 6	20,2 1
<i>Brachyramphus marmoratus</i>	W P	47,9 2	2,65	3,8	36	2,53	3,37	25,1 2	2,01	68,8	19,6 1
<i>Cephus grylle</i>	W P	60	3,74	4,09	52	3,42	3,75	33,7 1	2,2	86,9 8	26,9 5
<i>Cerorhinca monocerata</i>	W P	67,2 4	3,74	5,12	55	3,64	4,8	36,0 4	2,74	90,4 6	28,2 7
<i>Cyclorhynchus psittacula</i>	W P	55,2 5	3,23	3,81	49	3,17	3,76	30,8 6	2,33	72,2 8	22,3 2
<i>Eudyptes chrysocome</i>	W P	59,6 5	5,07	11,65	42	2,97	11,55	34,1 4	8,15	95,3 4	45,7
<i>Eudyptes chrysolophus</i>	W P	72,9 9	6,08	15,62	56	6,66	11,54	46,4	11,23	125, 4	59,3 8
<i>Eudyptula minor</i>	W P	47,2 2	3,75	7,64	34	2,47	8,37	26,7 1	6,09	65,8 7	34,8 5
<i>Fratercula arctica</i>	W P	65,4 9	3,22	4,46	52	3,15	4,33	33,9 8	2,64	83,1 5	24,0 2
<i>Fratercula cirrhata</i>	W P	77,2	3,8	5,72	62	3,46	5,12	41,0 2	2,9	94,6 4	30,2 6
<i>Fratercula</i>	W	70,5	3,93	4,95	57	3,65	4,75	38,1	2,75	88,7	25,6

<i>corniculata</i>	P							2		9	1
<i>Pelecanoides</i>	W							24,9		33,7	16,9
<i>urinatrix</i>	P	43	2,35	2,89	34	2,31	2,77	9	1,77	5	8
<i>Ptychoramphus</i>	W	45,6						25,2		58,9	18,8
<i>aleuticus</i>	P	6	2,43	3,33	40	2,39	3,35	1	2,03	9	3
<i>Pygoscelis adeliae</i>	W	71,0						37,8		124,	66,4
	P	4	5,42	15,08	46	3,88	11,4	5	9,08	9	8
<i>Pygoscelis</i>	W	73,2								126,	60,7
<i>antártica</i>	P	2	6,19	15,6	49	3,85	13,47	42,5	10,26	6	3
<i>Pygoscelis papua</i>	W	80,2						45,7		144,	69,8
	P	9	6,56	17,06	54	4,14	14,39	5	10,43	5	1
<i>Spheniscus demersus</i>	W							37,5		84,7	44,0
	P	62,4	4,68	10,79	45	3,67	12,59	2	8,63	3	2
<i>Spheniscus</i>	W							43,8		116,	55,1
<i>humboldti</i>	P	74,3	6,1	15,12	53	4,12	15,08	1	10,14	1	3
<i>Spheniscus</i>	W	69,8						39,2		113,	51,1
<i>magellanicus</i>	P	7	5,83	12,58	50	3,73	12,67	8	8,78	8	6
<i>Spheniscus</i>	W	56,4						33,7		85	41,9
<i>mendiculus</i>	P	2	4,64	10,93	41	3,13	11,24	3	8,21		4
<i>Synthliboramphus</i>	W	50,8						28,0		68,7	20,4
<i>antiquus</i>	P	7	2,73	3,93	39	2,64	3,47	1	2,07		2
<i>Uria aalge</i>	W	89,3						45,1		123,	33,5
	P	7	4,95	6,51	67	4,91	5,17		2,91	6	4
<i>Uria lomvia</i>	W							44,0		118,	35,2
	P	88,3	4,69	5,84	69	4,7	5,3	8	3,18	1	5
<i>Mononykus</i>	-	36,7	5,5	7,9	34		5	11,9	16,6	?	13
<i>olecranus</i>											

<i>Patagonykus puertai</i>	-	285 *	?	?	99	9	10	27	32	?	?
<i>Haplocheirus sollers</i>	-	104, 32	?	?	90	8	7	31	13	?	?

Tabla VII.4. Lista de taxones y medidas del miembro anterior tomadas de 245 especies de aves existentes (Cau *et al.*, 2017) utilizadas en este estudio con la incorporación inédita de *Haplocheirus*, *Patagonykus* y *Mononykus*. Abreviaturas: CMCL, longitud de carpometacarpo; CMCMTD, diámetro mediolateral del eje medio del carpometacarpo; FP, propulsado por los pies; FW, propulsado por los pies y alas; HML, longitud del húmero; HMMSD: diámetro anteroposterior de la diáfisis media del húmero; HMMTD, diámetro mediolateral de la diáfisis media del húmero; NS, no nadador; PL, volador; SS, nadador de superficie; STERL, longitud del esternón; STERW, ancho del esternón; ULL, longitud de la ulna; LM, modo locomotor; ULMSD, diámetro anteroposterior de la diáfisis media de la ulna; ULMTD, diámetro mediolateral del eje medio de la ulna; WP, propulsado por alas; *, valor estimado; ?, valor desconocido; -, habito locomotor desconocido.

Taxones	HL	DL H	TD H	DA PH	DE H	UL	OL	FU L	T D U	FL	D M T	TD F	LT	PT	TD T	L M
<i>Lagostomus maximus</i>	87. 1	14. 3	8.8	118	43. 1	7.5	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	D
<i>Lagostomus maximus</i>	71. 4	38. 3	8	9.4	20. 1	98. 4	22. 2	76. 2	4. 9	130 .7	48. 2	8.3	? ?	? ?	? ?	D
<i>Lagostomus maximus</i>	72. 8	39. 9	7.8	8.4	18. 2	95. 3	20. 7	74. 6	4. 6	101 .5	14. 3	11. 7	131 .1	46. 1	11. 4	D
<i>Lagostomus maximus</i>	70	38. 6	6.9	7.5	17. 5	87. 5	19. 8	67. 7	4. 1	98. 4	17. 8	11. 4	124 .5	39. 8	8.9	D
<i>Lagostomus maximus</i>	64. 6	36. 5	7.4	8	19. 3	87. 6	20. 8	66. 8	7. 4	94. 7	18. 4	10. 9	118 .7	38. 6	8.7	D

<i>Lagostomus maximus</i>	57.6	28.93	6.45	6.4	15.68	79.59	16	63.59	3.06	?	?	?	?	?	?	D
<i>Myocastor coypo</i>	57.9	24.5	5.7	8	17.6	76.9	16	60.9	3.7	77.7	9.4	98.2	6.6	?	?	O D
<i>Myocastor coypo</i>	57.9	27.3	5.8	6.6	17.2	84.6	14.9	69.7	3.1	77.8	7.7	8.4	92.7	40.3	6.5	O D
<i>Myocastor coypo</i>	58.9	24.3	7.6	6.9	17.6	89.3	17	72.3	6.9	77.5	9.5	8.7	94.6	44.2	7	O D
<i>Myocastor coypo</i>	62.52	28.34	7.23	6.76	18.91	91.66	18.61	73.05	3.36	81.25	11.49	9.9	99.08	47.21	6.12	O D
<i>Galea musteloides</i>	31.68	14.69	2.69	3.42	5.25	33.4	7.44	25.96	1.72	38.88	5.47	4.08	44.04	16.2	2.7	O D
<i>Galea musteloides</i>	27.3	12	1.8	2.4	4.84	28.4	5.6	22.8	0.6	32.5	4.8	3.3	38.4	15.1	2	O D
<i>Microcavia sp.</i>	28.76	10.87	2.31	2.32	5.75	33.24	4.81	3	?	?	?	?	?	?	?	O D
<i>Microcavia sp.</i>	34.63	12.76	2.67	3.08	7.15	39.17	5.93	4.2	?	?	?	?	?	?	?	O D
<i>Microcavia sp.</i>	27.21	11.74	2.14	2.87	5.95	31.5	4.61	3.74	?	?	?	?	?	?	?	O D
<i>Microcavia sp.</i>	30.98	10.64	2.29	3.26	5.57	37.02	5.27	3.41	?	?	?	?	?	?	?	O D
<i>Microcavia sp.</i>	31.1	10.08	2.19	2.81	5.62	37.31	5.6	3.22	?	?	?	?	?	?	?	O D
<i>Microcavia sp.</i>	32.89	14.09	2.2	3.39	6.28	40.43	5.57	4.02	?	?	?	?	?	?	?	O D
<i>Microcavia sp.</i>	33.26	13.55	2.52	3.08	5.85	39.49	4.94	3.74	?	?	?	?	?	?	?	O D
<i>Microcavia sp.</i>	26.53	10.02	1.79	2.22	5.74	31.17	3.92	2.66	?	?	?	?	?	?	?	O D

<i>Microcavia sp.</i>	33. 71	13. 57	2.6 4	3.0 9	6.4 1	38. 97	5.5 4	4.1 2	?	?	?	?	?	?	?	O D
<i>Microcavia sp.</i>	35. 15	11. 11	2.5 1	3.0 3	6.2 7	34. 73	6.5 9	28. 14	1. 33	39. 96	5.4 4	3.6 3	48. 29	16. 77	3.3 7	O D
<i>Microcavia sp.</i>	27. 11	10. 47	1.9 9	2.4 3	4.9 6	33	4.5 7	3.6 7	?	?	?	?	?	?	?	O D
<i>Cavia apera</i>	39. 3	17. 7	2.5	4.5	6.4	43. 2	9.1	34. 1	2. 1	48	7.2	5.7	50. 6	19. 8	3.3	G
<i>Cavia apera</i>	25. 3	9.3	2	2.5	5.7	26. 1	6	20. 1	1	29. 5	4.1	3.7	31. 4	9.9	2.3	G
<i>Cavia apera</i>	21. 4	1.8	2.3	5.1	21. 9	4.2	17. 7	1	24 .8	2.8	27. 6	9.7	1.8	?	?	G
<i>Cavia apera</i>	38. 3	14. 7	3.2	4.5	6.7	40. 7	7.9	32. 8	2. 1	47. 7	6.7	5.6	49. 7	18. 4	3.1	G
<i>Cavia apera</i>	37. 6	16	3.9	6.9	8.1	42. 7	9.6	33. 1	2. 1	45. 8	5.5	7.3	48. 2	4.1	?	G
<i>Cavia apera</i>	44. 1	19	3.8	6.3	8.2	49. 3	9.9	39. 4	2	53. 4	7.5	7.4	58. 5	4.6	?	G
<i>Cavia apera</i>	41. 4	15. 7	3.4	6.5	8.1	45. 8	9.6	36. 2	1. 9	50. 4	8.2	6.8	52. 6	25	3.9	G
<i>Cavia apera</i>	40	16. 3	3.4	4.2	7.4	44. 1	8.5	35. 6	2. 6	50. 1	6.5	6	50. 5	21. 1	3.5	G
<i>Cavia apera</i>	35. 49	11. 62	2.8 7	3.4	6.5 7	44. 62	6.8 1	4.1	?	?	?	?	?	?	?	G
<i>Dasyprocta sp.</i>	70. 3	32. 1	4.5	5.9	12. 9	76. 7	13. 7	63	3. 5	82. 9	10	9.5	96. 1	32. 2	6.5	C
<i>Dasyprocta sp.</i>	65. 64	29. 9	4.5 5	6.1 3	12. 48	70. 7	11. 53	59. 17	3. 45	77. 95	9.4 6	8.7 1	89. 29	31. 12	6.3 8	C
<i>Dasyprocta sp.</i>	62. 19	26. 84	5.0 5	6.6 5	12. 3	71. 66	11. 51	60. 15	3. 46	76. 4	9.0 2	7.9 8	89. 47	28. 77	6.3 5	C

<i>Dolichotis patagonum</i>	107 .92	49. 5	7.6 7	10. 87	18. 94	185 .68	26. 55	159 .13	1. 09	129 .76	16. 84	12. 85	171 .33	76. 93	10. 55	C
<i>Dolichotis patagonum</i>	170 .45	26. 11	144 .34	1.5 4	164 .63	40. 95	10. 68	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	? ?	C	
<i>Dolichotis patagonum</i>	103 .6	52. 1	7.3	10. 9	18. 3	167 .4	25. 8	141 .6	1. 6	122 .9	13. 8	12. 5	163 .2	36. 4	10. 8	C
<i>Dolichotis patagonum</i>	111 .4	38. 3	7.7	11. 7	18. 8	193	28. 1	164 .9	1. 5	128 .9	11. 2	12. 7	186	42. 7	12. 5	C
<i>Dolichotis patagonum</i>	104 .3	49. 9	9.2	8.6	18. 3	167	25. 5	141 .5	2. 1	116 .2	11. 8	12. 3	167	11. 6	? ?	C
<i>Dolichotis patagonum</i>	105	44. 2	8.2	9.9	18. 3	179	25. 4	153 .6	2. 2	122 .4	11. 6	11. 7	156 .2	36. 1	10 ?	C
<i>Hydrochaeris hydrochaeris</i>	160	79. 5	14. 5	23. 3	41. 6	163 .7	43. 7	120	14	198 .5	32. 2	22. 2	173 .8	70. 1	16. 2	C S
<i>Hydrochaeris hydrochaeris</i>	142 .4	69. 3	11. 5	20. 1	38	148 .2	36. 7	111 .5	10 .9	178 .9	23. 5	19. 6	162 .5	59. 9	13. 7	C S
<i>Lagidium viscacia</i>	55. 6	26. 3	4.4	5.7	11. 6	65	11. 8	53. 2	2. 7	83. 9	5.6	7.4	105 .9	42. 3	6.2	J
<i>Lagidium viscacia</i>	58. 9	27. 2	4.5	5.6	11. 6	70. 5	12. 5	58 5	2. 9	88. 7	5.9	8.1	112 .5	31. 3	6.9	J
<i>Lagidium viscacia</i>	60. 3	26. 5	4.9	6.5	12. 1	70. 3	13. 4	56. 9	3 9	90. 8	4.6	8.4	111 .2	33. 2	7.3	J
<i>Chinchilla sp.</i>	36. 2	15	2.2	2.7	6.8	49. 7	7.4	42. 3	1. 1	55	5.6	4.8	70. 8	19. 8	3.4	J
<i>Chinchilla sp.</i>	35. 1	15. 3	2.7	3.6	7	50. 7	8.6	42. 1	1. 8	56. 7	4.9	4.8	68. 9	17. 5	3.5	J
<i>Chinchilla sp.</i>	32. 1	13	2.6	2.7	6.7	45	6.8	38. 2	1. 4	51. 5	3.3	5.2	62	16. 4	4	J
<i>Chinchilla sp.</i>	35	16. 5	2.9	3.5	70. 1	51. 5	7.5	44	1. 6	56. 9	4.2	4.8	69. 6	20. 3	3.8	J

<i>Chinchilla</i> sp.	33. 9	13. 4	2.1	2.7	6.6	49. 7	7.3	42. 4	1. 6	52. 9	4.8	5	67. 6	19. 2	3.4	J
<i>Mononykus</i> <i>olecranus</i>	36. 7	7.9	7.9	5.5	15	43. 4	7	36. 4	? ?	138 .6	? ?	9	175 .2	57	11	-
<i>Patagonykus</i> <i>puertai</i>	285 *	? ?	12	10	49	99	2.2	96. 8	9	? ?	? ?	20	? ?	? ?	? ?	-
<i>Haplocheirus</i> <i>sollers</i>	104 .32	? ?	13	11	36	90. 11	6	84. 11	8	214 .32	? ?	17. 48	269 .26	? ?	? ?	-

Tabla VII.5. Lista de taxones y medidas (en mm) del miembro anterior tomadas de 51 especies de mamíferos caviomorfos utilizados en este estudio con la incorporación de *Haplocheirus*, *Patagonykus* y *Mononykus*. Abreviaturas: HL, longitud funcional del húmero; DLH, longitud deltoidea del húmero; TDH, diámetro transversal del húmero; APDH, diámetro anteroposterior del húmero; DEH, diámetro de los epicóndilos; UL: longitud total de la ulna; OL, longitud de la ulna; FUL, longitud funcional de la ulna; TDU, diámetro transversal de la ulna; FL: longitud funcional del fémur; DMT: extensión distal del trocánter mayor; TDF, diámetro transversal del fémur; TL, longitud de la tibia; PT: longitud tibial proximal; TDT, diámetro transversal de la tibia; ?, valor desconocido; *, valor estimado; -, modo locomotor desconocido.

El análisis de discriminante lineal (LDA) realizado a partir de la matriz de datos de aves (Tabla VII.4) clasificó a los tres alvarezsaurios (*Haplocheirus*, *Patagonykus* y *Mononykus*) como “no nadadores” (PC1 y PC2 representados por el 52,75% y 32,76% de la varianza total, respectivamente), grupo que incluye a aves cursoriales y voladoras. En cuanto a la tasa de reclasificación (TR) es relativamente alta, siendo de 64,11%. Las cargas de las componentes principales 3 y 4 (PC3 y PC4) relacionan la expansión mediolateral con la longitud total del húmero y la ulna, por lo que estas dos componentes están relacionadas con la musculatura del miembro anterior, permitiendo la inferencia del hábito locomotor. Por lo tanto, el gráfico generado (Figura VII.17) se realizó a partir de estas dos componentes. Curiosamente, el gráfico muestra a *Haplocheirus* dentro de las envolventes convexas de los grupos “no nadadores”, “propulsados por pie”, “nadadores de superficie”,

y “nadadores subacuáticos”, mientras que *Patagonykus* y *Mononykus* se encuentran por fuera, pero en cercanía de la envolvente convexa de no-nadadores.

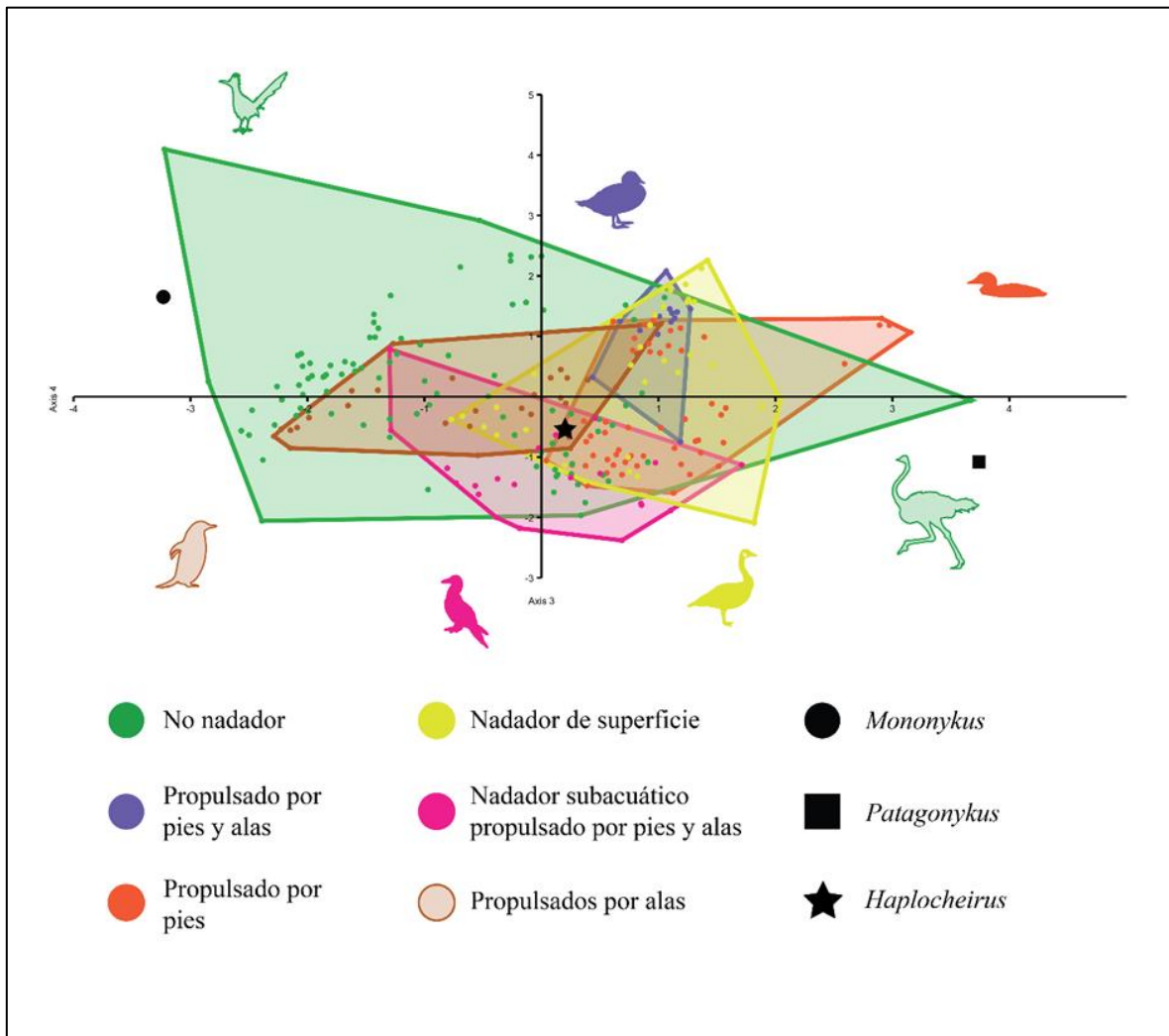


Figura VII.17. Gráfico de análisis discriminante realizado a partir de las medidas del miembro anterior de 245 especies de aves existentes con la incorporación de *Haplocheirus*, *Patagonykus* y *Mononykus*.

El LDA que se llevó a cabo a partir de la matriz de datos de caviomorfos (Tabla VII.5), clasificó a *Patagonykus* como “generalizado”, grupo que incluye formas que tienen hábitos de excavadores ocasionales y son buenos cursores. *Mononykus* se clasificó como un “excavador ocasional”, mientras que *Haplocheirus* no pudo ser clasificado. El PC1 y PC2 están representado por el 54,59% y 24,67% de la varianza total, respectivamente. La tasa de

reclasificación (TR) es muy alta, siendo de 88,89%. Las cargas de las PC3 y PC4 relacionan el largo total del húmero, ulna, y tibia, largo total del proceso de olecranon, diámetro transversal del húmero y fémur, y la extensión distal del trocánter mayor. Estas variables están relacionadas con los índices de robustez del húmero, epicóndilo (indica el desarrollo de los músculos flexores, pronadores y supinadores), y habilidad fosorial. Tal como mencionan Elissamburu y Vizcaíno (2004), estos tres índices son buenos indicadores de fosorialidad. Por lo tanto, en el gráfico generado (Figura VI.18) se optó por realizarlo a partir de estas componentes. En la figura VII.18, *Haplocheirus* se ubica por fuera de todas las envolventes convexas, pero muy cercanamente sobre el borde superior de los “excavadores ocasionales”. Al igual que en el análisis anterior realizado a partir de la base de datos en aves, este alvarezsaurio basal también se ubica próximo a las formas “cursoriales-nadadores”. Esto genera una gran interrogante, ya que podría indicar una marcada tendencia en las formas basales o bien un sesgo muestral. Respecto a *Mononykus*, este taxón se ubica en el centroide de los “excavadores ocasionales”, y en los extremos superiores de los grupos “generalizados” y “cursoriales”. El alvarezsáurido *Patagonykus*, se ubica en el extremo inferior de los “excavadores ocasionales”, y muy cerca de los centroides de las envolventes convexas “generalizados” y “cursoriales”. Nuevamente, se observan adaptaciones diferentes entre los Patagonykinae y Parvicursorinae.

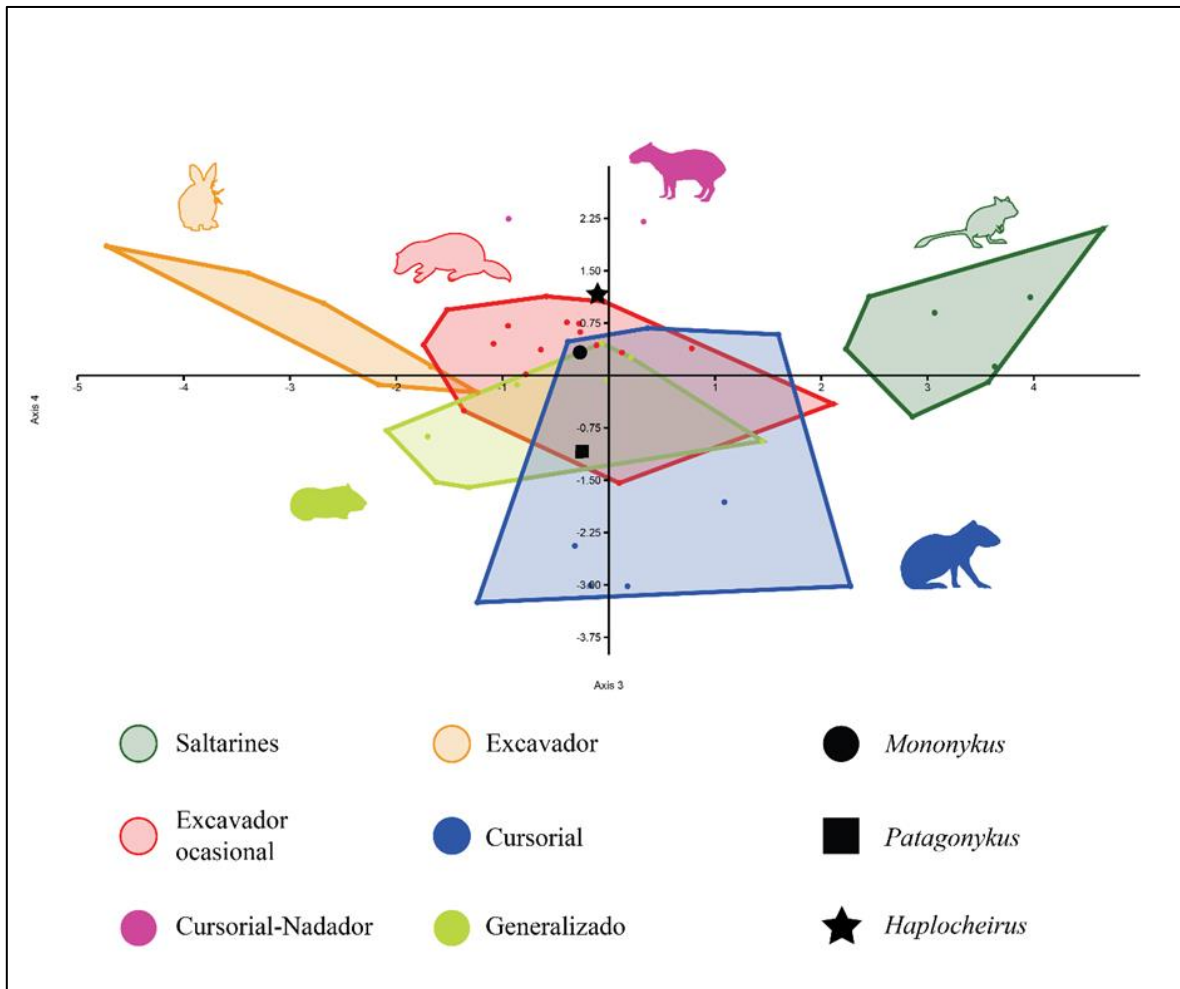


Figura VII.18. Gráfico de análisis discriminante realizado a partir de las medidas del miembro anterior de 51 especies de mamíferos caviomorfos con la incorporación de *Haplocheirus*, *Patagonykus* y *Mononykus*.

7.4.4. Análisis de conglomerados

Además del LDA, se realizó un análisis de conglomerados en los diferentes conjuntos de datos utilizando el algoritmo de agrupamiento jerárquico (*hierarchal clustering*) y un agrupamiento de unión de vecinos (*neighbour-joining*), eligiendo distancias euclidianas para el índice de similitud. Este método permite encontrar agrupaciones jerárquicas en conjunto de datos multivariados, y visualizar la distribución de los taxones analizados. Este método se realizó utilizando Past3 versión 3.19 (Hammer *et al.*, 2001).

El análisis de conglomerados realizado a partir de la matriz de datos de aves (Tabla VII.4), utilizando la opción de agrupamiento jerárquico (*hierarchal clustering*) recuperó al alvarezsaurio basal *Haplocheirus* relacionándolo con el morfoclado de Spheniscidae, precisamente con el género *Aptenodytes*. *Patagonykus* se recuperó estrechamente relacionado con los Pelecanidae, precisamente con el género *Pelecanus*, mientras que el alvarezsáurido Parvicursorinae *Mononykus* se recuperó junto con los morfocladados mencionados anteriormente. El análisis de conglomerados realizado mediante la opción de unión de vecinos (*neighbour-joining*), recuperó a los tres alvarezsaurios estrechamente relacionados con los Spheniscidae, precisamente a *Haplocheirus* y *Patagonykus* relacionándolos con el género *Aptenodytes*, mientras que *Mononykus* se relaciona con el género *Eudiptula*.

El análisis de conglomerados realizado a partir de la matriz de datos de mamíferos caviomorfos (Tabla VII.5), cuando se utiliza la opción de agrupamiento jerárquico (*hierarchical clustering*), se recupera a *Haplocheirus* y *Patagonykus* como estrechamente relacionados con *Hydrochoerus hydrochaeris*, mientras que *Mononykus* se recuperó estrechamente relacionado con los morfocladados que incluyen formas con hábitos cursoriales, excavadores y excavadores ocasionados, tales como *Dolichotis*, *Dasyprocta*, *Lagostomus* y *Myocastor*. El análisis de conglomerados realizado a partir de la opción de unión de vecinos (*neighbour-joining*), recuperó a *Haplocheirus* y *Patagonykus* como morfocladados de *Dolichotis* y *Hydrochoerus*, mientras que el pequeño Parvicursorinae *Mononykus* se recuperó dentro de un morfoclado integrado por *Chinchilla*, *Cavia*, *Galea*, *Microcavia* y *Lagostomus*.

7.4.5. Cambios ontogenéticos y su significado funcional y ecológico de las falanges ungueales manuales

Fowler *et al.* (2020) dieron a conocer un nuevo alvarezsáurido de la Formación Hell Creek (Maastrichtiano superior) de Montana, sobre la base de tres ungueales manuales II-2, un radio y metatarsal III parcialmente completos. *Trierarchuncus prairiensis*, es el primer alvarezsáurido del cual se conoce una serie ontogenética de un elemento particular (*i.e.*, falange ungueal manual II-2; Fowler *et al.*, 2020). Más recientemente, Freimuth y Wilson (2021) describieron dos nuevas ungueales manuales referidas a *Trierarchuncus*, y junto con

las tres falanges manuales descritas anteriormente por Fowler *et al.* (2020), forma una serie de tamaños progresivos que va acompañada de una notable expresión de caracteres derivados. Estas dos nuevas garras permiten llenar un vacío en el desarrollo ontogenético entre las ungueales plesiomórficas y las características diagnósticas expresadas por el individuo más grande.

Dado el acompañamiento de un aumento progresivo y la expresión creciente de caracteres más derivados, Freimuth y Wilson (2021) pudieron evaluar la secuencia del desarrollo de los caracteres ontogenéticos de las ungueales de *Trierarchuncus* partiendo de la hipótesis de Fowler *et al.* (2020), la cual menciona que dicha serie de ungueales manuales representa una serie ontogenética del único alvarezsáurido conocido hasta el momento de la Formación Hell Creek. Según Freimuth y Wilson (2021), la ungueal manual MOR 3098 es estrecha proximalmente con respecto al ancho transversal relativo observado en las garras de mayor tamaño, mientras que MOR 10889 solo es estrecha dorsalmente y ancha ventralmente. BDM 01 y DDM 1682.32 son transversalmente anchas tanto ventralmente como dorsalmente, mientras que en MOR 6622 no solo es transversalmente ancha sino que está fuertemente pellizcado en la línea media de la superficie articular proximal con el desarrollo de un talón proximoventral. También se observa un cierre gradual del surco lateral y del foramen ventral, con la presencia de un surco ventral poco profundo a lo largo de la serie ontogenética (MOR 3098-MOR 6622), lo cual está relacionado con la acreción gradual que se produce de manera lateral al foramen ventral, y por ende con el aumento del desarrollo de las crestas que rodean los surcos ventrales. Asimismo, se observa un desarrollo cada vez más prominente de las rugosidades en el tubérculo flexor, y alrededor del borde proximal del talón proximoventral. Por último, la continua acreción lateral del hueso produce el desarrollo de rugosidades prominentes en forma de proyecciones de tipo “espolón” sobre el borde proximal de la garra (Fowler *et al.*, 2020; fig. 3).

Tal como mencionan Freimuth y Wilson (2021), el desarrollo ontogenético de taxones derivados recapitula la historia evolutiva del clado al que pertenecen (*n.b.*, ley biogenética fundamental de Haeckel), es decir, que los individuos inmaduros de taxones derivados expresan caracteres de individuos maduros de taxones ancestrales. Estos autores,

mencionan que esta serie ontogenética (aunque con incongruencias) refleja la historia evolutiva de la falange ungueal manual del clado Alvarezsauridae. No obstante, se necesita un buen conocimiento de la filogenia para realizar tal afirmación, o para sostener que la ontogenia de los alvarezsaurios recapitula su filogenia. Freimuth y Wilson (2021) basan sus observaciones en función de la filogenia propuesta por Fowler *et al.* (2020) que sostiene que los Patagonykinae no forman un grupo válido y que además se ubican por fuera de Alvarezsauridae, pero dentro de Alvarezsauria. Además, Fowler *et al.* (2020) recuperan a *Alvarezsaurus calvoi* como un Alvarezsauridae derivado y al subclado Parvicursorinae dentro de una gran politomía. De hecho, Freimuth y Wilson (2021) mencionan que, al comparar la serie ontogenética propuesta por ellos, la morfología general difiere de la falange ungueal manual II-2 del alvarezsáurido de la Formación Bissekty, *Alvarezsaurus* y MCF-PVPH-102. Esto se debe a la posición filogenética que ocupan estos taxones en la hipótesis filogenética propuesta por estos autores. Del mismo modo, el alvarezsáurido de la Formación Bissekty comparte más características con los individuos inmaduros de *Trierarchuncus*. En este sentido, la hipótesis de Fowler *et al.* (2020) sobre la propuesta evolutiva de la falange ungueal manual II-2 se contradice con la filogenia utilizada por Freimuth y Wilson (2021). Además, es probable que la mayoría de los cambios ontogenéticos reflejen caracteres propios de los Parvicursorinae y no de los Alvarezsauridae. Basado en el análisis filogenético obtenido en esta tesis, se propone en este trabajo una serie ontogenética alternativa que podría dar cuenta, de manera más parsimoniosa, la sucesión de caracteres dentro del clado Alvarezsauridae y del subclado Parvicursorinae (ver más abajo).

La superficie articular proximal de la falange ungueal manual de *Alvarezsaurus* se destaca por ser dorsalmente ancha y ventralmente estrecha. Este carácter no es coincidente con ninguno de los caracteres comprendidos por la serie ontogenética propuesta por Freimuth y Wilson (2021), pero sí es consistente con la morfología de taxones maduros más ancestrales tales como *Bannykus*. Dado que ambos especímenes conocidos de Patagonykinae (*i.e.*, MCF-PVPH-37 y MCF-PVPH-102) representan individuos maduros, es posible hipotetizar que, muy probablemente, la secuencia de crecimiento dentro de Alvarezsauridae es opuesta a la que sugieren Freimuth y Wilson (2021), y que la secuencia propuesta por ellos es solo referible a los Parvicursorinae.

Una secuencia de crecimiento alternativa para las falanges ungueales manuales dentro del clado Alvarezsauridae es la siguiente: 1) superficie articular proximal transversalmente estrecha, tal como ocurre en los alvarezsaurios más basales tales como *Aorun*; 2) superficie articular proximal dorsalmente ancha y ventralmente estrecha, y 3) superficie articular proximal transversalmente ancha dorsal y ventralmente. Si bien esta propuesta es fuertemente especulativa dado que no hay material de individuos juveniles para sustentarla, parece ser mucho más plausible, ya que la misma no exceptúa el material patagónico como lo hacen Freimuth y Wilson (2021). Según estos autores, un carácter que se encuentra estrechamente relacionado con la acreción lateral de la superficie articular proximal es el desarrollo de un talón proximoventral. Dicho talón se encuentra subdesarrollado tanto en *Alvarezsaurus* como MCF-PVPH-102, y su morfología se asemeja a los estadios 2 y 3 respectivamente dentro de la serie propuesta por Freimuth y Wilson (2021). En la serie propuesta por Freimuth y Wilson (2021), se observa un cierre gradual del surco lateral y del foramen ventral, con la presencia de un surco ventral poco profundo a lo largo de la serie ontogenética MOR 3098-MOR 6622. Al examinar las falanges ungueales manuales de *Alvarezsaurus* y MCF-PVPH-102, los surcos laterales y forámenes ventrales son consistentes con los estadios 1 y 2, respectivamente. No obstante, tanto en *Alvarezsaurus* como en MCF-PVPH-102 no se observa un surco ventral; por el contrario, en las formas patagónicas se desarrolla una quilla en su superficie proximoventral. Por lo tanto, el desarrollo de un surco ventral poco profundo es una adquisición de los Parvicursorinae y no de los Alvarezsauridae como plantean Freimuth y Wilson (2021). De esta manera, el aumento en el desarrollo de las crestas o bordes que rodean a ambos forámenes ventrales, también es un carácter de los Parvicursorinae más derivados, así como también la presencia de tubérculos flexores en forma de espolón. No obstante, la presencia de rugosidades cada vez más prominentes en las superficies laterales más proximales y en la superficie proximoventral del talón, parecerían ser caracteres ontogenéticos que recapitulan cambios evolutivos de los Alvarezsauridae.

Un rasgo interesante no mencionado por Fowler *et al.* (2020) y Freimuth y Wilson (2021), es el cambio en la curvatura que se observa en la ontogenia de la falange ungueal manual de *Trierarchuncus*, que va aproximadamente desde los 120° hasta los 127°. De hecho, tal como menciona Lautenschlager (2014), la diversidad morfológica de las falanges

ungueales manuales se encuentra estrechamente relacionada con una funcionalidad específica. En este contexto, los cambios que se observan a lo largo de la serie ontogenética de *Trierarchuncus*, reflejarían distintas funciones particulares en su ecología.

La falange ungueal manual del alvarezsaurio basal *Shishugounykus* se encuentra dañada, por lo que es difícil calcular el ángulo exterior e interior de la garra. No obstante, se aplicó el método de Fowler *et al.* (2009, 2011) que permite reconstruir el arco exterior e interior de la garra dañada y calcular los ángulos de la curvatura de dicho elemento. El valor estimado del ángulo de curvatura exterior fue de 89,4°, mientras que el ángulo de curvatura interior fue de 156,6°. Estos valores son muy similares a los obtenidos para el pequeño alvarezsaurio inmaduro *Aorun*, reflejando de esta manera la condición ancestral de Alvarezsauria. Estos ángulos aumentan en los alvarezsaurios no Alvarezsauridae (*i.e.*, *Haplocheirus*, *Bannykus* y *Tugulusaurus*), siendo elementos cortos y fuertemente curvados (ver Tabla VII.6). Con respecto al clado Alvarezsauridae, los valores estimados para *Alvarezsaurus* son menores a los de MCF-PVPH-102 (y probablemente también a *Patagonykus*), incluso con los valores calculados para los Parvicursorinae. No obstante, los Patagonykinae poseen elementos cortos y fuertemente curvados, condición contraria a la que se observa en los Parvicursorinae, cuyas garras son en general alargadas y ligeramente curvadas (Figura VII.16).

Taxon	Ángulo exterior	Ángulo interior	Valores estimados
<i>Shishugounykus</i>	89,4	156,6	*
<i>Aorun</i>	81,3	149,6	
<i>Haplocheirus</i>	122,8	185,8	
<i>Bannykus</i>	102,9	178,6	
<i>Tugulusaurus</i>	128,57	205,13	
<i>Alvarezsaurus</i>	110,7	172,7	*
MCF-PVPH-102	133,4	190,5	*
<i>Trierarchuncus</i>	127,1	175	
Alvarezsauridae indet. de la Fm. Bissekty	129,6	182,1	*
<i>Albertonykus</i>	115,2	171,8	*
<i>Linhenykus</i>	108,9	159,6	
<i>Mononykus</i>	122,6	85,9	*
<i>Falcarius</i>	123,6	104,9	

<i>Beipiasaurus</i>	112,7	69,3
<i>Alxasaurus</i>	91,5	49,1
<i>Nothronychus</i>	125,9	180,7
<i>Therizinosaurus</i>	85,2	64,1

Tabla VII.6. Cálculos de ángulos exterior e interior en ungueales manuales.

Lautenschlager (2014), a partir del análisis de la forma de las falanges ungueales manuales de diversos grupos de terópodos y mamíferos, determinó que los Alvarezsauridae ocupan un pequeño morfoespacio claramente separado de todos los demás maniraptoriformes, mientras que el clado Therizinosauria abarca una amplia diversidad morfológica dentro del morfoespacio. Este autor, además, calculó el estrés generado en diferentes escenarios funcionales probables sobre las diferentes falanges ungueales manuales de los Therizinosauria a partir de elementos finitos. Determinó que la morfología ungueal corta y compacta registra un estrés muy bajo, mientras que la magnitud del estrés aumenta con la curvatura y particularmente con el alargamiento (Lautenschlager, 2014). Dado que el estrés generado en los posibles escenarios está vinculado con la curvatura de las falanges ungueales manuales, es posible determinar de manera indirecta y muy genérica el estrés sobre las falanges ungueales manuales de Alvarezsauria a partir de los ángulos exteriores e interiores de las garras. Para ello, primero se determinaron los ángulos de curvatura de los diferentes taxones therizinosaurios estudiados por Lautenschlager (2014), y luego fueron ploteados junto con los diferentes alvarezsaurios calculados previamente (ver Tabla VII.6). El gráfico generado muestra a *Falcarius* y *Beipiasaurus* cerca de *Mononykus*, mientras que *Haplocheirus*, *Tugulusaurus*, MCF-PVPH-102, *Trierarchuncus* y el alvarezsaurio de la Formación Bissekty se agrupan muy cercanamente con *Nothronychus*. Respecto a los alvarezsaurios restantes, estos se encuentran distribuidos en el cuarto cuadrante del morfoespacio generado, mientras que *Alxasaurus* y *Therizinosaurus* se ubican en el cuadrante tres (ver Figure VII. 19). Estos resultados podrían estar indicando que las garras de los alvarezsaurios podrían ser propensas a romperse bajo una función de excavación por arañazos (función plausible según Senter, 2005). Dada la morfología de las falanges ungueales manuales de *Falcarius*, *Beipiasaurus* y *Nothronychus* los escenarios que produjeron menor estrés fueron “hook-and-pull” (enganchar y tirar) y “piercing”

(perforación). Por lo tanto, en función de esta mera comparación, los alvarezsaurios podrían haber realizado funciones tales como *hook-and-pull* y *piercing*, donde el brazo funcionaría como una sola unidad. Además, el agrupamiento de alvarezsáuridos tales como *Albertonykus*, *Linhenykus* y *Alvarezsaurus* junto a formas basales podría deberse a su condición de inmadurez esquelética, tal como mencionan Fowler *et al.* (2020) y Freimuth y Wilson (2021), o bien a que se hallaban adaptados a funciones muy particulares en su ecología.

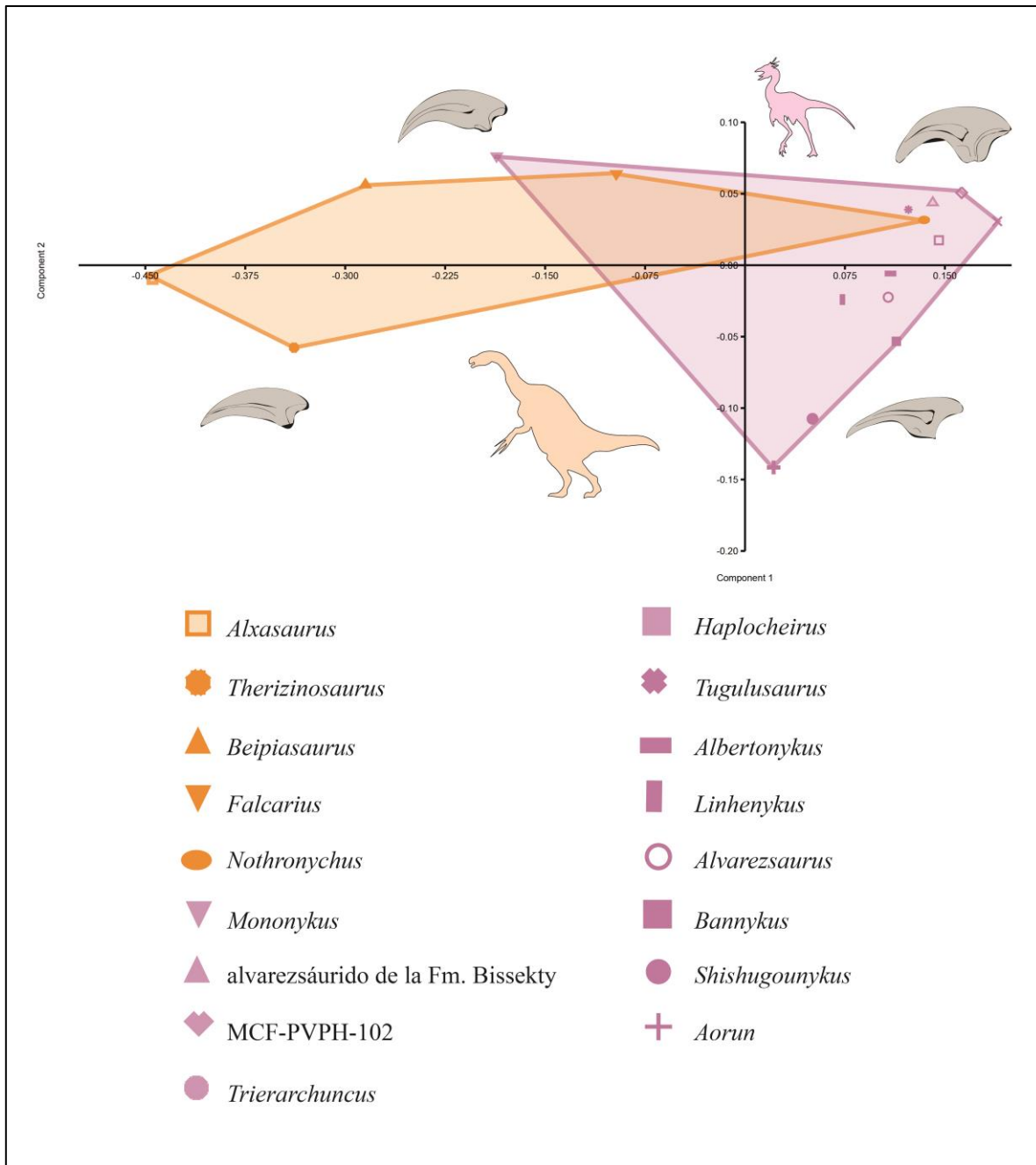


Figura VII.19. Gráfico de los ángulos calculados para los taxones seleccionados.

7.5. Miembros posteriores

Los terópodos están caracterizados por compartir un diseño locomotor común, es decir, mantienen una postura parasagital, son bípedos, digitígrados, y poseen miembros posteriores alargados y funcionalmente tridáctilos (Farlow *et al.*, 2000). Sin duda, los

terópodos utilizaron el sustrato para su desplazamiento espacial, aprovechando de manera genérica las fuerzas de fricción estática y dinámica que se generaron entre sus cuerpos y el sustrato utilizado. Dicho desplazamiento puede cumplir numerosos roles biológicos tales como búsqueda de alimentos, refugio, huida, interacciones, etc. En este contexto, es importante destacar la postura parasagital, ya que la misma está estrechamente relacionada con un sistema de respiración, un metabolismo y un coste energético mucho más eficiente (Vizcaíno, 2016).

El hábito locomotor terrestre se ha clasificado tradicionalmente en cuatro tipos o categorías diferentes: cursorial, subcursorial, mediportal y graviportal. Coombs (1978) y otros autores (e. g., Carrano, 1999; Farlow *et al.*, 2000), consideraron a los terópodos como animales cursoriales o subcursoriales, por tratarse de formas bípedas, digitígradas y con extremidades posteriores largas y orientadas parasagitalmente. Sin embargo, Carrano (1999) consideró que una categorización discreta de los hábitos locomotores podría no ser apropiada, ya que estos hábitos deberían evaluarse a lo largo de un morfoespacio multivariado continuo entre los dos extremos de hábitos locomotores, es decir, entre las condiciones graviportal y cursorial. En este contexto, los diferentes terópodos se dispersarían a lo largo de un morfoespacio continuo que incluye diferentes grados de cursorialidad, y cuya distribución en dicho morfoespacio podría reflejar tal diversidad ecomorfológica (Carrano, 1999; Farlow *et al.*, 2000). Estos autores argumentaron que los taxones con los segmentos distales de las extremidades posteriores (*i.e.*, tibia y metatarso) más alargados, un metapodio más delgado y comprimido, y los dígitos pedales laterales reducidos, probablemente tenían una mayor capacidad de cursorialidad, ubicándose más cerca del “extremo cursorial”. Sin embargo, aquellos taxones con segmentos de la extremidad posterior más cortos, con un metapodio más robusto y dígitos laterales menos reducidos, se alejarían de dicho extremo cursorial (ver Gianechini *et al.*, 2020 y referencias allí).

Trabajos previos han intentado enumerar las diferentes características morfológicas de estos taxones considerados tradicionalmente como “cursoriales”. Por ejemplo, se han listado las siguientes: extremidades relativamente largas; articulaciones en forma de bisagra; segmentos distales de las extremidades posteriores proporcionalmente más largas;

reducción, compresión o pérdida de la tibia y astrágalo, y de los metapodiales y falanges laterales; reducción o pérdida de grupos musculares distales o ubicación proximal de sus cicatrices; un movimiento de extremidades restringido al plano sagital; adquisición de postura parasagital; y metapodiales entrelazados, fusionados o reducidos a un solo elemento (Gambaryan, 1974; Coombs, 1978; Hildebrand, 1982, 1988; Garland y Janis, 1993; Carrano, 1999; Farlow *et al.*, 2000; Gianechini *et al.*, 2020). Además, varios de estos autores argumentaron que el alargamiento de los elementos más distales de los miembros posteriores (*i.e.*, tibia y metatarsos) permite aumentar la longitud de zancada y la velocidad de los movimientos, lo cual está relacionado con una mayor capacidad de “cursorialidad”. Según Vizcaíno (2016), el término “cursorial” es un claro ejemplo de un término de uso frecuente en la bibliografía, pero cuya definición no es clara. Además, la mayoría de los animales son capaces de llevar a cabo varios tipos de locomoción, por lo que la utilización del término “cursorial” oscurece la realidad sobre sus hábitos locomotores complejos (Vizcaíno, 2016).

Por otra parte, algunos autores mencionan que la morfología del metatarso podría brindar información sobre las capacidades “cursoriales”, ya que es la estructura principal que soporta el peso (Holtz, 1994; White, 2009; Xu *et al.*, 2002). Según White (2009), en los terópodos hay tres tipos de metatarso: plesiomórfico (o metatarso pre-subarctometatarso), subarctometatarso y arctometatarso (White, 2009). Estos autores también mencionan que aquellos taxones con estas últimas dos condiciones poseen elementos distales alargados, mayor zancada y, por lo tanto, mayor velocidad, confiriéndole al portador un diseño estructural mucho más eficiente (Holtz, 1994; White, 2009).

Al indagar en la literatura, se observa un cierto consenso en considerar a los miembros posteriores de los alvarezsáuridos cretácicos como delgados y con sus elementos distales mucho más alargados que los proximales (*i.e.*, la tibia/fíbula son mucho más largos que el fémur, y el metatarso es casi tan largo como la tibia/fíbula), y en suponer que dicha configuración de las extremidades posteriores y su condición arctometatarsal son indicativas de un estilo de vida cursorial (Carrano, 1999; Xu *et al.*, 2011, 2013). Según Averianov y Sues (2017), el pie de los Parvicursorinae estaba más adaptado a un estilo de vida cursorial que los alvarezsáuridos sudamericanos, tal como lo ejemplifica su estructura

arctometatarsal del pie y la fíbula distalmente reducida. Sin embargo, según la caracterización de la estructura del metatarso propuesta por White (2009), las formas sudamericanas se caracterizan por un subarctometatarso (Figura VII.20).

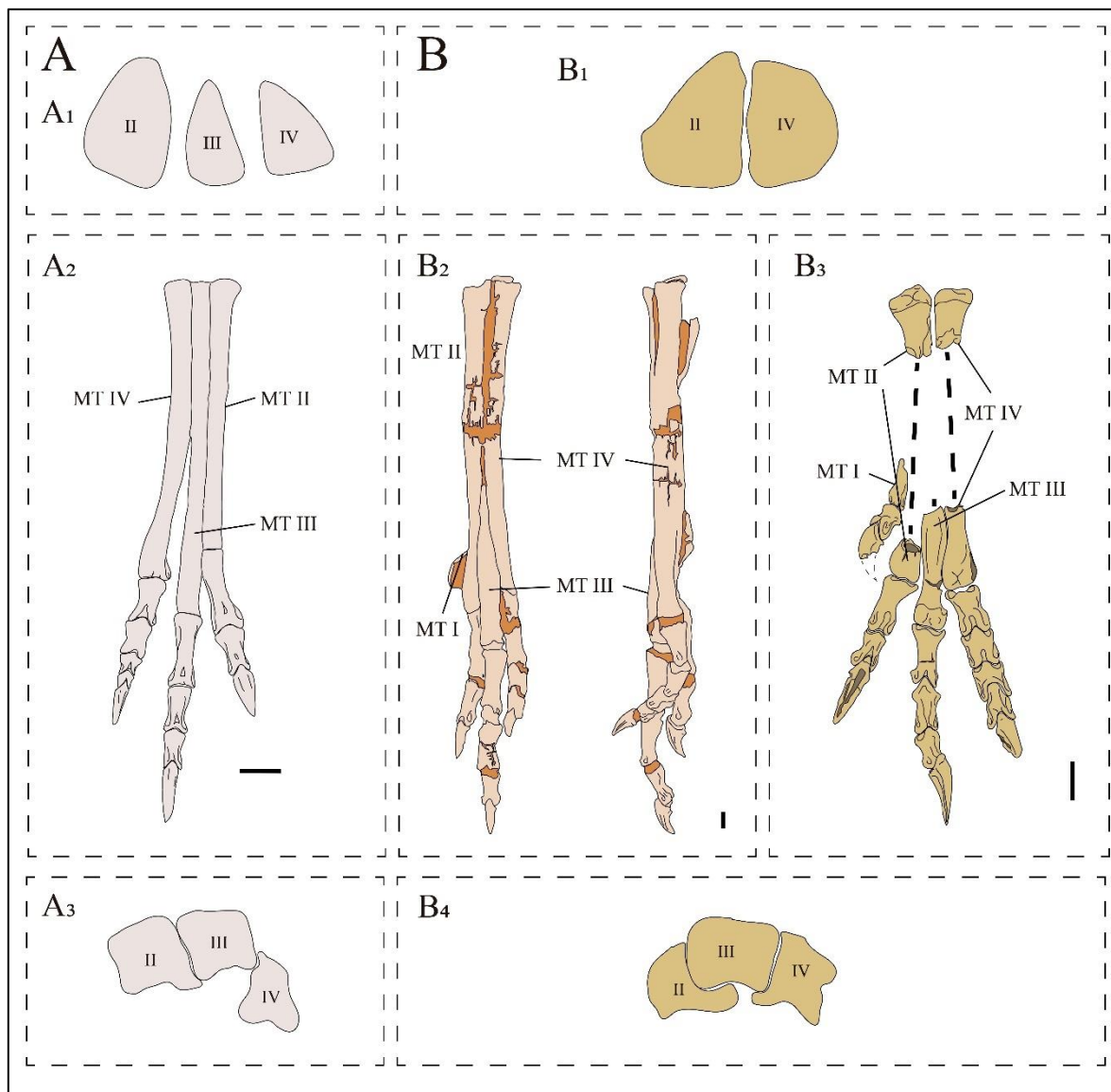


Figura VII.20. Metatarso de Alvarezsauridae mostrando la condición subarctometatarso (A), y arctometatarso (B). A₁, vista proximal del metatarso de *Achillesaurus*; A₂, vista craneal del metatarso de *Alvarezsaurus*; A₃, vista distal del metatarso de *Aorun*; B₁, vista proximal del metatarso de *Mononykus*; B₂, vista craneal y lateral del metatarso de *Kol*; B₃, vista craneal del metatarso de *Mononykus*; B₄, vista distal del metatarso de *Mononykus*. Abreviaturas: MT I,

metatarso I; MTII, metatarso II; MTIII, metatarso III; MTIV, metatarso IV. Escala equivalente a 1 cm.

Dado que el miembro posterior debe ser estudiado como un sistema completo para comprender mejor su función biomecánica, el objetivo de este apartado es realizar un estudio cuantitativo del mismo, así como establecer las diferencias morfológicas dentro de este grupo. Para poder arribar conclusiones sobre las posibles funciones del autopodio y de la extremidad posterior en general, se hicieron comparaciones con otros grupos de terópodos.

7.5.1. Longitud de los elementos que componen el miembro posterior: descripción de los Análisis de Componentes Principales

Con el fin de cuantificar las diferencias morfológicas del miembro posterior de los alvarezsaurios, se realizó un análisis morfométrico empleando el conjunto de datos de Gianechini *et al.* (2020). Dichas bases de datos (Tablas VII.7 y VII.8) consideran una amplia diversidad taxonómica y morfológica (ver Gianechini *et al.*, 2020).

Taxon	Longitud del Femur (FL)	Longitud de la Tibia (TL)	Longitud del Metatarso (ML)	Diámetro mediolateral del metatarso en la mitad de la diáfisis (ML)	Clado
<i>Buitreraptor gonzalezorum</i>	148	185	99	12,7	Dromaeosauridae
<i>Rahonavis ostromi</i>	88	120	48	9,5	Dromaeosauridae
<i>Bambiraptor feinbergi</i>	118	170	81	17	Dromaeosauridae
<i>Deinonychus antirrhopus</i>	336	382	164,4	49,3	Dromaeosauridae
<i>Velociraptor mongoliensis</i>	238	255	99,1	24,7	Dromaeosauridae
<i>Mahakala omnogovae</i>	79	110	51	7,5	Dromaeosauridae
<i>Microraptor zhaoianus</i>	74,26	94,22	47,76	5	Dromaeosauridae
<i>Zhenyuanlong suni</i>	193,4	260,3	129,8	18	Dromaeosauridae
<i>Zhongjianosaurus yangi</i>	59	78	39	4	Dromaeosauridae
<i>Sinovenator changae</i>	117,5	152,9	86,2	11	Troodontidae
<i>Anchiornis huxleyi</i>	70,5	108,6	58	6,9	Troodontidae
<i>Mei long</i>	81	106	58	7	Troodontidae
<i>Sinornithoides youngi</i>	140	198	111	11	Troodontidae
<i>Archaeopteryx</i>	50,3	74,6	39,6	4,1	Mesozoic Avialae
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	80,4	84	44,6	6,5	Mesozoic Avialae
<i>Confuciusornis sanctus</i>	46,85	53,29	25,64	4	Mesozoic Avialae
<i>Hongshanornis longicresta</i>	22	38	22	2	Mesozoic Avialae
<i>Zhongjianornis yangi</i>	48	71	29	5	Mesozoic Avialae
<i>Yanornis martini</i>	52	78	38	4,5	Mesozoic Avialae
<i>Yixianornis grabaui</i>	41	52	26	3	Mesozoic Avialae
<i>Anomalopteryx didiformis</i>	275	427	212	35	Dinornithiformes
<i>Dinornis</i>	470	990	518	75	Dinornithiformes
<i>Emeus</i>	287	493	220	45	Dinornithiformes
<i>Euryapteryx</i>	280	475	210	51	Dinornithiformes
<i>Megalapteryx didinus</i>	265	405	190	30	Dinornithiformes
<i>Pachyornis</i>	329	574	242	69	Dinornithiformes
<i>Struthio camelus</i>	312	536	462	31,3	Struthioniformes
<i>Pterocnemia pennata</i>	226	363	317	18,47	Struthioniformes
<i>Rhea</i>	222	384	305	24	Struthioniformes
<i>Rhynchotus rufescens</i>	70	95	59	4	Tinamiformes
<i>Eudromia elegans</i>	60,26	82,82	47,91	4,05	Tinamiformes
<i>Nothoprocta cinerascens</i>	55,87	74,02	43,28	3,48	Tinamiformes
<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	106,43	148,46	107,82	8,61	Accipitridae
<i>Elanus leucurus</i>	46,78	63,01	34,98	5,06	Accipitridae
<i>Polyborus plancus</i>	77,6	124,9	105,63	6,16	Falconiformes
<i>Milvago chimango</i>	44,41	66,09	51,89	3,24	Falconiformes
<i>Tyto alba</i>	58,24	98,04	70,11	4,53	Strigiformes
<i>Bubo virginianus</i>	73,84	118,65	62,69	7,91	Strigiformes
<i>Athene cucularia</i>	41,98	70,67	48,38	2,96	Strigiformes
<i>Asio flammeus</i>	73,36	107,21	59,27	6,46	Strigiformes
<i>Furnarius rufus</i>	23,05	43,64	33,58	1,74	Passeriformes
<i>Pitangus sulphuratus</i>	24,84	40,79	28,28	1,43	Passeriformes
<i>Turdus rufiventris</i>	29,11	51,15	38,09	1,68	Passeriformes
<i>Chunga burmeisteri</i>	72,67	154	122	6,51	Cariamiformes
<i>Cariama cristata</i>	88,08	231	207	5,97	Cariamiformes
<i>Haplocheirus sollers</i>	214,32	269,26	144,58	23	Alvarezsauria
<i>Alnashetri cerropolicensis</i>	77,96	101	58,41	6,77	Alvarezsauria
<i>Linhenykus monodactylus</i>	70	97,5	71,5	5	Alvarezsauria
<i>Parvicursor remotus</i>	52,6	75,6	58,1	3,4	Alvarezsauria
<i>Garudimimus brevipes</i>	371	388	229	52	Ornithomimosauria
<i>Beishanlong grandis</i>	660	660	403	116	Ornithomimosauria
<i>Archaeornithomimus asiaticus</i>	314	401	286	57	Ornithomimosauria
<i>Gallimimus bullatus</i>	660	735	520	66	Ornithomimosauria
<i>Ornithomimus edmontonicus</i>	435	475	310	24	Ornithomimosauria
<i>Struthiomimus altus</i>	480	535	365	39,4	Ornithomimosauria
<i>Rativates evadens</i>	397	430	296	24,8	Ornithomimosauria
<i>Khaan mckennai</i>	199	224	98,8	28	Oviraptorosauria
<i>Wulatelong gobiensis</i>	255	325	143	26,5	Oviraptorosauria
<i>Chirostenotes pergracilis</i>	310	367	208	43	Oviraptorosauria
<i>Avimimus portentosus</i>	188	257	153	14	Oviraptorosauria
<i>Dilong paradoxus</i>	181	203	117	47	Tyrannosauroidae
<i>Gorgosaurus libratus</i>	1040	1000	594	162	Tyrannosauroidae
<i>Albertosaurus sarcophagus</i>	1020	1030	590	141	Tyrannosauroidae
<i>Daspletosaurus torosus</i>	930	870	555	157	Tyrannosauroidae
<i>Tarbosaurus bataar</i>	970	870	535	140	Tyrannosauroidae
<i>Tyrannosaurus rex</i>	1340	1180	698	230	Tyrannosauroidae
<i>Allosaurus fragilis</i>	814	689	333	143	Basal Tetanurae
<i>Eustreptospondylus oxoniensis</i>	520	500	235	100	Basal Tetanurae
<i>Megalosaurus bucklandii</i>	700	650	393	212	Basal Tetanurae
<i>Coelophysis bauri</i>	245	255	150	28	Noetheropoda no Tetanurae
<i>Ceratosaurus nasicornis</i>	620	555	254	116	Noetheropoda no Tetanurae
<i>Dilophosaurus wetherilli</i>	557	580	300	106	Noetheropoda no Tetanurae
<i>Elaphosaurus bambergi</i>	529	608	391	87	Noetheropoda no Tetanurae
<i>Herrerasaurus ischigualastensis</i>	473	411	223	118	Herresauridae

Tabla VII.7. Mediciones efectuadas sobre los huesos largos del miembro posterior en diferentes taxones. Modificada de Gianechini *et al.* (2020).

El primer PCA realizado sobre los elementos largos del miembro posterior (*i.e.*, fémur, tibia y metatarsianos) resumen en el PC1 la longitud de la tibia y del metatarso, así como el ancho mediolateral del metatarsiano a mitad de la diáfisis; mientras que el PC2 resume la longitud del fémur y del metatarso. En otras palabras, sobre el eje negativo del PC1 se encuentran taxones con metatarsos cortos y anchos, y tibias cortas, mientras que en el eje positivo del PC1 se encuentran taxones con metatarsos alargados y delgados, y tibias alargadas (ver Figura VII.21). En el eje positivo del PC2 se agrupan taxones con fémures alargados y con metatarsos cortos y ligeramente delgados, mientras que en el eje negativo del PC2 se agrupan taxones con fémures más cortos y metatarsos más anchos y largos (ver Figura VII.21). Los PC1 y PC2 representan el 55,7% y 22,62% de la varianza total, respectivamente.

Taxon	F II-1	F II-2	F III-1	F III-2	F III-3	F IV-1	F IV-2	F IV-3	F IV-4	Longitud total del dígito II	Longitud total del dígito III	Longitud total del dígito IV	ID	LD IV/III	LD	LF II-2 / LF II-1	LF III-3 / LF III-2	LF IV-4 / LF IV-3	Clado
<i>Buitreaptor gonzalezorum</i>	19	16	30	19	17	23	17	15	15	35	66	70	0.53	1.061	0.53	0.84211	0.89474	1	Dromaeosauridae
<i>Bambiraptor feinbergi</i>	17.2	16.5	30.7	17.8	16.5	23.3	17.2	12.4	12.3	33.7	65	65.2	0.518	1.003	0.518	0.9593	0.92697	0.9919	Dromaeosauridae
<i>Neuquenraptor argentinus</i>	36	35	55	34	33	30	23	22		71	122	75	0.582		0.582	0.97222	0.97059		Dromaeosauridae
<i>Rahonavis ostromi</i>	12.5	11.6	19.8	13.1	10.7	15.1	10	7.3		24.1	43.6	32.4	0.553		0.553	0.928	0.81679		Dromaeosauridae
<i>Deinonychus antirrhopus</i>	47	49.9	64.4	44	41.3	55.5	41.8	35.2	32.6	96.9	149.7	165.1	0.647	1.103	0.647	1.0617	0.93864	0.9261	Dromaeosauridae
<i>Sinornithosaurus</i>	15	17	25	17.5	16.5	20	14	10	12	32	59	56	0.542	0.949	0.542	1.13333	0.94286	1.2	Dromaeosauridae
<i>Microaptor zhaotianus</i>	6.88	7.24	9.95	7.74	6.13	7.3	5.4	5.01	5.42	14.12	23.82	23.13	0.593	0.971	0.593	1.05233	0.79199	1.0818	Dromaeosauridae
<i>Archiopteryx huxleyi</i>	11.2	12.2	15.2	11.2	7.8	11.6	8.9	8.4	7.9	23.4	34.2	36.8	0.684	1.076	0.684	1.08929	0.69643	0.9405	Troodontidae
<i>Sinornithoides youngi</i>	21.7	11.7	23	19.2	15.8	18.2	13.9	11.7	13	33.4	58	56.8	0.576	0.979	0.576	1.03917	0.82292	1.1111	Troodontidae
<i>Talos sampsoni</i>	32.29	22.29	35.58	25.96	25.68	22.64	21.11	17.12	18.02	54.58	87.22	78.89	0.626	0.904	0.626	0.69031	0.98921	1.0526	Troodontidae
<i>Troodon inequalis</i>	50.5	29	66	41.2	39.3	34.2	28.3	23.6	24.5	79.5	146.5	110.6	0.543	0.755	0.543	0.57426	0.95388	1.0381	Troodontidae
<i>Archaeopteryx</i>	10.6	8.8	10.8	9.6	7.8	7.5	6.6	5.6	5.6	19.4	28.2	25.3	0.688	0.897	0.688	0.83019	0.8125	1	Avialae Mesozoicas
<i>Confuciusornis sanctus</i>	7.3	7.7	7.7	6.3	6	4.7	4.2	4	5.7	15	20	18.6	0.75	0.93	0.75	1.05479	0.95238	1.425	Avialae Mesozoicas
<i>Zhongjianornis yangi</i>	6.5	8	6.5	7	7	7	5	4	6.5	14.5	20.5	22.5	0.707	1.098	0.707	1.23077	1	1.625	Avialae Mesozoicas
<i>Yanoornis martini</i>	13	10	14	11	10	9	6	6	6	23	35	27	0.657	0.771	0.657	0.76923	0.90909	1	Avialae Mesozoicas
<i>Yixianornis grabaui</i>	11	9	11	9	8	7	5	5	6	20	28	23	0.714	0.821	0.714	0.81818	0.88889	1.2	Avialae Mesozoicas
<i>Rhea</i>	45.17	20.16	60.13	41.58	27.92	45.38	19.82	16.71	13.64	65.33	129.63	95.55	0.504	0.737	0.504	0.44631	0.67148	0.8163	Struthioniformes
<i>Nothoprocta cinerascens</i>	10.67	7.08	10.73	8.48	6.67	7.61	5.25	4.2	3.29	17.75	25.88	20.35	0.686	0.786	0.686	0.66354	0.78656	0.7833	Tinamiformes
<i>Bubo virginianus</i>	13.25	22.9	10.95	14.5	21.06	6.87	5.28	6.81	17.47	36.15	46.51	36.43	0.777	0.783	0.777	1.7283	1.45241	2.5653	Strigiformes
<i>Turdus rufiventris</i>	5.32	6.36	7.07	7.32	7.78	4.2	3.71	3.72	4.51	11.68	22.17	16.14	0.527	0.728	0.527	1.19549	1.06284	1.2124	Passeriformes
<i>Chungu burmeisteri</i>	11.34	14.51	20.03	15.34	12.15	14.06	8.25	6.34	6.65	25.85	47.52	35.3	0.544	0.743	0.544	1.27954	0.79205	1.0489	Cariamiformes
<i>Cariama cristata</i>	13.46	15.41	22.51	14.86	12.63	16.62	6.82	5.64	5.55	28.87	50	34.63	0.577	0.693	0.577	1.14487	0.84993	0.984	Cariamiformes
<i>Kol ghava</i>	44	29.9	43.2	31.2	24	23	20.3	16	11.2	73.9	98.4	70.5	0.751	0.716	0.751	0.67955	0.76923	0.7	Alvarezsauria
<i>Gallinimus bullatus</i>	102	52	90	70	50	62	43	32	30	154	210	167	0.733	0.795	0.733	0.5098	0.71429	0.9375	Ornithomimosauria
<i>Struthiomimus altus</i>	85	35	78	54	39	47	26	19	18	120	171	110	0.702	0.643	0.702	0.41176	0.72222	0.9474	Ornithomimosauria
<i>Aepyornithomimus tugrikiniensis</i>	59.08	32.09	52.11	42.73	29.48	32.88	24.34	19.8	17.68	91.17	124.32	94.7	0.733	0.762	0.733	0.54316	0.68991	0.8929	Ornithomimosauria
<i>Khaan mckennai</i>	29	18.2	31	21	17.3	22	16.4	13.6	12	47.2	69.3	64	0.681	0.924	0.681	0.62759	0.82381	0.8824	Oviraptorosauria
<i>Corythoraptor jacobsi</i>	49.2	30.4	48	30.5	30.5	33.2	24.4	22.9	28.9	79.6	109	109.4	0.73	1.004	0.73	0.61789	1	1.262	Oviraptorosauria
<i>Avisimus portentosus</i>	14.7	9.3	23.9	16.2	11.9	11	6.3	5	5	24	52	27.3	0.462	0.525	0.462	0.63365	0.73457	1	Oviraptorosauria
<i>Gorgosaurus libratus</i>	164	121	163	122	93	110	92	65	50	285	378	317	0.754	0.839	0.754	0.7378	0.7623	0.7692	Tyrannosauridae
<i>Gualicho shiyae</i>	95.25	64.32	104.31	79.08	54.83	73.39	55.43	54.06	32.43	159.57	238.22	215.31	0.67	0.904	0.67	0.67528	0.69335	0.5999	Basal Tetanurae
<i>Allosaurus fragilis</i>	115.2	93.6	127.4	87.5	62.2	82	58.5	46	36.6	208.8	277.1	223.1	0.754	0.805	0.754	0.8125	0.71086	0.7957	Basal Tetanurae
<i>Dilophosaurus wetherilli</i>	103	79	110	84	70	72	57	46	45	182	264	220	0.689	0.833	0.689	0.76699	0.83333	0.9783	Neotheropoda no Tetanurae

Tabla VII.8. Mediciones efectuadas sobre las falanges pedales del miembro posterior en diferentes taxones. Modificada de Gianechini *et al.* (2020).

Los resultados obtenidos muestran que los alvarezsaurios basales como *Haplocheirus sollers*, se encuentran sobre el morfoespacio que comprende a taxones con fémures ligeramente alargados, tibias ligeramente cortas y metatarsos ligeramente cortos y anchos. Por su parte, las formas de ramificación intermedia (taxones sudamericanos) tales como *Alnashetri cerropoliciensis*, se encuentran sobre el morfoespacio que comprende a taxones con fémures y tibias más cortos y metatarsos más largos y anchos. En cuanto a las formas de ramificación tardía tales como *Parvicursor remotus* o *Linhenykus monodactylus*, las mismas se encuentran sobre el morfoespacio ocupado por taxones que poseen fémures cortos, tibias muy largas, y metatarsos delgados y alargados. En este sentido, las formas basales convergen con el morfoespacio de los oviraptorosaurios, mientras que las formas patagónicas lo hacen con el de algunos troodontidos, dromaeosáuridos y aves Accipitridae. Las formas más derivadas convergen con el morfoespacio de Falconiformes y Tinamiformes.

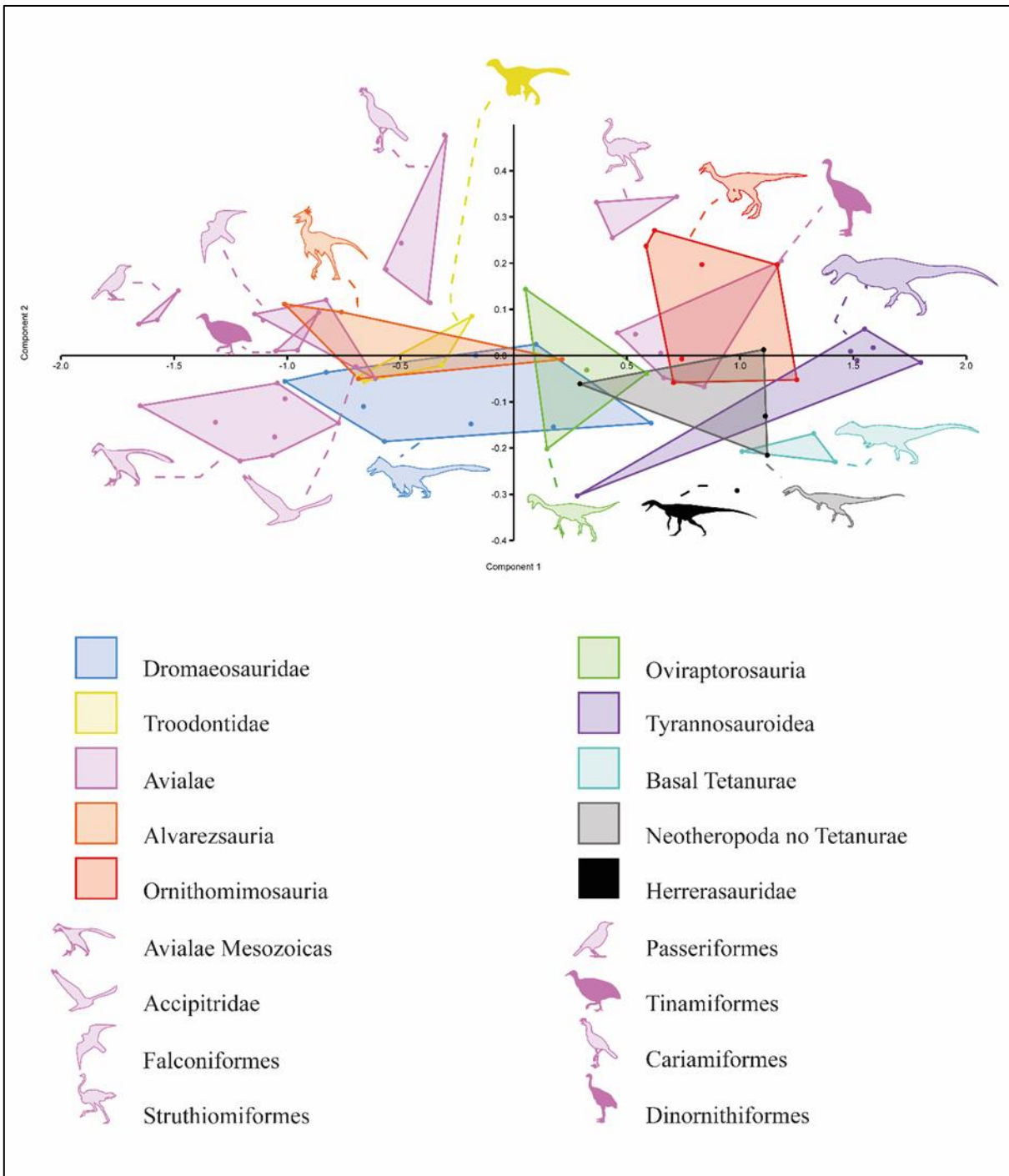


Figura VII.21. Morfoespacio obtenido del análisis de componentes principales basado en las medidas de los huesos largos de la extremidad posterior. PC1, primer componente principal y PC2, segundo componente principal.

El segundo PCA realizado sobre las longitudes de las falanges, resume en el PC1 las longitudes de las falanges proximales (*i.e.*, II-1, III-1, IV-1 y III-2) y las falanges pre-ungueales distales (*i.e.*, II-2, III-3 y IV-4), mientras que el PC2 resume las longitudes de las falanges proximales y medias del dedo IV (*i.e.*, IV-2 y IV-3), y las longitudes de las falanges pre-ungueales proximales y distales de los dígitos II y III. En otras palabras, sobre el eje positivo del PC1 se encuentran los taxones que poseen falanges proximales alargadas, mientras que sobre el eje negativo del PC1 se encuentran taxones con falanges distales alargadas. Sobre el eje positivo del PC2 se encuentran taxones con falanges IV-2 y IV-3 largas, mientras que en el eje negativo se encuentran taxones con falanges pre-ungueales proximales o distales largas en los otros dos dígitos (*i.e.*, II y III; ver Figura VII.22). El PC1 y PC2 están representados por el 66,82% y 18,88% de la varianza total, respectivamente.

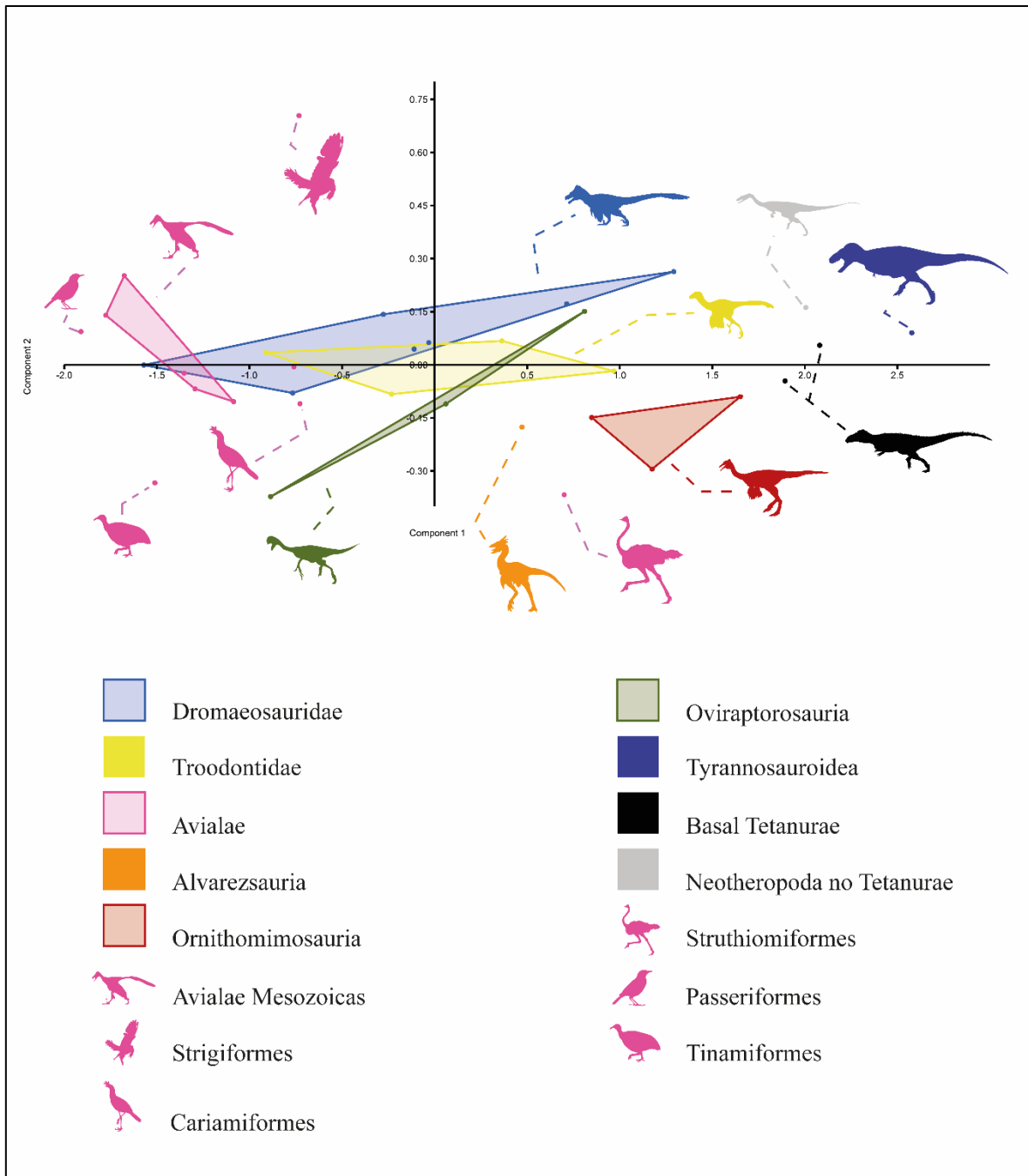


Figura VII.22. Morfoespacio obtenido del análisis de componentes principales basado en las medidas de las falanges pedales de la extremidad posterior. PC1, primer componente principal y PC2, segundo componente principal.

Si bien en este último análisis nuestros resultados están bastante sesgados dada la inclusión de un único taxon de alvarezsáurido, *Kol ghuva*, estos datos podrían extrapolarse

para todo el clado Alvarezsauria, ya que las dimensiones observadas en las falanges pedales de *Kol* se mantienen en diferentes alvarezsaurios, tales como *Shishugounykus*, *Aorun*, *Haplocheirus*, *Patagonykus*, MPCN-PV 738, *Mononykus*, *Shuvuuia*, *Linhenykus* y *Parvicursor*. Los resultados aquí presentados muestran a *Kol* muy próximo a los morfoespacios ocupados por Struthioniformes (*i.e.*, *Rhea*), y Ornithomimosauria (*i.e.*, *Gallimimus*, *Struthiomimus* y *Aepyornithomimus*). Los Struthioniformes se caracterizan por un modo locomotor altamente cursorial y con capacidades para caminar. En este grupo de aves, las falanges pre-ungueales tienden a acortarse distalmente; poseen un pie simétrico y un dedo III más desarrollado (principal portador del peso), siendo los dedos II y IV menores que el III, pero iguales entre sí (ver Gianechini *et al.*, 2020 y referencias allí).

Las condiciones subarctometatarso y arctometatarso podrían haberles conferido a los alvarezsaurios capacidades cursoriales diferentes y significativas, influyendo en aspectos tales como interacción presa/depredador, entre otros. Por ejemplo, varios autores han argumentado que el alargamiento de los elementos distales del miembro posterior permitiría incrementar la longitud de zancada y la velocidad de movimientos, mientras que otros han demostrado que el ancho lateromedial de los metatarsos proporcionaría ventajas a sus portadores, tales como el giro brusco durante una carrera (véase en el apartado “**7.5.3. Estimaciones de la agilidad: una aproximación al esfuerzo requerido para pivotar**”, “**7.6. Cola**”).

Con el objetivo de arribar a conclusiones plausibles sobre los hábitos locomotores de los alvarezsaurios, es necesario considerar ambos análisis juntos (*i.e.*, proporciones de los elementos distales del miembro posterior y las longitudes de las falanges). Así, en el PCA realizado a partir de las proporciones distales de los miembros posteriores, se observa que los diferentes clados de alvarezsaurios ocupan morfoespacios diferentes, indicando que las capacidades cursoriales de los Parvicursorinae son diferentes a las de las formas sudamericanas y basales de Asia. En base a los resultados obtenidos a partir de las longitudes de las falanges pedales, ese PCA arriba a conclusiones tales como que *Kol*, y probablemente todos los Alvarezsauridae, tenían capacidades cursoriales altas con diferentes ventajas mecánicas que exceden las interpretaciones de los análisis realizados en

este apartado. Además, las capacidades de agarre, al menos en *Kol*, eran bajas, pero no nulas, dada su proximidad con el morfoespacio de los trodóntidos (ver Figura VII.21).

Las principales diferencias en el miembro posterior de los alvarezsaurios están relacionadas con la longitud relativa y forma de los fémures, tibias y metatarsos, y probablemente algunas variaciones menores en la morfología de sus falanges. El PCA indica que en Alvarezsauria, el metatarso se alarga significativamente en comparación con el fémur y la tibia, mientras que el ancho lateromedial se reduce con respecto a su longitud (característica que más resalta en Parvicursorinae). Estas comparaciones indican que el metatarso de los alvarezsáuridos no Parvicursorinae es más robusto que el de las formas derivadas. Si bien los metatarsos de *Alvarezsaurus* y *Achillesaurus* están incompletos, es posible estimar que los mismos estaban muy alargados con respecto al fémur y la tibia. Por lo tanto, estos géneros probablemente tenían proporciones de longitud similares a *Alnashetri*.

Actualmente, los únicos alvarezsáuridos de los que se conoce un pie completo son *Kol*, un espécimen de *Shuvuuia* (sin descripción del material; fotos inéditas cedidas por Jonah Choiniere) y un espécimen sin publicar de la Formación Qiupa (HGM L08-59; fotos inéditas cedidas por Zichuan Qin). Las pocas medidas obtenidas a partir de las fotos permiten inferir que, al menos en Parvicursorinae, las dimensiones de las falanges se mantienen proporcionalmente similares. Además, los resultados del trabajo aquí presentado muestran que *Kol* tiene falanges distales ligeramente alargadas con respecto a las proximales, mientras que las falanges IV-2 y IV-3 son largas (ver Figura VII.21).

7.5.2. Estimaciones de la cursorialidad: una aproximación hacia las habilidades locomotoras

Como se mencionó previamente, la velocidad a la que se desplazan los dinosaurios terópodos es un factor crítico en su estrategia de supervivencia, ya que de ellas depende la interacción depredador/presa, recolección de alimentos, dispersión y/o migración, entre otras acciones (Hirt *et al.*, 2017; Dececchi *et al.*, 2020). En trabajos previos se ha intentado modelar la locomoción de clados particulares de terópodos. Esos trabajos han brindando datos relevantes que permiten inferir aspectos sobre sus comportamientos, la eficiencia del

movimiento, el radio de giro, y el equilibrio impuesto por sus colas (e.g., Holtz, 1994; Hutchinson y García, 2002; Henderson y Snively, 2004; Hutchinson *et al.*, 2005; Pontzer *et al.*, 2009; Persons y Currie, 2016; Snively *et al.*, 2019; Dececchi *et al.*, 2020; Bishop *et al.*, 2021; Meso *et al.*, 2021a). Estudios sobre el miembro posterior de los terópodos (*i.e.*, el mayor impulsador de la locomoción), han revelado una marcada diferencia del potencial cursorial a lo largo de la ontogenia (ver más arriba “**7.5. Miembros posteriores**”).

En un trabajo reciente, Dececchi *et al.* (2020) reexaminaron la locomoción de los terópodos aplicando índices basados en estimaciones de máxima velocidad y gastos energéticos, con el fin de dilucidar cómo las longitudes relativas de las extremidades traseras reflejan la paleobiología y paleoecología de estos animales. Estos autores concluyeron que las métricas tradicionales y simples sobre la longitud del miembro posterior no reflejan las verdaderas medidas de cursorialidad y, especialmente, el potencial de máxima velocidad. Es decir, que un terópodo tenga sus elementos distales mucho más alargados que los proximales (*i.e.*, la tibia/fíbula y metatarsos más largos que el fémur) no necesariamente indica mayor cursorialidad o un índice de velocidad mayor. Según estos autores, la longitud relativa de los elementos que componen el miembro posterior es multifacética, específica del clado y depende de factores tales como la historia del clado, la dieta, y los métodos de captura de presas (Dececchi *et al.*, *op. cit.*). Además, postulan que el tamaño del cuerpo tiene una gran influencia en el cambio de equilibrio de velocidad contra resistencia/ahorro de energía (Dececchi *et al.*, 2020). Recientemente, un novedoso trabajo sobre biomecánica computacional, reveló que la cola de los terópodos no solo sería un contrapeso estático, sino que este elemento desempeñaría un papel dinámico crucial, con la lateroflexión actuando como un mecanismo pasivo para regular el momento angular y mejorar el gasto energético (Bishop *et al.*, 2021).

Con el objetivo de explorar los patrones de cursorialidad y comprender las estrategias de alimentación de los terópodos alvarezsaurios, se calcularon los índices de mínima y máxima velocidad. Posteriormente, se graficaron junto con la masa corporal para visualizar el rango de velocidades respecto a su tamaño corporal. Para calcular el índice de velocidad, se utilizaron varios estimadores para poder comparar los valores aproximados, y que se calcula como:

$$V = \sqrt{Fr \cdot h \cdot g}$$

Donde V es la velocidad en m/s; Fr es el número de Froude (*n.b.*, número adimensional que permite eliminar el tamaño relativo de los cálculos de velocidad; ver Dececchi *et al.*, 2020); h es la altura hasta la cadera, que es el producto de la longitud total del miembro posterior por 0,8 (*n.b.*, que corresponde al índice de flexión que se da en las aves terrestres modernas y valores similares en terópodos); y g , que corresponde a la gravedad. Para aquellos taxones con una masa corporal menor a 1000 kg, se calcula un rango de valores de Froude que va desde 0,25 a 15 con el objetivo de documentar un amplio rango de comportamientos que van desde una marcha lenta hasta la velocidad máxima alcanzada en terópodos (Cottam *et al.*, 1942; Hutchinson y Garcia, 2002; Sellers y Manning, 2007; Kim y Huh, 2010; Kim *et al.*, 2018; Dececchi *et al.*, 2020). Para taxones con una masa corporal superior a los 1000 kg, el número máximo de Froude alcanzado por estos terópodos sería equivalente a 5 (Pontzer *et al.*, 2009).

Con el objetivo de evaluar y visualizar los diferentes rangos de velocidades alcanzados por los diferentes clados de terópodos, se realizaron dos gráficos que permiten observar los rangos de velocidades obtenidos contra la masa corporal (*n.b.*, esta variable fue normalizada aplicando logaritmo en base 10). Estos gráficos se hicieron a partir del software Past3 versión 3.19 (Hammer *et al.*, 2001), utilizando el comando “XY graph” dentro de la función “Plot”. El primer gráfico corresponde a los taxones con masas corporales menores a 1000 kg, mientras que el segundo corresponde a un tamaño corporal superior a 1000 kg. El conjunto de datos utilizado corresponde al de Dececchi *et al.* (2020), que contempla 77 datos de miembros posteriores y masas corporales de 75 especímenes (*i.e.*, una gran diversidad morfológica y taxonómica). Adicionalmente, se agregaron los datos de *Haplocheirus*, *Alnashetri* y *Linhenykus*. En este sentido, la base de datos contempla datos de 80 taxones en 78 especímenes (Tabla VII.9 y VII.10).

Taxon	Mass (kg)	Fr=0,25	Fr =15	Clado
<i>Parvicursor</i>	-0,709965389	0,5969	4,6236	Alvarezsauria
<i>Epidexipteryx</i>	-0,48148606	0,5334	4,1315	Avialae
<i>M. zhaoinus</i>	-0,455931956	0,6568	5,0879	Dromaeosauridae
<i>Eosinopteryx</i>	-0,443697499	0,5488	4,2509	Avialae
<i>Rahonavis</i>	-0,229147988	0,7072	5,4778	Dromaeosauridae

<i>Mahakala</i>	-0,102372909	0,7292	5,6482	Dromaeosauridae
<i>Halszkaraptor</i>	-0,080921908	0,6745	5,2249	Dromaeosauridae
<i>Microraptor</i>	-0,065501549	0,7563	5,8579	Dromaeosauridae
<i>Mei</i>	-0,060480747	0,6876	5,3264	Troodontidae
IGM100/1128	0,012837225	0,7736	5,992	Troodontidae
<i>Procompsognathus</i>	0,068185862	0,7361	5,7021	Coelophysoidea
<i>Sinosauropteryx</i>	0,260071388	0,7004	5,4249	Compsognathidae
<i>Sinosauropteryx</i>	0,303196057	0,8357	6,4737	Compsognathidae
<i>Shuvuuia</i>	0,462397998	0,9009	6,9786	Alvarezsauria
<i>Buitreraptor</i>	0,53529412	0,9196	7,123	Dromaeosauridae
<i>Sinornithoides</i>	0,555094449	Sinornithoides	7,2133	Troodontidae
<i>Compsognathus</i>	0,56937391	0,7932	6,1443	Compsognathidae
<i>Bambiraptor</i>	0,56937391	0,8451	6,546	Dromaeosauridae
<i>Changyuraptor</i>	0,683047038	0,9212	7,1354	Dromaeosauridae
<i>Coelophysis</i>	0,971739591	1,0473	8,1121	Coelophysoidea
<i>Avimimus</i>	1,061075324	1,0832	8,3903	Oviraptorosauria
<i>Huaxiagnathus</i>	1,065579715	0,9463	7,3299	Compsognathidae
<i>Coelophysis</i>	1,131618664	1,0426	8,0757	Coelophysoidea
<i>Zhenyuanlong</i>	1,206015877	1,07	8,2879	Dromaeosauridae
<i>Eoraptor</i>	1,253338005	0,877	6,7931	Theropoda Basal
<i>Chuandongocoelurus</i>	1,272305844	1,0416	8,0684	Megalosauridae
<i>Saurornitholestes</i>	1,272305844	1,0949	8,481	Dromaeosauridae
<i>Velociraptor</i>	1,291146762	0,9799	7,5903	Dromaeosauridae
<i>Saurornithoides</i>	1,291146762	1,0686	8,2773	Troodontidae
<i>Masiakasaurus</i>	1,309843005	0,9924	7,6874	Noasauridae
<i>Tianyuraptor</i>	1,309843005	1,0895	8,4392	Dromaeosauridae
<i>Khaan</i>	1,432167269	0,8416	6,519	Oviraptorosauria
<i>Coelurus</i>	1,480868924	1,0704	8,2915	Coelurosauria Basal
<i>Allosaurus</i>	1,480868924	1,1861	9,1872	Allosauria
<i>Coelophysis</i>	1,496791316	1,1951	9,2574	Coelophysoidea
<i>Sinocalliopteryx</i>	1,558108302	1,1635	9,0126	Compsognathidae
<i>Ingenia</i>	1,616475514	1,1087	8,5879	Oviraptorosauria
<i>Adasaurus</i>	1,658393026	1,1852	9,1808	Dromaeosauridae
<i>Raptorex</i>	1,658393026	1,4014	10,8553	Tyrannosauroidae
<i>Troodon</i>	1,692318044	1,3192	10,2185	Troodontidae
<i>Chirostenotes</i>	1,725258066	1,3177	10,207	Oviraptorosauria
<i>Tanycolagreus</i>	1,725258066	1,3717	10,6251	Coelurosauria Basal
<i>Guanlong</i>	1,871923032	1,5293	11,8458	Coelurosauria Basal
<i>Moros</i>	1,88337749	1,4455	11,197	Tyrannosauroidae
<i>Liliensternus</i>	1,939019776	1,4312	11,086	Coelophysoidea
<i>Ornithomimus</i>	1,939019776	1,5471	11,9841	Ornithomimosauria

<i>Deinonychus</i>	2,002511631	1,3155	10,1897	Dromaeosauridae
<i>Dromiceoimimus</i>	2,115577231	1,6105	12,475	Ornithomimosauria
<i>Struthiomimus</i>	2,269396183	1,6896	13,0875	Ornithomimosauria
<i>Elaphrosaurus</i>	2,43836828	1,7315	13,4118	Noasauridae
<i>Herrerasaurus</i>	2,456138197	1,4737	11,4156	Theropoda Basal
<i>Dilophosaurus</i>	2,480581787	1,6644	12,8927	Coelophysoidea
<i>Australovenator</i>	2,514653989	1,6977	13,1503	Megaraptora
<i>Dilophosaurus</i>	2,560791062	1,7098	13,244	Coelophysoidea
<i>Eustreptospondylus</i>	2,580034958	1,5629	12,1063	Megalosauridae
<i>Deltadromeus</i>	2,598965502	1,9257	14,9161	Allosauria
<i>Gallimimus</i>	2,683569319	1,9333	14,9752	Ornithomimosauria
<i>Gallimimus</i>	2,698065731	1,9343	14,9831	Ornithomimosauria
<i>Daspletosaurus</i>	2,800215151	1,8845	14,597	Tyrannosauroida
<i>Alectrosaurus</i>	2,81598927	1,9149	14,833	Tyrannosauroida
<i>Piatnitzkysaurus</i>	2,896763141	1,6178	12,5315	Piatnitzkysaurus
<i>Aucasaurus</i>	2,949292401	1,820928335	14,10485023	Abelisauridae
<i>Haplocheirus</i>	1,229425848	1,11015761	8,599243874	Alvarezsauria
<i>Alnashetri</i>	-0,318758763	0,682436766	5,286132461	Alvarezsauria
<i>Linhenykus</i>	0,477121255	0,684775876	5,304251125	Alvarezsauria

Tabla VII.9. Rangos para el cálculo de velocidades de taxones con una masa corporal menor a 1000 kg tomada de Dececchi *et al.*, 2020, a la cual se incluyen especímenes de alvarezsaurios.

Taxon	Mass (kg)	Fr=0,25	Fr =5	Clado
<i>Afrovenator</i>	3,034921096	0,5969	2,6695	Megalosauridae
<i>Dryptosaurus</i>	3,034921096	0,5334	2,3853	Tyrannosauroida
<i>Sinraptor</i>	3,05219358	0,6568	2,9375	Metriacanthosauridae
<i>Nothronychus</i>	3,094313874	0,5488	2,4542	Therizinosauridae
<i>Gigantoraptor</i>	3,319940519	0,7072	3,1626	Oviraptorosauria
<i>Albertosaurus</i>	3,323363496	0,7292	3,261	Tyrannosauroida
<i>Tarbosaurus</i>	3,389826773	0,6745	3,0166	Tyrannosauroida
<i>Gorgosaurus</i>	3,415412432	0,7563	3,3821	Tyrannosauroida
<i>Allosaurus</i>	3,424866942	0,6876	3,0752	Allosauria
<i>Daspletosaurus</i>	3,452791974	0,7736	3,4595	Tyrannosauroida
<i>Acrocanthosaurus</i>	3,558394133	0,7361	3,2921	Carcharodontosauridae
<i>Chilantaisaurus</i>	3,575122003	0,7004	3,1321	Allosauria
<i>Saurophaganax</i>	3,597068516	0,8357	3,7376	Allosauria
<i>Deinocheirus</i>	3,885509918	0,9009	4,0291	Ornithomimosauria
<i>Tyrannosaurus</i>	3,925416784	0,9196	4,1125	Tyrannosauroida

Tabla VII.10. Rangos para el cálculo de velocidades de taxones con una masa corporal mayor a 1000 kg tomada de Dececchi *et al.*, 2020.

Los resultados obtenidos muestran que la velocidad relativa está impuesta por la altura de la cadera (*i.e.*, la longitud que hay entre el sustrato hasta la cadera del animal). Esto tiene sentido, ya que la función se caracteriza por ser de tipo exponencial, por lo tanto, a medida que la base (*i.e.*, $Fr \cdot h \cdot g$) aumenta, el índice de velocidad relativo también lo hace. Si bien las conclusiones a las que arribaron Dececchi *et al.* (2020) son correctas parcialmente, la longitud total sobre el miembro posterior sí refleja la verdadera medida de cursorialidad, especialmente, el potencial de máxima velocidad. No obstante, la relación entre las longitudes de los distintos elementos que conforman el miembro posterior no reflejan la verdadera cursorialidad, aunque sí podrían reflejar las diversas estrategias utilizadas para capturar a sus presas (*e.g.*, Gianechini *et al.*, 2020). Al observar las Figuras VII.23 y VII.24 se aprecia una correlación significativa entre la velocidad y el tamaño corporal, es decir una tendencia directa entre ambas variables, de lo cual se podría inferir que la velocidad está directamente relacionada con el aumento del tamaño corporal. Para calcular el grado de asociación que existe entre ambas variables, se realizó el test de correlación de Pearson. Dado que las estrategias locomotoras en terópodos con masas corporales superiores a 1000 kg son diferentes de aquellas formas con tamaños inferiores a este intervalo (ver Dececchi *et al.*, 2020), es conveniente calcular el valor de correlación por separado. En este sentido, el valor de correlación de Pearson para los terópodos de tamaños corporales menor a 1000 kg, r es de 0,78 (*n.b.*, existe una correlación positiva dado que r se encuentra entre el intervalo 0-1), mientras que el valor de r para los terópodos con masas corporales superiores a una tonelada es de 0,88. A modo de prueba, se calculó el valor de r para toda la base de datos (*i.e.*, no se hizo una discriminación entre masas corporales) para ver el comportamiento de dichas variables. Sorpresivamente, el valor obtenido fue de -0,38, indicando que existe una correlación negativa (*n.b.*, $-1 < r < 0$). Esta variación entre los valores de correlación podría sugerir que existe un cambio significativo entre la correlación velocidad/masa corporal en aquellos taxones con masas corporales muy grandes (*i.e.*, > 1000 kg). Dececchi *et al.* (2020), observaron que los terópodos con una masa corporal superior a una tonelada tienden a converger en un ahorro del gasto energético diario, lo que implica una disminución en la necesidad de participar en el

costoso, peligroso y lento acto de cazar (Dececchi *et al.*, 2020). Por lo tanto, este cambio podría estar reflejando su relación con el ahorro del gasto energético en terópodos con tamaños corporales muy grandes, siendo esta una correlación negativa (*i.e.*, mientras la variable masa corporal aumenta, el costo energético disminuye), o bien indicando una limitación de la velocidad en estos grandes terópodos.

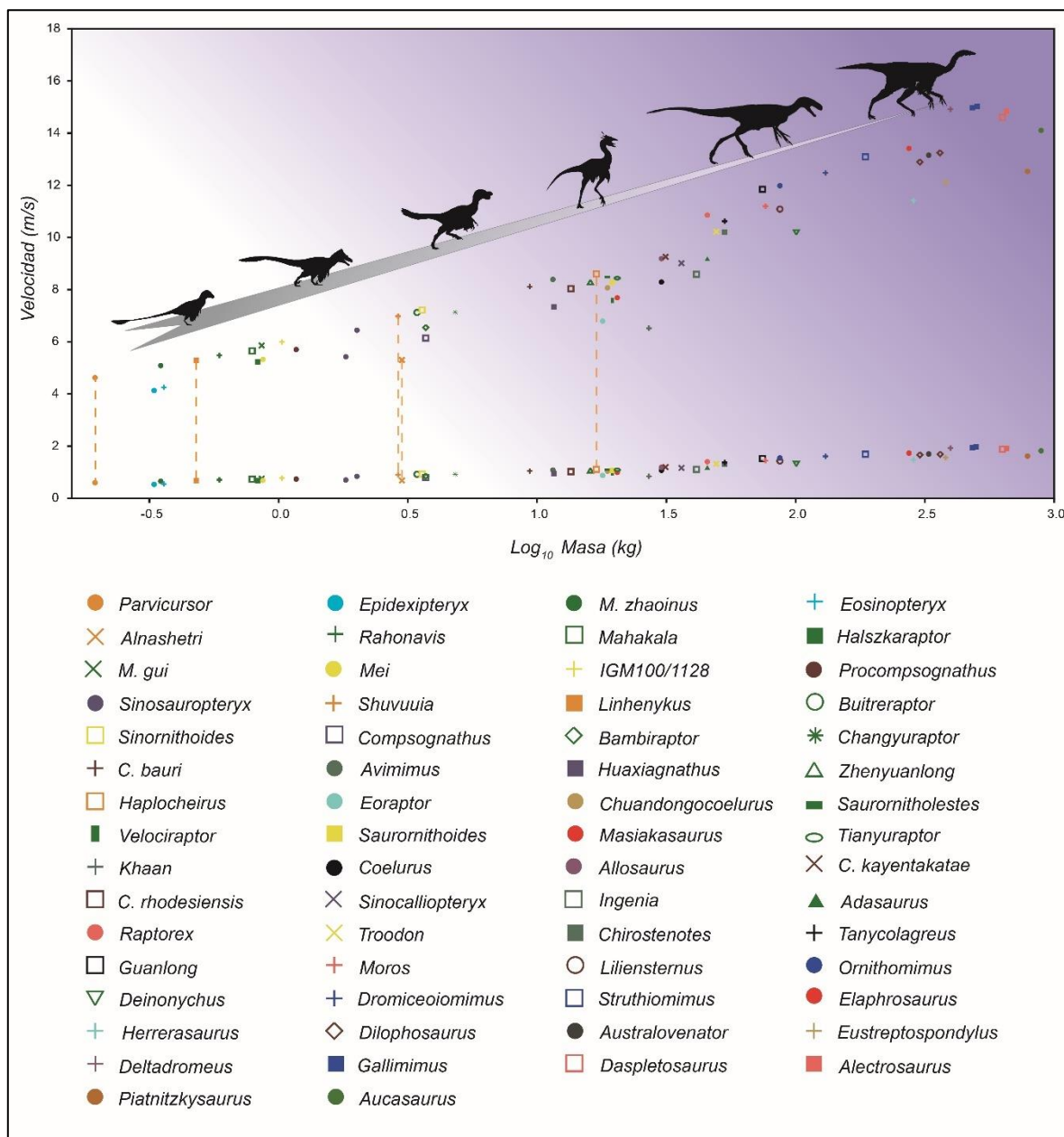


Figura VII.23. Estimaciones de máxima y mínima velocidad contra la masa corporal en terópodos menores a 1000 kg.

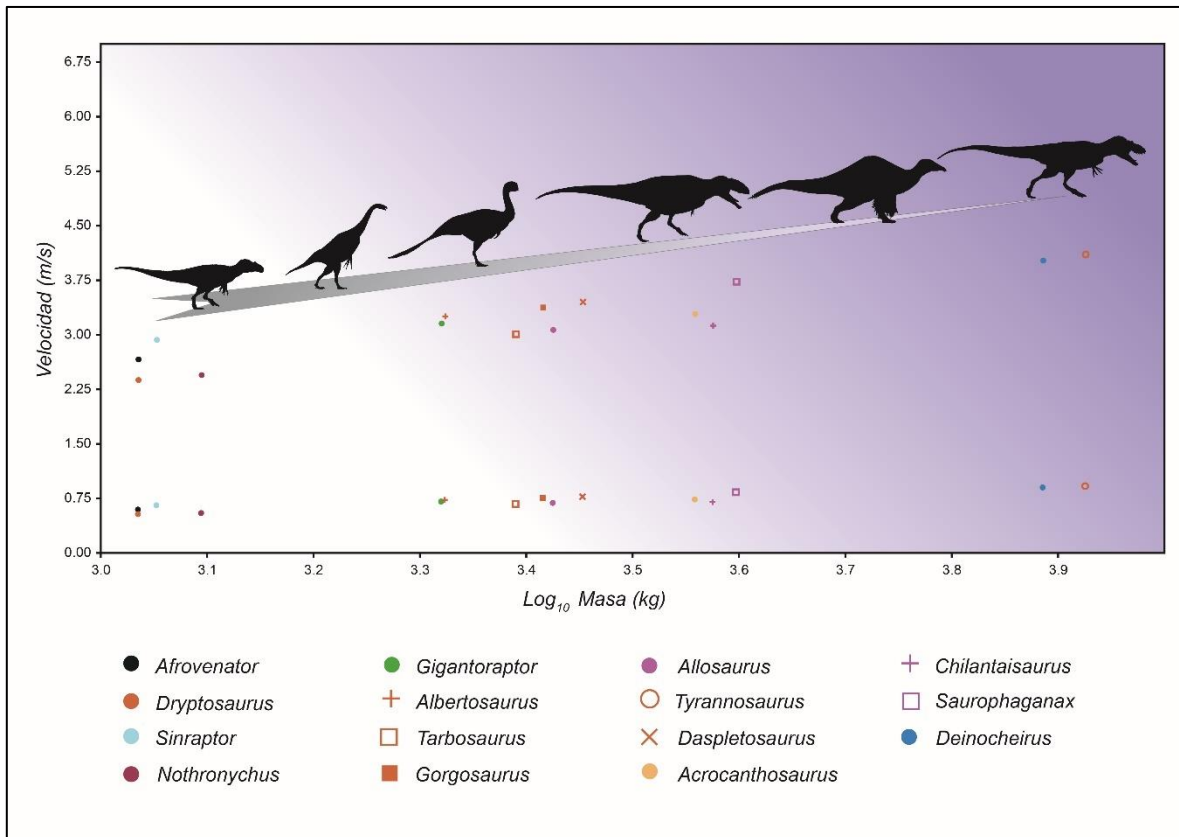


Figura VII.24. Estimaciones de máxima y mínima velocidad contra la masa corporal en terópodos mayores a 1000 kg.

En la figura VII.23, se observa que los alvarezsaurios se caracterizaron por presentar diferentes estrategias locomotoras, independientemente de sus tamaños corporales. En las formas basales tales como *Haplocheirus*, se obtuvo una velocidad de marcha equivalente a ~1,1 m/s, mientras que la máxima velocidad alcanzada por este alvarezsaurio es la más alta con respecto a otros terópodos con masas corporales similares, siendo de ~8,6 m/s. Cuando se observa a las formas derivadas *Parvicursor* y *Linhenykus*, de tamaños corporales relativamente similares (200g-500g), se aprecian locomociones muy similares. Por ejemplo, la velocidad de marcha de *Linhenykus* es de ~0,68 m/s, mientras que en *Parvicursor* este valor es de ~0,6 m/s. Respecto a las máximas velocidades alcanzadas, en *Linhenykus* es de ~5,28 m/s; mientras que en *Parvicursor* este valor es de ~4,62 m/s. Esta diferencia en la locomoción queda mejor ejemplificada cuando se la compara con *Shuvuuia* (*n.b.*, masa corporal equivalente ~2,9 kg), cuya velocidad máxima

alcanzada podría rondar los $\sim 6,97$ m/s. En cuanto a las formas patagónicas, tales como *Alnashetri*, la velocidad de marcha es de $\sim 0,68$ m/s; mientras que la máxima velocidad alcanzada rondaría los $\sim 5,3$ m/s (*n.b.*, hay que tener en cuenta que este valor es muy similar al obtenido para el diminuto Parvicursorinae *Parvicursor*). Además, estos resultados muestran que los taxones gondwánicos más veloces eran los abelisáuridos, seguido por los megaraptóridos y noasáuridos (ver Figura VII.23).

En la figura VII.24, se observa que la velocidad estimada para terópodos con masas corporales superiores a 1000 kg estaría limitada por sus grandes tamaños, y no habrían podido superar los 15 km/h. En este sentido, se observa que los megalosáuridos y terizinosaurios serían los más lentos, rondando velocidades de entre los $\sim 2,3$ - $2,9$ m/s; mientras que los ornitomimosaurios y tiranosáuridos habrían alcanzado velocidades máximas que rondarían los ~ 4 - $4,1$ m/s.

7.5.3. Estimaciones de la agilidad: una aproximación al esfuerzo requerido para pivotar

En el apartado anterior se vio la importancia que la posee velocidad de desplazamiento para la supervivencia de los animales, sea un predador o una presa; no obstante, la capacidad de giro o pivote es una variable igualmente importante (Henderson y Snively, 2004; Fariña *et al.*, 2005; Snively *et al.*, 2019).

Los terópodos, al contar con solo dos extremidades para controlar y efectuar la rotación del cuerpo, deben pivotar sobre su punto de apoyo (*i.e.*, pie de apoyo), y el esfuerzo requerido para girar será directamente proporcional a su inercia rotacional (Henderson y Snively, 2004; Snively *et al.*, 2019). Según Snively *et al.* (2019), en el giro de los terópodos intervienen músculos extensores de la cadera y rodillas que se originan en el ilion y la cola. Sobre todo aquellos que se originan en el ilion pueden causar el giro de todo el cuerpo (Snively *et al.*, 2019). Dado que el ilion es un elemento frecuente en el registro fósil, es posible utilizarlo para estimar la fuerza muscular, ya que esta última es proporcional al área de origen general de los músculos locomotores y al volumen muscular (Bates y Falkingham, 2018; Snively *et al.*, 2019).

Para poder comparar el rendimiento de giro relativo en alvarezsaurios y otros terópodos se requieren datos sobre la inercia rotacional (RI), masa corporal (en kg), distancia entre la mitad de las vértebras sacras y el extremo lateral del ilion (expresado como r), torque (expresado como $T_{relative}$), y el área del ilion (expresado en cm^2). La base de datos utilizada en este trabajo corresponde a la de Snively *et al.* (2019), a la cual se incorporaron los siguientes géneros: *Alvarezsaurus*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Achillesaurus*, *Xixianykus*, *Nemegtonykus*, *Shuvuuia*, *Adasaurus*, *Unenlagia* y *Mahakala*. Tal como menciona Snively *et al.* (2019), los dos índices que sirven para evaluar el rendimiento de giro relativo son la fuerza de agilidad y el momento de agilidad. La fuerza de agilidad está dada por la ecuación:

$$F_{agilidad} = \frac{A_{ilion}}{RI}$$

Donde el A_{ilion} es el área del ilion (cm^2) en vista lateral, y RI es la inercia rotacional. El área del ilion se calculó a partir de fotografías escaladas en vista lateral. Al igual que Snively *et al.* (2019), se consideró que toda la superficie lateral del ilion dorsal a la cresta supracetabular proporcionaba un área potencial para el origen del músculo, dado que algunas cicatrices musculares suelen ser ambiguas. Por lo tanto, para obtener el área en cm^2 , se utilizó el programa ImageJ para poder contornear dicho elemento. En cuanto a la inercia rotacional, esta se calcula de la siguiente manera:

$$RI = m \cdot r^2$$

Donde m es la masa corporal expresada en kg, y r es la distancia que existe entre la mitad de las vértebras sacras hasta el extremo lateral del ilion. Respecto al momento de fuerza, este índice se calcula a partir de la siguiente ecuación.

$$F_{momento} = \frac{T_{relative}}{RI}$$

Donde $T_{relative}$ es el torque, y RI es el momento de inercia. Para calcular el momento de torque se asume que la masa escala a un tercio (Snively *et al.*, 2019), y se calcula de la siguiente forma:

$$T_{relative} = \left(\frac{m^{\frac{1}{3}}}{100} \right) \cdot A_{ilion} \cdot 20 \text{ N/cm}^2$$

Donde m es la masa, A_{ilion} es el área del ilion, y 20 N/cm^2 es una tensión específica (ver Snively y Russell, 2007).

Con el objetivo de visualizar cómo se comporta la agilidad de giro relativo frente a la masa corporal (*n.b.*, variable normalizada), fueron ploteadas en un gráfico 2D (Figura VII.25) utilizando el software Past3 versión 3.19 (Hammer *et al.*, 2001). Los resultados alcanzados indican que los alvarezsaurios habrían tenido una agilidad relativa (*i.e.*, velocidad de giro) y una maniobrabilidad ajustada (*i.e.*, radio de giro) mucho más eficiente que cualquier otro terópodo coetáneo. Además, al igual que en vertebrados terrestres actuales, los alvarezsaurios podrían haber inducido un giro cerrado al flexionar y torcer una parte de su esqueleto axial, tal como la cola (ver Meso *et al.*, 2021a), para luego hacer una flexión rápida con el resto del cuerpo, lo que haría que pivotaran mucho más rápido.

Carrier *et al.* (2001) argumentan que los dinosaurios terópodos, al correr de manera bípeda con una postura semihorizontal de tronco y cola, habrían pivotado sobre sus extremidades posteriores con un radio de giro bastante amplio, de manera que la gran inercia rotacional podría haber limitado su capacidad de rotar rápidamente. Estos autores señalan que aquellos taxones con capacidad de reducir esa inercia rotacional, más ágiles en definitiva, habrían obtenido una ventaja selectiva (Carrier *et al.*, 2001). Uno de los caracteres de terópodos que tendrían que ver con esa capacidad es el pubis retrovertido, que habría colocado las vísceras debajo de la cintura pélvica, es decir más cerca del eje de rotación. Otro carácter mencionado por estos autores es la neumatización de las vértebras cervicales y dorsales, que habría aligerado el esqueleto axial en el cuello y en la región torácica. La reducción de los miembros anteriores también habría sido una adquisición evolutiva importante de los terópodos que les permitió maniobrar de manera más eficiente (Carrier *et al.*, 2001). También habrían sido importantes la reducción del tamaño corporal y la masa corporal y la reducción y/o simplificación de los dientes (caracteres que no tienen que ver directamente con la locomoción).

Un carácter adicional discutido por Carrier *et al.* (2001) es la reducción gradual de las colas que tuvo lugar en varios linajes dentro de Maniraptora, condición derivada que habría reducido la inercia rotacional. Sin embargo, es posible que haya existido alguna compensación en el diseño de colas ante la necesidad de minimizar la inercia rotacional, la masa y el momento gravitacional (Carrier *et al.*, 2001). De hecho, estos autores defienden la postura en que una cola larga en realidad puede haber mejorado el rendimiento de giro al inducir la contra rotación del tronco tal como ocurre en especies actuales (Carrier *et al.*, 2001).

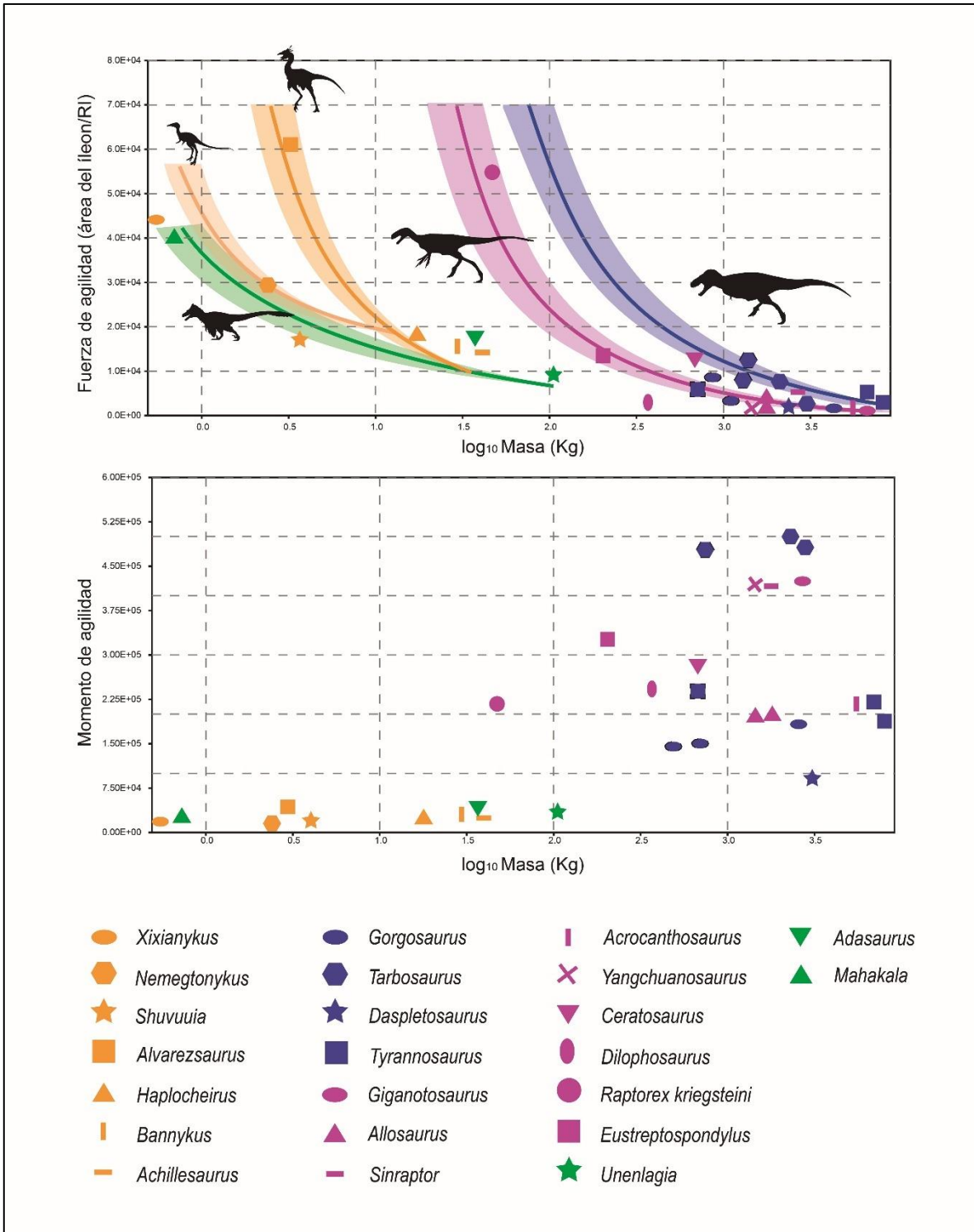


Figura VII.25. Fuerza de agilidad y momento de agilidad contra la masa corporal en terópodos no avianos.

7.6. Cola

Persons y Currie (2011a) establecieron las bases para la reconstrucción muscular de las colas de los terópodos, teniendo en cuenta los correlatos osteológicos dejados por diferentes músculos y ligamentos observables en la serie caudal de los reptiles modernos. A partir de este trabajo seminal, se han reconstruido colas de ornitómidos, tiranosáuridos, abelisáuridos, oviraptorosaurios y algunos paravianos (Persons y Currie, 2011ab; Persons y Currie, 2012; Persons *et al.*, 2013; Motta *et al.*, 2017). La morfología ósea y la miología de la cola juegan un papel importante en el conocimiento de los estilos de vida de los dinosaurios terópodos, ya que influyen en la locomoción, la dinámica de la locomoción, el resultado de las interacciones predador/presa, la competencia intraespecífica, la aerodinámica y el vuelo (Carrier *et al.*, 2001; Persons y Currie, 2011ab; Persons *et al.*, 2013; Pittman *et al.*, 2013; Rashid *et al.*, 2014; Vizcaíno, 2016; Bishop *et al.*, 2021). La mayoría de los estudios sobre la musculatura de las colas de terópodos se han centrado en el *M. caudofemoralis longus*, cuyo desarrollo y distribución permite inferir el estilo de locomoción impuesto por la rodilla o por la retracción femoral. Desafortunadamente, la reconstrucción de la musculatura epaxial caudal de los terópodos ha recibido muy poca atención, aunque se sabe que contribuye a la estabilización y a la flexión dorsal de la cola por contracción sincrónica al conectar los bordes apicales de las espinas neurales (Díez Díaz *et al.*, 2020).

La cola de los alvarezsaurios muestra una peculiar combinación de características osteológicas que los hacen únicos entre los terópodos. Novas (2009) destacó la notable similitud existente entre las vértebras caudales proximales de *Patagonykus* y los cocodrilos eusuquios. Estas características incluyen: superficies articulares posteriores en forma de bola, espinas neurales anteroposteriormente cortas y robustas, cicatrices de ligamentos transversalmente delgadas en la base de las espinas neurales y una excavación profunda en la base de las espinas neurales entre las prezigapófisis y postzigapófisis. Novas (2009) infirió para *Patagonykus* un alto grado de movilidad a lo largo de la cola, lo que contrasta con el movimiento más reducido inferido en otros terópodos.

En la actualidad, las colas más completas e informativas dentro del grupo de los alvarezsaurios se preservan en los siguientes taxones; *Alvarezsaurus calvoi* Bonaparte,

1991, *Shuvuuia deserti* Chiappe *et al.*, 1998, *Haplocheirus sollers* Choiniere *et al.*, 2010, *Linhenykus monodactylus* Xu *et al.*, 2011 y *Nemegtonykus citus* Lee *et al.*, 2019. Ningún espécimen conserva una cola completa y articulada, de manera que nuestro conocimiento de la serie caudal es muy incompleto (Figura VII.26) (Bonaparte, 1991; Chiappe *et al.*, 1996, 2002; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2011, 2013).

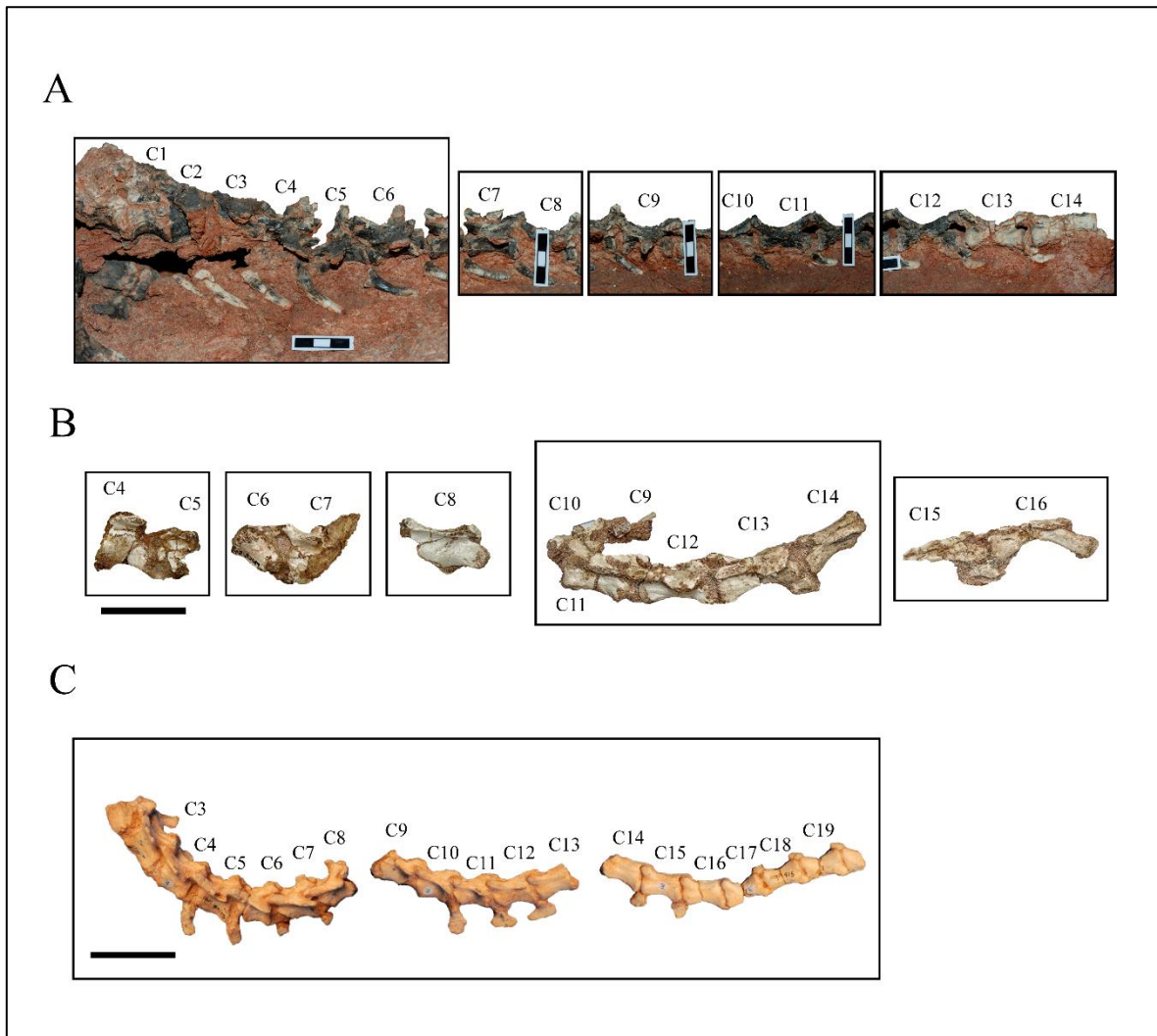


Figura VII.26. Vértebras caudales y arcos hemales conservados en vista lateral de: A, *Haplocheirus sollers*; B, *Alvarezsaurus calvoi*; C, *Shuvuuia deserti*. La barra de escala representa 3 cm.

7.6.1. Observaciones generales sobre la osteología caudal de Alvarezsauria

7.6.1.1. Número de vértebras caudales

Hasta la fecha, ningún ejemplar de alvarezsaurio conserva una serie caudal completa, por lo que se desconoce el número total de vértebras caudales. Recientemente, se han descubierto muchos nuevos ejemplares de alvarezsaurios con porciones articuladas y no articuladas de la cola, lo que ha posibilitado una mejor comprensión de toda la serie caudal. Chiappe *et al.* (1997, 2002) interpretaron que el número de caudales no habría excedido de 25 a 26 elementos. Estos autores se basaron en el tamaño y morfología de los elementos conservados correspondientes a las porciones proximal y media del holotipo de *Alvarezsaurus calvoi* (13 elementos) y *Shuvuuia deserti* (19 y 20 elementos en los especímenes MPC 100/99 y MPC 100/975, respectivamente). La estimación de Chiappe y colaboradores llevó a una subestimación de la longitud de la cola y un recuento vertebral sesgado. El descubrimiento de un nuevo espécimen de *Shuvuuia deserti* (MPD 100/120), representado por un esqueleto parcial de un individuo inmaduro con su cola casi completa proveniente de la localidad de Tögrögiin Shire (Cretácico Tardío, Mongolia), permitió una estimación mucho más precisa de la longitud total de la cola, la cual estaría integrada por más de 35 vértebras caudales (Suzuki *et al.*, 2002). Esta nueva evidencia indica que los alvarezsaurios, junto con los dromeosáuridos, poseían las colas más largas entre los maniraptores (Figura VII.27), tanto en longitud relativa como en número de elementos (Pittman *et al.*, 2013). Por su parte, Pittman *et al.* (2013) demostraron cuantitativamente que, a lo largo del linaje de los terópodos, existe una marcada tendencia general de reducción, tanto en la longitud de la cola como en el número de elementos vertebrales, aunque existe una variación significativa dentro de los principales clados de terópodos (por ejemplo, en algunos dromeosáuridos el número de vértebras caudales es de 30 a 40; Motta *et al.*, 2017).

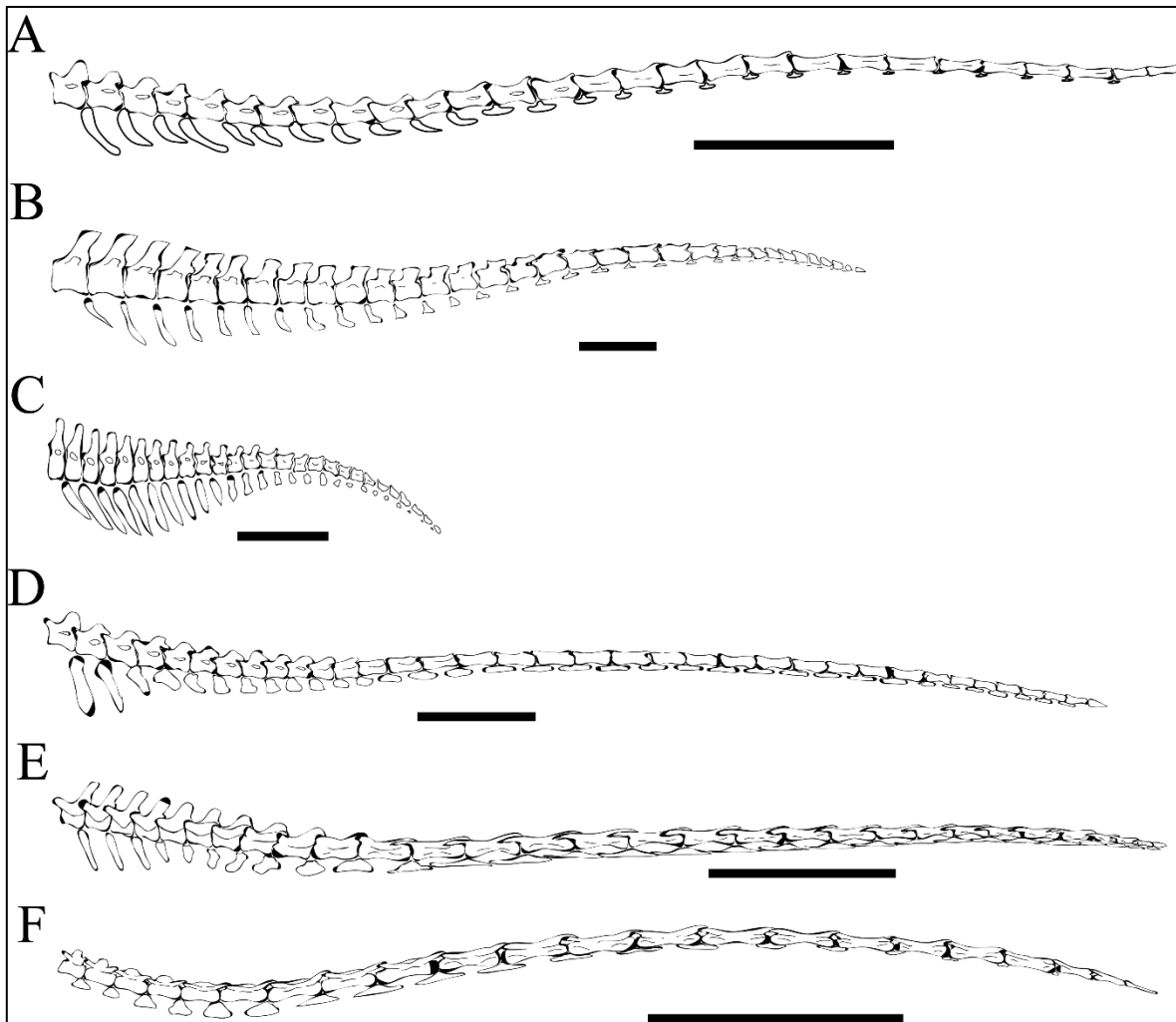


Figura VII.27. Comparación de las colas de: A, *Haplocheirus sollers*; B, *Deinocheirus mirificus*, modificado de Hendrickx *et al.* (2015); C, *Khaan mckennai*, modificado de Persons *et al.* (2014); D, *Gobivenator mongoliensis*, modificado de Motta *et al.* (2017); E, *Buitreraptor gonzalezorum*, modificado de Motta *et al.* (2017); F, *Archaeopteryx* sp. (especimen HMN 1880), modificado de Persons *et al.* (2014).

7.6.1.2. Punto de Transición

Este término fue propuesto por Russell (1972, p. 378) para los ornitomimosaurios, para referirse al cambio entre los segmentos anterior y posterior de la cola, al punto donde las últimas vértebras caudales que portan procesos transversales se encuentran con las primeras zigapófisis claramente alargadas. Actualmente, los criterios para reconocer un punto de transición en la serie caudal son los siguientes: pérdida de procesos transversos,

reducción extrema de las espinas neurales, alargamiento del centro caudal y arcos hemales con forma de T invertida (Senter *et al.*, 2011; Persones *et al.*, 2013; Motta *et al.*, 2017). Al mismo tiempo, se hipotetiza que el estrechamiento de *M. caudofemoralis longus* ocurre cerca de este punto de transición (Persons y Currie, 2011ab). En función de estos criterios, puede argumentarse que, en los alvarezsaurios de divergencia temprana y tardía, el punto de transición se ubicaría entre las caudales 11 a 13 (como en *Haplocheirus* y *Shuvuuia*; Figura VII.28). Si la reinterpretación que aquí se propone sobre las vértebras caudales de *Alvarezsaurus calvoi* es correcta, el *M. caudofemoralis longus* alcanzaría las caudales 11 a 13 en las formas patagónicas. En este sentido, nuestra interpretación sugiere que el punto de transición comienza distalmente a la décima vértebra caudal, y no entre la séptima y la décima vértebra caudal como se menciona en algunos trabajos (*e.g.*, Novas *et al.*, 2009; Choiniere *et al.*, 2010; Turner *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2013; Choiniere *et al.*, 2014; Gianechini *et al.*, 2018; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019).

En maniraptoriformes como los ornitomímidos, el punto de transición se sitúa entre las caudales 12 a 16 (*Dromiceiomimus*, *Gallimimus*, *Struthiomimus*; Russell, 1972; Osmolska *et al.*, 1972), mientras que en los oviraptorosaurios, el punto de transición aparece casi en los últimos elementos caudales, 3 a 6 elementos antes del final de la cola, a diferencia de algunos dromeosáuridos y troodontidos, donde el punto de transición se ubica entre las caudales 9 y 11 (Ostrom, 1969; Forster *et al.*, 1998; Senter *et al.*, 2012; Motta *et al.*, 2017; Xu *et al.*, 2017). Sin embargo, en los microraptorinos y los terópodos avianos de divergencia temprana (*e.g.*, *Anchiornis*, *Archaeopteryx*, *Jeholornis*; Wellnhofer, 2009; O'Connor *et al.*, 2012; O'Connor y Sullivan, 2014; Pei *et al.*, 2017), el punto de transición está ubicado más proximalmente, entre las caudales 5 a 8, lo que probablemente sea una convergencia evolutiva entre estos grupos (Motta *et al.*, 2017).

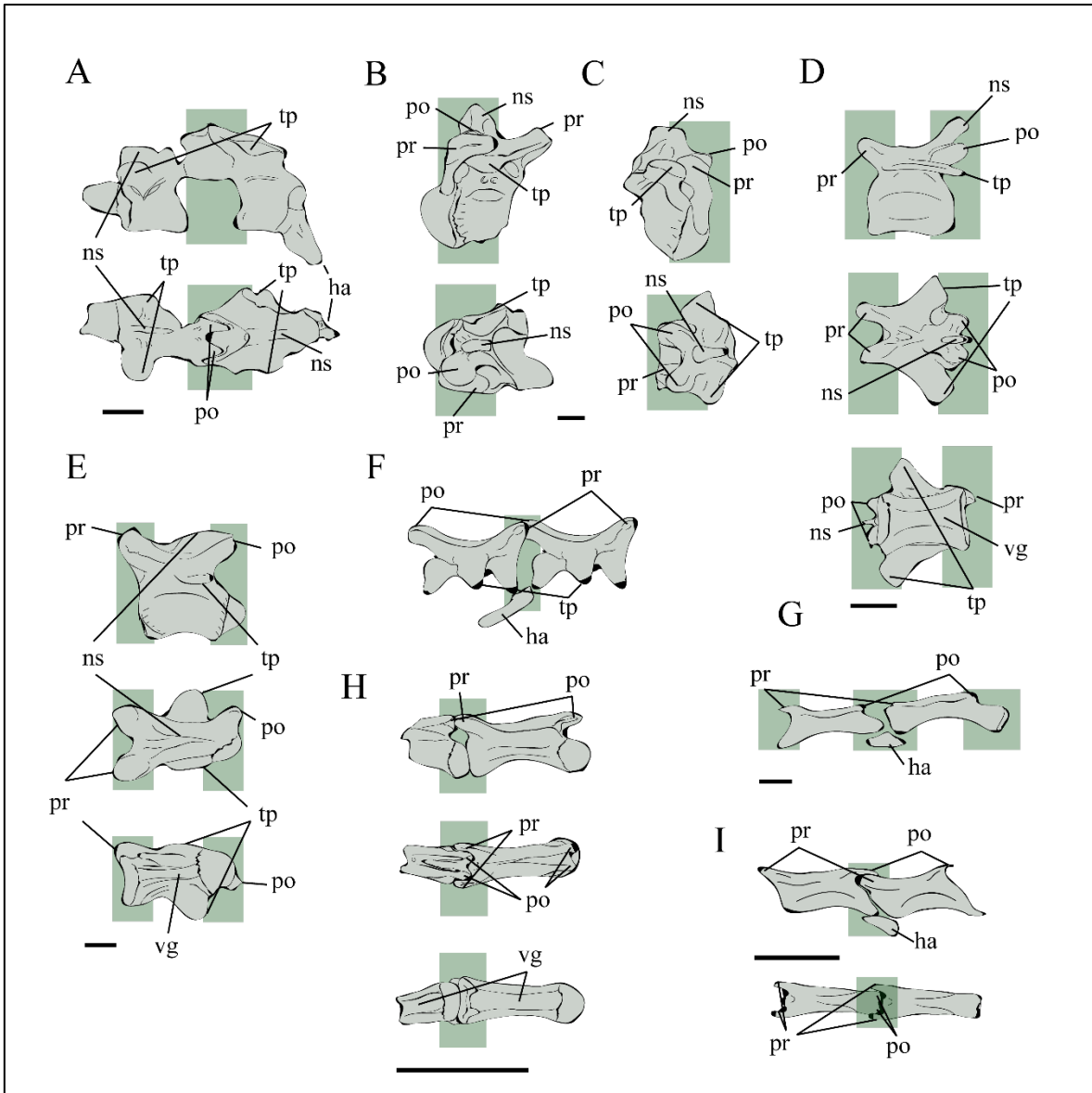


Figura VII.28. Vértebras caudales seleccionadas de diferentes alvarezsáuridos que muestran la articulación entre las prezigapófisis y las postzigapófisis. A, las tres primeras vértebras caudales de *Achillesaurus manazzonei* en vista lateral y dorsal; B, la primera y segunda vértebra caudal de *Patagonykus puertai* en vista lateral y dorsal; C, cuarta y quinta vértebras caudales de *Patagonykus puertai* en vista lateral y dorsal; D, vértebra caudal anterior de *Shishugounykus inexpectus* en vista lateral, dorsal y ventral; E, una vértebra caudal anterior de MPCN-PV 738 en vista lateral, dorsal y ventral; F, una vértebra caudal media de *Haplocheirus sollers* en vista lateral; G, caudal posterior de *Alvarezsaurus calvoi* en vista lateral; H, caudal posterior del alvarezsáurido Bissekty en vista lateral; I, una caudal media de *Shuvuuia deserti* en vista lateral y dorsal. Abreviaturas: ha, arcos

hemales; lg, ranura longitudinal; po, postzigapófisis; pr, prezigapófisis; tp, proceso transversal; ns, espina neural.

7.6.1.3. Longitud del centro caudal

En los alvarezsaurios, al igual que en otros terópodos, la longitud del centro caudal aumenta a lo largo de la serie caudal desde la primera vértebra, y no posteriormente al punto de transición, como lo mencionan Motta *et al.* (2017). Sin embargo, se observa que se produce un aumento considerable en la longitud del centro caudal posterior al punto de transición. Entre los alvarezsaurios basales como *Aorun*, *Shishugounykus* y *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2013; Qin *et al.*, 2019), la relación entre la longitud anteroposterior y la altura dorsoventral de los centros caudales más anteriores varía entre ~ 1.2 y ~ 1.8. En alvarezsáuridos patagónicos como *Achillesaurus* y *Patagonykus* (Bonaparte 1991; Novas, 1996, 1997) esta relación varía entre ~ 1,5 y ~ 1,6. En alvarezsáuridos que divergen más tarde como *Shuvuuia*, *Mononykus*, *Linhenykus* y *Nemegtomykus* (Xu *et al.*, 2013; Lee *et al.*, 2019), esta proporción varía entre ~ 1.3 y ~ 1.5.

En los alvarezsaurios de divergencia temprana (*e.g.*, *Shishugounykus*, *Haplocheirus*, *Bannykus*, *Xiyunykus*; Xu *et al.*, 2018; Qin *et al.*, 2019) esta relación varía entre ~ 2.8 y ~ 3.0 distal al punto de transición, en contraste con las formas patagónicas (*e.g.*, *Alvarezsaurus*, MPCN-PV 738), donde la relación varía entre ~ 3 y ~ 4.3. Con respecto a los alvarezsáuridos parvicursorinos, la relación de longitud craneocaudal/altura dorsoventral varía entre ~ 2.5 y ~ 2.8, aunque en los últimos 12 elementos hay un acortamiento gradual equivalente a ~ 20% (Suzuki *et al.*, 2002).

7.6.1.4. Morfología general de los centros caudales

A diferencia de las superficies laterales relativamente complejas que se observan en el centro caudal en la mayoría de los paravianos, con concavidades y láminas bien desarrolladas (Motta *et al.*, 2017), los alvarezsáuridos presentan superficies laterales más simples y lisas con excavaciones bien desarrolladas en la mitad del centro. Estas pronunciadas excavaciones son el resultado de la compresión mediolateral que ocurre a lo largo de la serie caudal. De hecho, la superficie lateral es cóncava anteroposteriormente, mientras que es convexa dorsoventralmente. Tanto en *Haplocheirus* como en MPCN-PV

738, se desarrolla en las caudales medias una pequeña cresta debajo del proceso transversal, a media altura del centro, posiblemente para la inserción de la musculatura hipaxial.

Los centros más anteriores son transversalmente estrechos en el punto en que la superficie ventral se reduce a una cresta afilada. Los elementos más posteriores son más anchos y tienen surcos ventrales longitudinales. En Alvarezsauridae, las vértebras caudales son procélicas, es decir, la superficie articular anterior es cóncava, formando un cótilo, mientras que la superficie articular posterior es convexa, formando un cóndilo hemisférico; condición única entre los terópodos.

7.6.1.5. Espina neural

En los alvarezsaurios se observan dos tipos de espinas neurales a lo largo de la serie caudal (Figura VII.28). El primer tipo se limita a las caudales anteriores (es decir, al segmento anterior al punto de transición); el segundo tipo es observable posterior al punto de transición. En el primer tipo, la espina neural es simple, dorsoventralmente más alta que anteroposteriormente larga, lateralmente comprimida, posteriormente inclinada (es decir, de forma subtriangular) y ubicada al mismo nivel que la superficie posterior del centro. En el segundo tipo, la espina neural se reduce a una cresta baja en la línea media del centro, mientras que en las caudales más distales está totalmente ausente, existiendo como un surco, tal como se observa en *Haplocheirus* (Choiniere *et al.*, 2010).

7.6.1.6. Procesos transversos

En las caudales más anteriores (es decir, C1 a C3 aproximadamente), los procesos transversos se localizan en un punto ligeramente anterior o central del arco neural, como ocurre en *Haplocheirus*, *Achillesaurus*, *Patagonykus* y Parvicursorinae (Novas, 1997; Martinelli y Vera, 2007; Choiniere *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2013). A su vez, en las caudales proximales posteriores, en aquellas vértebras inmediatamente anteriores al punto de transición, los procesos transversos se desplazan progresivamente hacia la parte posterior del arco neural, como ocurre en todos los alvarezsaurios. Anterior al punto de transición, las vértebras caudales tienen procesos transversos sub-trianguulares, y están dirigidos laterodistalmente. Posteriormente, estos procesos se reducen a una cresta en la línea media hasta desaparecer hacia los elementos más posteriores.

7.6.1.7. Zigapófisis

En los alvarezsaurios, tanto las prezigapófisis como las postzigapófisis son cortas con relación a las típicas prezigapófisis y postzigapófisis caudales de los terópodos no avianos (Gauthier, 1986; Motta *et al.*, 2017). De hecho, los alvarezsáuridos se caracterizan por tener postzigapófisis considerablemente más cortas que las prezigapófisis de las vértebras consecutivas, y sus bases se colocan al nivel de la punta caudal de la espina neural. La longitud de las pre- y postzigapófisis cambia a lo largo de la serie caudal, pero lo hace de manera gradual, no abruptamente como ocurre con la mayoría de los paravianos (Motta *et al.*, 2017).

Las prezigapófisis están orientadas anterodorsalmente, con la superficie articular orientada dorsomedialmente y extendidas más allá del nivel craneal del centro. Son subtriangulares en vista dorsal, con una cresta distintiva que se eleva caudalmente desde la base de la espina neural, y que se extiende anteriormente hasta la punta craneal de la prezigapófisis. Las postzigapófisis están orientadas posterolateralmente; conservan una fuerte orientación posterodorsal a lo largo de la serie, y se colocan parcialmente por encima del nivel de los procesos transversos, extendiéndose más allá del nivel caudal del centro.

7.6.1.8. Arcos hemales (chevrones)

Los arcos hemales de las caudales anteriores son anteroposteriormente estrechos, dorsoventralmente altos y posterodistalmente curvados, como se observa en *Haplocheirus*, *Alvarezsaurus*, *Patagonykus*, *Achillesaurus*, MPCN-PV 738 y Parvicursorinae (Bonaparte, 1991; Novas, 1997, Chiappe *et al.*, 2002; Martinelli y Vera, 2007; Choiniere *et al.*, 2010). Esta morfología también está presente en la mayoría de los maniraptoriformes, como ocurre en los ornitómidos, oviraptorosaurios, troodontidos, y dromeosáuridos, incluidos los microraptorinos. En Parvicursorinae, cerca del punto de transición, los procesos hemales disminuyen abruptamente de tamaño, adoptando una forma de T invertida, siendo dorsoventralmente cortos y anteroposteriormente extendidos.

7.6.2. Reconstrucción muscular de la cola alvarezsauriana

Distintos autores han estudiado en detalle la musculatura caudal de los dinosaurios. La mayoría de estos trabajos se centran en colas de terópodos tales como *Tyrannosaurus rex* (Persons y Currie, 2011a), *Carnotaurus sastrei* (Persons y Currie, 2011b), *Buitreraptor gonzalezorum* (Motta *et al.*, 2017), dromaeosáuridos (Persons y Currie, 2012) y oviraptorosaurios (Persons *et al.*, 2014). Todos estos trabajos reconstruyen la musculatura caudal de estos dinosaurios basándose en supuestos sobre el soporte filogenético existente (Bryant y Russell, 1992; Witmer, 1995, 1997), comparando la anatomía de las vértebras caudales y los músculos de los taxones extintos con los arcosaurios vivos. Aunque las aves comparten un ancestro común reciente con los dinosaurios no avianos, su sistema musculoesquelético caudal fuertemente reducido las convierte en análogos inadecuados para las comparaciones de la musculatura caudal en taxones que carecen de colas reducidas (ver Díez Díaz *et al.*, 2020 y referencias allí). Además, y como se mencionó anteriormente, las vértebras caudales de algunos alvarezsaurios presentan similitudes con las de los cocodrilos eusuquios (ver Novas, 2009).

Para mantener una coherencia, en este trabajo se reconocen los principales conjuntos de músculos descritos por Persons y Currie (2011a) para la cola de los terópodos. Sobre la base de lo establecido por estos autores, se realizó una reconstrucción muscular de la cola del clado Alvarezsauria (Figura VII.29), reconociendo la presencia y disposición de músculos epaxiales (*M. spinalis* y *M. longissimus*) e hipaxiales (*M. caudofemoralis* y *M. ilio-ischiocaudalis*).

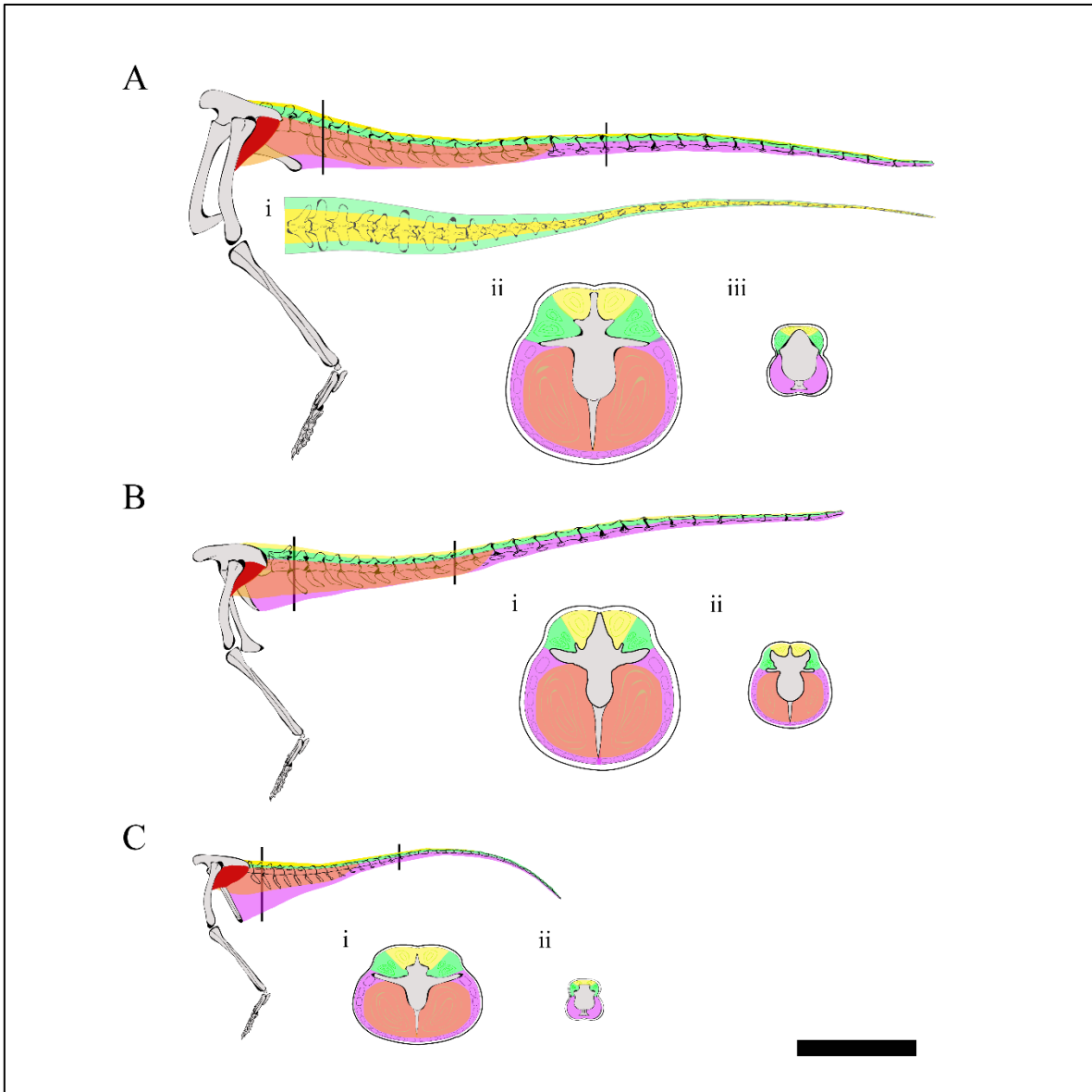


Figura VII.29. Reconstrucción muscular de la cola de *Haplocheirus sollers* en vista lateral (A) y vista dorsal (Ai), y sección transversal muscular de la cola de *Shishugounykus inexpectus* (Aii y Aiii); B, reconstrucción muscular de una cola de un Patagonykinae generalizado en vista lateral, y sección transversal de una caudal anterior de *Patagonykus puertai* (Bi) y sección transversal de una caudal media de MPCN-PV 738 (Bii); C, reconstrucción muscular de un Parvicursorinae generalizado, y un corte transversal de una caudal anterior de *Parvicursor remotus* (Ci) y un corte transversal de una caudal posterior de *Shuvuuia deserti* (Cii). Amarillo: *M. spinalis*; Verde: *M. longissimus*; Rojo oscuro: *M. caudofemoralis brevis*; Rojo claro: *M. caudofemoralis longus*; Morado: *M. ilio-ischiocaudalis*.

El *M. spinalis* se origina en las puntas de las espinas neurales de las vértebras dorsales y se inserta en las superficies laterales de las espinas neurales y entre las articulaciones zigapofisarias (Díez Díaz *et al.*, 2020), estando separado ventralmente del *M. longissimus* por un tabique que nace de los bordes laterales de las prezigapófisis, y extendiéndose lateralmente en un ángulo a menudo fuertemente inclinado dorsalmente (Persons y Currie, 2011a). El rango de variación en la inclinación de las prezigapófisis (~50° a ~55°) en la mayoría de las vértebras caudales proximales, junto con una espina neural relativamente alta, sugiere que el *M. spinalis* en Alvarezsauria está más desarrollado que en otros terópodos (*e.g.*, abelisáuridos, tiranosáuridos, ornitomímidos y oviraptorosaurios; Persons y Currie, 2011ab; Persons *et al.*, 2014), donde el rango de inclinación varía de 65° a 73°. En este sentido, el desarrollo del *M. longissimus* de los alvarezsaurios sería comparable al de algunos paravianos (*e.g.*, dromeosáuridos; Motta *et al.*, 2017) y estaría mucho menos desarrollado que en otros terópodos (*e.g.*, abelisáuridos, tiranosáuridos, ornitomímidos y oviraptorosaurios). El *M. ilioischiocaudalis* se compone de dos ramas principales, originándose la primera desde el ilion y la segunda desde el isquion, insertándose dorsalmente a las puntas y superficies ventrales distales de los procesos transversales, y ventralmente en la punta de los arcos hemales (Parsons y Currie, 2011a). Sin embargo, en Alvarezsauria se observan tres tipos de disposición pélvica, lo que plantea diferentes configuraciones en el desarrollo y disposición del *M. ilio-ischiocaudalis* (Figura VII.29). Tanto el *M. caudofemoralis longus* como *brevis* conforman el grupo de los músculos *caudofemoralis*. Como mencionan Persons y Currie (2011a) el *M. caudofemoralis longus* se origina en las superficies laterales de los centros y la superficie lateral de la hoja de los arcos hemales, y se inserta en la superficie medial del cuarto trocánter. Suponiendo que estos puntos de origen e inserción son los correctos, y aceptando que este músculo se reduce gradualmente a partir del punto de transición caudal, es posible inferir que la masa y el volumen de la cola en los alvarezsáuridos son relativamente más pequeños que en los terópodos no maniraptoriformes, pero mayores que en los paravianos. El *M. caudofemoralis brevis* se origina en la fosa posteromedial del ilion y ventralmente en la última costilla sacra y en la superficie lateral del centro, insertándose en la superficie lateral del cuarto trocánter (Díez Díaz *et al.*, 2020).

7.6.3. Evolución de la cola alvarezsauriana

La cola de los alvarezsaurios experimentó cambios anatómicos dramáticos a lo largo de la evolución de su linaje. A diferencia de otros terópodos tales como Tyrannosauroidae, Abelisauridae, Oviraptorosauria y Ornithomimosauria, los alvarezsaurios tenían una cola larga y delgada, como ocurre en algunos paravianos (*e.g.*, unenlagiinos). La filogenia de Alvarezsauria y su anatomía esquelética altamente especializada ha sido objeto de un amplio debate. No obstante, basado en la morfología caudal general de los alvarezsaurios, y la filogenia basada en la cola recuperada en esta tesis, la tendencia evolutiva general en el árbol alvarezsauriano parece haber sido como sigue:

- 1) *Aumento de la longitud de las vértebras caudales distalmente a lo largo de la serie caudal.* Esto produce un aumento en la longitud de la cola en comparación con la longitud total del cuerpo. Este alargamiento de los elementos caudales se advierte al comparar formas basales con formas intermedias y derivadas, en las que el alargamiento anteroposterior se acentúa más después del punto de transición.
- 2) *Gran desarrollo de la espina neural y los procesos transversos.* Este desarrollo indica que los músculos epaxiales estaban más desarrollados tanto en longitud como en masa con respecto a otros terópodos (*e.g.*, paravianos). Este desarrollo probablemente disminuyó la posibilidad de una falla o dislocación de la cola y ayudó a mantener en alto la cola larga.
- 3) *Bajo grado de inclinación de las prezigapófisis en formas de ramificación intermedia y derivadas.* Esta tendencia indica que el *M. spinalis* sería más voluminoso que el *M. longissimus*, lo que podría ser entendido como una adaptación a mantener la cola en alto.
- 4) *Articulación cóncavo-convexa a lo largo de la serie caudal.* Este carácter probablemente se adquirió como una forma de estabilizar las articulaciones intervertebrales en una cola larga sin comprometer la flexibilidad. Esta condición representa una sinapomorfía de Alvarezsauridae (*sensu* Meso *et al.*, 2021a) y es una característica única entre los terópodos, aunque también está presente en algunos dinosaurios saurópodos (Fronimos *et al.*, 2016), en donde

habría evolucionado para estabilizar las articulaciones intervertebrales de sus largas colas sin comprometer la estabilidad (ver Fronimos *et al.*, 2016).

- 5) *Disminución gradual de la rigidez pasiva en las articulaciones intervertebrales.* Esto podría correlacionarse con un cambio hacia un control de la cola más activo. Pittman *et al.* (2013) correlacionaron la morfología vertebral de los terópodos con la rigidez de la articulación intervertebral pasiva, prediciendo que las vértebras de terópodos con mayor rigidez articular exhiben espinas neurales dorsoventralmente más altas, procesos transversos cortos ubicados centralmente, chevrones dorsoventralmente más profundos; espinas neurales craneocaudalmente más largas; y centros vertebrales lateralmente más anchos (ver Pittman *et al.*, 2013). Las vértebras caudales de los alvarezsaurios tienen centros comprimidos lateromedialmente, procesos transversales sub-trianguulares y dirigidos laterodistalmente, prezigapófisis y postzigapófisis cortas, espinas neurales inclinadas posteriormente, espinas neurales más altas que anteroposteriormente largas y el primer centro caudal con un margen ventral agudo. Esta morfología caudal se correlaciona con una menor rigidez de la articulación intervertebral pasiva, lo que indica que la cola de los alvarezsaurios tendría más movilidad y control activo (ver Novas, 2009). Además, en Alvarezsauria, las pre- y postzigapófisis se reducen a lo largo de la serie caudal hasta casi desaparecer, como en *Spinosaurus*; permitiendo a la serie caudal una flexibilidad considerable, principalmente movimientos laterales (ver Ibrahim *et al.*, 2020).

7.6.4. Interpretaciones funcionales

Los intentos morfofuncionales de explicar el esqueleto altamente especializado de los alvarezsaurios se han restringido en gran medida a la extremidad anterior. En otros grupos de terópodos, se ha sugerido que la existencia de una cola larga les habría dado una dinámica mucho mayor durante la estabilización, ya sea para mejorar su maniobra (*e.g.*, en respuesta a presas/predadores más rápidos; Ostrom, 1969; Pittman *et al.*, 2013), locomoción propulsada por la cola (Cau *et al.*, 2017; Ibrahim *et al.*, 2020), estabilización, como ocurre en las aves arbóreas (*e.g.*, movimiento vertical en los troncos de los árboles

utilizando la cola como soporte del peso corporal; Tubaro *et al.*, 2002; Agnolin *et al.*, 2019), durante el cortejo reproductivo (Persons *et al.*, 2013), o durante el descanso (Xu y Norell, 2004; Gao *et al.*, 2012).

Una cola larga, tanto en número de vértebras como en longitud total proporcional, debe tener articulaciones intervertebrales que eviten la falla por aplastamiento que conduce a la dislocación catastrófica de la cola y, al mismo tiempo, soportar la carga distal sin perder estabilidad y/o movilidad. La geometría de las vértebras caudales sugiere que las colas de los alvarezsaurios tenían, en vida, una menor rigidez de la articulación intervertebral pasiva. La rigidez total de la cola también debe considerar la rigidez activa de la cola, por lo que el tamaño relativamente grande de *M. spinalis* habría contribuido a la rigidez y elevación de la cola dorsal en vida, mientras que la reducción de pre- y postzigapófisis a lo largo de la serie caudal permitiría movimientos laterales considerables.

Con articulaciones intervertebrales anficélicas, la cola habría tenido mayor movilidad, pero habría sido susceptible a dislocaciones y roturas. Por lo tanto, pareciera que, en los alvarezsaurios, las articulaciones articulares cóncavo-convexas evolucionaron como un medio para mejorar la movilidad de la cola, y al mismo tiempo mitigar el potencial de daño de ese apéndice del cuerpo. Según Fronimos *et al.* (2016), la articulación intervertebral cóncavo-convexo resiste la luxación por cizallamiento debido al anidamiento de un centro en otro. Por su parte, la mayor superficie de contacto, junto con un alto grado de desarrollo de la musculatura epaxial, eliminaría el estrés generado por la gravedad y el soporte extensible. Como resultado, estas vértebras caudales procélicas adquieren un alto grado de estabilidad rotacional, única entre los terópodos. De hecho, en la superficie articular anterior (cotilo), el centro de rotación está obligado a estar dentro de la superficie articular posterior (cóndilo) de la vértebra anterior, y el elemento libre gira alrededor de un punto fuera de sí mismo. Esta configuración habría mejorado la movilidad. Una cola más móvil influiría en las interacciones depredador/presa, ya que debería disminuir el radio de giro del animal durante los escenarios de escape o caza de los predadores, disminuyendo su inercia de rotación (ver “**7.5.3. Estimaciones de la agilidad: una aproximación al esfuerzo requerido para pivotar**”) y, por lo tanto, facilitando el giro brusco para escapar o cazar (Figura VII.30 y VII.31).

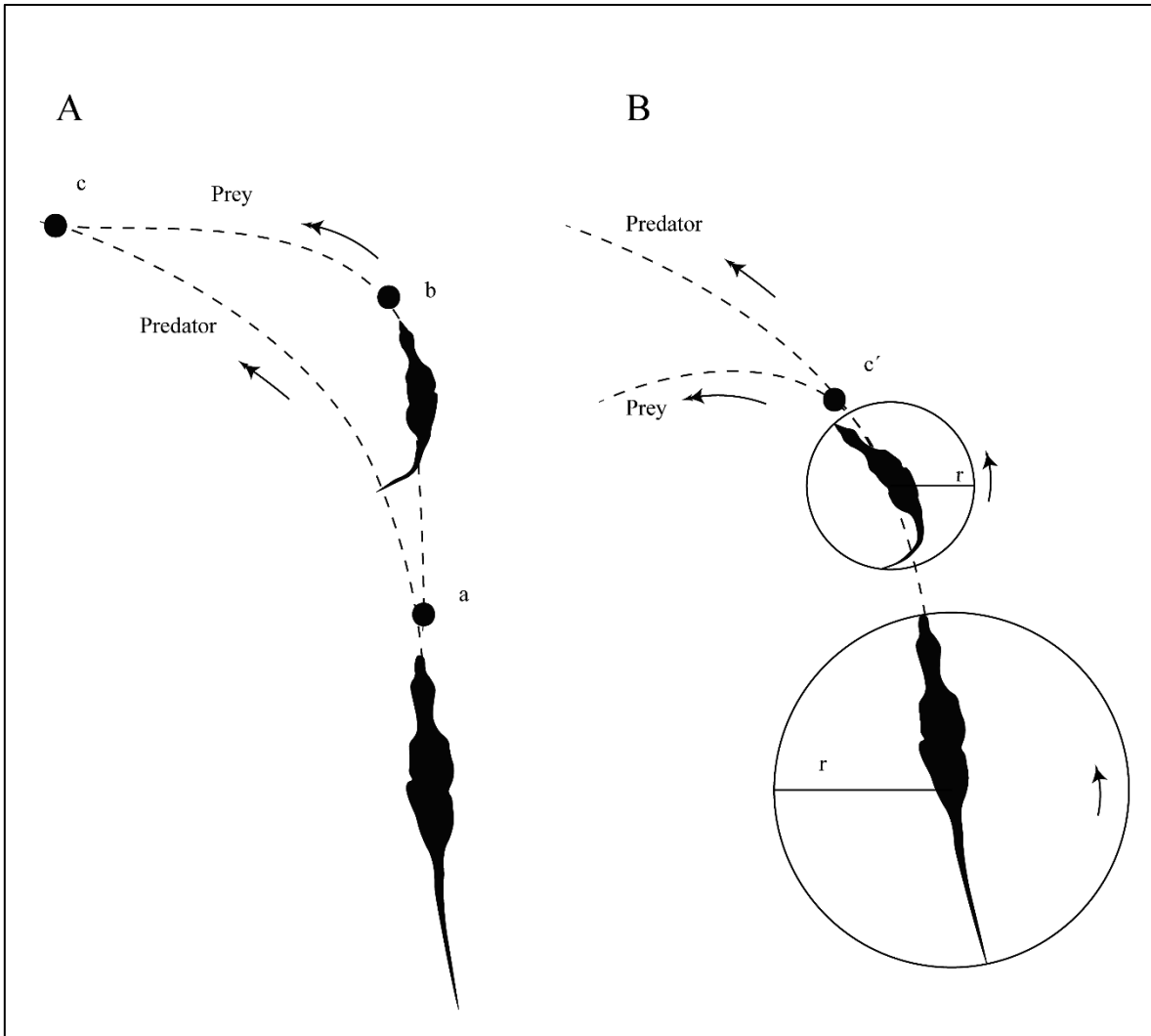


Figura VII.30. Diagrama de un terópodo depredador persiguiendo una presa a lo largo de la línea abc. A, En b, la presa se desvía hacia la izquierda y continúa a una velocidad determinada V a lo largo de un arco circular de radio r ; mientras que en a, el depredador comienza a desviarse a una velocidad determinada V a lo largo de un arco de radio R , para interceptar a la presa en el punto c. B, la presa retrasa su viraje (c') hasta que el depredador está mucho más cerca, luego disminuye el radio de giro de la cola, mostrando una disminución de la inercia rotacional y aumentando la posibilidad de que el animal gire bruscamente al cambiar la dirección de desplazamiento.

Los osos hormigueros y pangolines poseen colas largas, fuertes y semiprensiles a prensiles. El pangolín de cola larga *Phataginus tetradactyla* (con 47 a 49 vértebras caudales, es el mamífero de cola más larga) es arbóreo, mientras que otras especies son principalmente terrestres o semiarbóreas, aunque todos conservan la capacidad de trepar,

incluidos algunos que saben nadar (Rose y Gaudin, 2010; Gaudin *et al.*, 2016). Todos los pangolines, cerdos hormigueros y osos hormigueros usan su cola larga para mantener el equilibrio durante la excavación, caminata y carrera bípeda (Kingdon, 1974; Endo *et al.*, 2012; Gaudin *et al.*, 2016). En pangolines, cerdos hormigueros y osos hormigueros, la espina neural de las vértebras caudales anteriores (C1-C4) es alta, vertical y ancha anteroposteriormente, pero con un extremo redondeado. Además, poseen procesos transversos muy alargados, orientados lateralmente y ligeramente posteriores, con un borde distal recto o ligeramente convexo, el cual se inclina anterodorsolateralmente (Endo *et al.*, 2012; Gaudin *et al.*, 2016). Sin embargo, en las vértebras caudales sucesivas, los procesos transversos se vuelven progresivamente más estrechos, tanto mediolateralmente como anteroposteriormente, y tienen puntas redondeadas o cónicas (Endo *et al.*, 2012; Figura 14; Gaudin *et al.*, 2016; Figura 1). Después de la C4, las espinas neurales se acortan notablemente y se inclinan más posteriormente (Endo *et al.*, 2012; Gaudin *et al.*, 2016). Los centros de las vértebras caudales medias muestran una forma cilíndrica en sección transversal, haciéndose más alargados a lo largo de la serie caudal (Gaudin *et al.*, 2016; Figura 1 y 20b). En términos generales, estas características se observan también en la cola de los alvarezsaurios, aunque algunas de las configuraciones anatómicas de las vértebras caudales no concuerdan del todo con lo que se observa en los pangolines. Por ejemplo, algunos pangolines modernos y fósiles muestran procesos transversos dobles y poseen procesos articulares intervertebrales que son prominentes en todas las vértebras caudales. Además, las vértebras distales de algunos pangolines modernos se vuelven más robustas (Gaudin *et al.*, 2016), una condición diferente a la que presentan los miembros del clado Alvarezsauria. Curiosamente, estas características particulares que se ven en los pangolines, no se encuentran en los cerdos hormigueros (ver Endo *et al.*, 2012). De hecho, en los últimos 10 elementos de la serie caudal del cerdo hormiguero *Orycteropus afer*, hay un acortamiento gradual de la longitud anteroposterior de los centros, condición que también se registra en Parvicursorinae.

Endo *et al.* (2012) examinaron morfológicamente el sistema musculoesquelético de la cola del cerdo hormiguero *Orycteropus afer* y determinaron el papel funcional de la cola como soporte del cuerpo durante la excavación (es decir, para el equilibrio y la estabilización), así como para otros comportamientos fosoriales. Este estudio reveló que la

musculatura epaxial (es decir, sistemas sacrocaudales dorsales) e hipaxial (sistemas sacrocaudales ventrales) está fuertemente desarrollada, y que el *M. sacrocaudalis dorsalis medialis* es más prominente que el *M. sacrocaudalis dorsalis medialis*. Esta disposición de los grupos musculares es similar a la que se reconstruyó para Alvarezsauria en este trabajo. Además, estos autores mencionaron que la reducción de los procesos articulares a lo largo de la serie caudal permitiría considerables movimientos lateromediales y dorsoventrales (ver Endo *et al.*, 2012). Los cambios anatómicos observados a lo largo de la serie caudal en cerdos hormigueros, osos hormigueros y pangolines son evidentes, y podrían estar estrictamente relacionados con modos particulares de locomoción.

Como indica Ostrom (1969), las colas de los mamíferos de cola prensil (monos, lémures, canguros, ardillas) tienen procesos articulares intervertebrales extremadamente reducidos, así como centros vertebrales alargados sin procesos transversos. Sin embargo, Youlatos (2003), al examinar los caracteres osteológicos asociados con la prensilidad de la cola y comparando mamíferos carnívoros (*e. g.*, *Potos flavus*, *Arctictis binturong*) con y sin colas prensiles, concluyó que los taxones de cola prensil se caracterizan por (1) una región caudal proximal relativamente más larga en longitud y número de vértebras, y (2) vértebras caudales distales más robustas, que poseen procesos transversales expandidos. En este sentido, los alvarezsáuridos habrían carecido de una cola estrictamente prensil. Dawson *et al.* (2014) examinaron en detalle la musculatura caudal del canguro gris occidental, arrojando nueva luz sobre el salto bípedo y la locomoción pentapedal. En *Macropus fuliginosus*, el *M. sacrocaudalis dorsalis medialis* es más prominente que el *M. sacrocaudalis dorsalis medialis*, contrariamente a la condición que ocurre en la musculatura caudal del cerdo hormiguero *Orycteropus afer* y en los alvarezsaurios.



Figura VII.31. Reconstrucción en vida del Patagonykinae MPCN-PV 738 pivotando. Ilustración por Abel German Montes.

DISCUSIONES TAXONÓMICAS

Sobre la identidad taxonómica de MCF-PVPH-102

El espécimen MCF-PVPH-102 fue descrito por Chiappe y Coria, en 2003, y consiste en una falange pre-ungueal II-1 y una falange manual II-2 de la mano izquierda, ambos elementos considerados como pertenecientes a un mismo individuo. A partir de la presencia de ciertas similitudes y diferencias anatómicas con el material tipo de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37), estos autores atribuyen a estos materiales como cf. *P. puertai* en función de la naturaleza cuantitativa de las diferencias observadas, y a la falta de información con respecto a la variación morfológica dentro de Alvarezsauridae (Chiappe y Coria, 2003). Este argumento es correcto en parte, ya que: 1) las diferencias observadas entre MCF-PVPH-102 y MCF-PVPH-37 no solo son cuantitativas (ver **4.2. Osteología de MCF-PVPH-102**); 2) la variación morfológica de la mano en Alvarezsauridae se conoce principalmente para el subclado Parvicursorinae. En este sentido, en formas de América del Sur, el conocimiento edito de falanges manuales se limita al dígito manual II de *P. puertai*, MCF-PVPH-102, y a la falange ungueal II-2 de *A. calvoi* (actualmente perdida). El único taxon argentino con una mano completa es *Alnashetri cerropoliciensis*, actualmente en estudio por el equipo de Sebastián Apesteguía. Chiappe y Coria (2003), argumentan que ciertos caracteres como por ejemplo, la “presencia de una quilla central en la superficie proximoventral de la ungueal del dedo manual I (*n.b.*, actualmente como dedo manual II) de MCF-PVPH-102 demuestra que esta condición es compartida tanto por *Alvarezsaurus calvoi* como por *Patagonykus puertai*, lo que arroja dudas sobre el estado autapomórfico de esta condición según lo propuesto por Novas (1997) para *Alvarezsaurus calvoi*” (Chiappe y Coria, 2003; pág. 121). Con relación a esto último pueden hacerse las siguientes observaciones: 1) la quilla central presente en la superficie craneoventral de *Alvarezsaurus* se desarrolla anterior a la curvatura craneocaudal del eje de la falange II-2, mientras que en MCF-PVPH-102 la quilla se desarrolla posterior a la curvatura craneocaudal del eje. De esta manera, no cabría dudas sobre la condición autapomórfica de *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54). 2) Estos autores mencionan que este carácter fue propuesto como una autapomorfía para *Alvarezsaurus calvoi* por Novas (1997). Sin embargo, este carácter fue considerado autapomórfico por Novas en un trabajo anterior (1996; pág. 680), donde el

mencionado autor realiza una revisión exhaustiva de los pequeños alvarezsáuridos *Alvarezsaurus* y *Mononykus*. La presencia de este carácter en *Alvarezsaurus* y MCF-PVPH-102 plantea las siguientes hipótesis: 1) la presencia de una quilla central en la superficie craneoventral de la falange ungueal II-2 podría representar una sinapomorfía ambigua para Alvarezsauridae. Lamentablemente, esta condición no es observable en la falange manual II-2 de *Patagonykus puertai* dada su naturaleza fragmentaria, por lo que la presencia de este carácter podría representar una sinapomorfía ambigua para Alvarezsauridae, tal como reconocen Chiappe y Coria (2003). 2) Convergencia evolutiva en los especímenes de alvarezsáuridos patagónicos. En este trabajo *Alvarezsaurus calvoi* es recuperado como un alvarezsáurido basal, mientras que *Patagonykus puertai* se recupera como un alvarezsáurido derivado anidado dentro del subclado Patagonykinae. Como se ha mencionado, en los alvarezsáuridos basales se han observado convergencias evolutivas con respecto a las formas del Cretácico Tardío. Esta idea estaría débilmente apoyada por la presencia de dicha quilla desarrollada craneal o caudalmente con respecto a la curvatura craneocaudal del elemento. 3) Variación morfológica de tipo ontogenético, individual o sexual. Lamentablemente no se cuenta con material suficiente que permita reconocer diferencias ontogenéticas, poblacionales, o sexuales. Recientemente, se han publicado dos trabajos donde se debate la posibilidad de una serie ontogenética documentada por primera vez para el parvicursorino *Trierarchuncus* (Fowler *et al.*, 2020; Freimuth y Wilson, 2021). Estos autores sostienen que todos los caracteres reflejan la ontogenia de Alvarezsauridae (Fowler *et al.*, 2020; Freimuth y Wilson, 2021). Sin embargo, como se vio en este trabajo, la mayoría de esos caracteres reflejan en realidad la ontogenia del subclado Parvicursorinae (ver **7.4.5 Cambios ontogenéticos y su significado funcional y ecológico de las falanges ungueales manuales**). Todas estas ideas son plausibles, en menor o mayor medida, pero el escaso registro de falanges ungueales manuales en especímenes sudamericanos limita nuestra comprensión sobre la evolución de ciertos caracteres, obscureciendo los estados de caracteres y la variación morfológica entre las especies patagónicas.

Otro carácter mencionado por Chiappe y Coria (2003) como “potencial sinapomorfía” de Alvarezsauridae es la presencia de un par de forámenes en la superficie craneoventral de MCF-PVPH-102, documentada previamente en *Mononykus* y *Shuvuuia*.

En realidad, esta condición no se conoce en *Alvarezsaurus*, por lo que en este trabajo es considerada una sinapomorfía de Parvicursorinae.

En suma; no es posible referir MCF-PVPH-102 con certeza a *Patagonykus puertai*, ya que este espécimen muestra caracteres compartidos tanto con los Patagonykinae como con los Parvicursorinae. En el presente estado del conocimiento, las variaciones morfológicas observadas en la falange manual II-1 y II-2 entre el espécimen MCF-PVPH-102 y el holotipo de *Patagonykus puertai* podrían interpretarse como variaciones ontogénicas, variaciones individuales, dimorfismo sexual o incluso específicas.

Sobre la identidad taxonómica de MCF-PVPH-38

MCF-PVPH-38 fue descrito originalmente por Novas (1996) como parte del material tipo de *Patagonykus puertai*. Con la publicación de la osteología de *P. puertai* (MCF-PVPH-37), Novas (1997) decide excluir del holotipo aquel material, una vértebra cervical y una postzigapófisis derecha aislada, entendiendo que correspondería a un animal de menor tamaño (Novas, 1997). Así, el material MCF-PVPH-38 fue referido como un alvarezsáurido indeterminado por Novas (1997) (De todos modos, virtualmente todos los autores que sucedieron a Novas continuaron incluyendo a MCF-PVPH-38 como parte del holotipo de *Patagonykus puertai*). En este trabajo se reconoce que el material MCF-PVPH-38 pertenece efectivamente a Alvarezsauria, en virtud de las similitudes que el material posee con las vértebras cervicales de *Bannykus* y *Xiyunykus*, pero difiere sutilmente de Alvarezsauridae, ya que las vértebras cervicales de este último grupo son alargadas craneocaudalmente y bajas dorsoventralmente, y poseen una fuerte compresión lateral (Chiappe *et al.*, 2002).

En resumen, la morfología de MCF-PVPH-38 difiere sutilmente de la descrita para Alvarezsauridae, pero es semejante a la observada en los alvarezsaurios de ramificación temprana (Xu *et al.*, 2018).

Sobre la identidad taxonómica de *Bonapartenykus ultimus* y MPCN-PV 738

En este trabajo se considera a *Bonapartenykus ultimus* un taxón válido sobre la base de los caracteres diagnósticos mencionados en el capítulo de osteología. La asignación específica

del material publicado por Coria *et al.* (2007) y Salgado *et al.* (2009), provenientes muy probablemente del mismo sitio y nivel estratigráfico (lo que es corroborado por el estudio de sedimentos de difracción de rayos X realizado para esta tesis) plantea algunas dudas.

El fémur derecho completo publicado por Coria *et al.* (2007) (MPCN-PV 738.1), asignado originalmente a un Iguanodontia indeterminado, y reinterpretado como un fémur de alvarezsáurido por Agnolin *et al.* (2012), es aceptado en este trabajo como un Alvarezsauria sobre la base de una serie de caracteres listados en la parte osteológica de este trabajo. Debido a la naturaleza fragmentaria del material, y al conocimiento incompleto de la anatomía de *Bonapartenykus ultimus*, no se excluye la posibilidad que el material MPCN-PV 738.1 corresponda a un espécimen adulto de esa misma especie. Sin embargo, hasta tanto no se disponga de materiales más completos y articulados, e indudablemente pertenecientes a *Bonapartenykus ultimus*, no será posible realizar una asignación más precisa de estos materiales.

Lo mismo ocurre con relación al lote de materiales MPCN-PV 738 publicados por Salgado *et al.* (2009). La asignación de estos materiales a cf. *Bonapartenykus ultimus* habla de similitudes y diferencias con el holotipo de *Bonapartenykus ultimus* de naturaleza dudosa, que aconsejan no avanzar en una asignación más precisa.

Uno de los elementos que generan más dudas es la cintura escapular, debido a uno de los escapulocoracoides pertenecientes al holotipo (MPCA 1290-7, escapulocoracoides izquierdo del holotipo de *Bonapartenykus ultimus*) guarda semejanzas con un coracoides del lote MPCN-PV 738 (MPCN-PV 738.2) y con *Patagonykus*, mientras que el otro escapulocoracoides es distinto. El ángulo de la desviación medial del escapulocoracoides MPCN-V 1290-7 y el MPCN-PV 738.2 oscila 117° y 120° grados, mientras que en MPCA 1290-1 (escapulocoracoides derecho del holotipo de *Bonapartenykus ultimus*) es de 109° grados. En vista craneal, el ángulo de desviación medial del coracoides es menor en MPCA 1290-1 (en forma de L) que en MPCA 1290-7 y MPCN-PV 738.2 (o incluso *Patagonykus*). Esta morfología se correlaciona con la de la cresta longitudinal que se desarrolla craneocaudalmente en la superficie lateral del coracoides. En MPCA 1290-7 y MPCN-PV 738.2, esta cresta es robusta y dorsoventralmente ancha (en forma de arco en vista craneal o caudal), a diferencia de MPCA 1290-1, donde es prominente y desarrollada lateralmente

(en forma de V en vista craneal o caudal), y culmina cranealmente en un proceso bien desarrollado seguido de una muesca. Además, los profundos y angostos surcos y protuberancias que se desarrollan en la superficie ventral del coracoides de MPCA 1290-7 y MPCN-PV 738.2 se limitan a la cresta longitudinal, lo contrario a lo observado en MPCA 1290-1, cuyo surcos y protuberancias profundas y angostas se desarrollan por encima de la cresta longitudinal, sobre la región más craneal de la superficie dorsal del coracoides.

En MPCA 1290-1, la cavidad glenoidea es más larga y ancha que en MPCA 1290-7 y MPCN-PV 738.2. En estos últimos materiales, el ángulo entre el margen anterior de la escápula y el margen dorsal del coracoides no supera los 90 grados, mientras que en MPCA 1290-1 este ángulo es de aproximadamente 105 grados.

El foramen coracoidal de MPCA 1290-1 es elíptico, con su eje mayor en dirección craneodorsal-caudoventral, a diferencia de MPCA 1290-7 y MPCN-PV 738.2 cuyo eje mayor está orientado craneoventral-caudodorsalmente. En estos dos últimos escapulocoracoides, este foramen se localiza craneoventralmente con respecto a la cavidad glenoidea, a diferencia de la condición observada en MPCA 1290-1, en donde la ubicación del foramen es ventral a la cavidad glenoidea. Cabe mencionar que estas ubicaciones son con respecto a la orientación de la escápula considerada en este estudio (ver **3.4. Metodología utilizada para las comparaciones entre los diferentes taxones**).

Además del escapulocoracoides existen diferencias en otros elementos óseos. La morfología del eje púbico de MPCN-PV 738.4 es dorsoventralmente alargado y lateromedialmente delgado, distinto a la condición observada en el holotipo de *Bonapartenykus ultimus* cuyo eje es lateromedialmente ancho. En el pubis de MPCN-PV 738.4, la diáfisis está curvada caudoventralmente, en forma de arco, con un margen anterior convexo y un margen posterior cóncavo. Sin embargo, el eje en el holotipo de *Bonapartenykus ultimus* está sutilmente curvado cranealmente, con un margen anterior ligeramente recto a ligeramente convexo y un margen posterior cóncavo, y distalmente recto. En vista craneal o caudal, la diáfisis del pubis de MPCN-PV 738.4 es sigmoide, a diferencia del holotipo de *Bonapartenykus ultimus*, cuya diáfisis es distalmente recta. Además, el pubis del holotipo de *Bonapartenykus ultimus* es fuertemente opistopúbico,

mientras que el extremo proximal conservado en MPCN-PV 738.4 podría indicar una condición levemente mesopúbica (similar a la observada en *Patagonykus*).

La mala conservación de ambos fémures impide una comparación y discusión detallada de este elemento. Sin embargo, las proporciones conservadas de la diáfisis femoral indican que el fémur es largo y robusto en MPCN-PV 738.1, mientras que en el holotipo de *Bonapartenykus ultimus* es más bien corto e igualmente robusto.

Agnolin *et al.* (2012) diagnosticaron *Bonapartenykus ultimus* sobre la base de una serie de caracteres, entre ellos vértebras dorsales medias con láminas espinopostzigapofiseales que terminan abruptamente por encima de las postzigapófisis. Sin embargo, esta característica también está presente en *Patagonykus* y en MPCN-PV738, por lo tanto, esta característica podría representar una sinapomorfía del clado Patagonykinae. Estos autores también mencionan que *Bonapartenykus ultimus* es diagnosticable por la porción ventral del coracoides fuertemente desviada medialmente, aunque, nuevamente, esta característica está presente, tanto en *Patagonykus* como en *Xixianykus*, por lo que podría tratarse de una sinapomorfía del clado Patagonykinae adquirida convergentemente con *Xixianykus*.

Por último, ambas colecciones de fósiles, el holotipo de *Bonapartenykus ultimus* y el lote MPCN-PV 738, presentan diferentes tipos de trazas fósiles. En el holotipo de *Bonapartenykus ultimus* hay marcas de "pinchazos" en la superficie de todos los huesos. En cambio, en el material de MPCN-PV 738 hay dos tipos de trazas: "surcos de borde paralelo" y "surcos superpuestos". Estas diferencias probablemente revelan diferentes historias tafonómicas (*n.b.*, la presencia de trazas fósiles en los huesos está directamente relacionada con un tiempo de exposición subaérea). De hecho, varios autores han sostenido que los esqueletos muy desarticulados evidencian periodos prolongados de exposición subaérea (Behrensmeyer, 1991; Fernández López, 2000). La morfología de las marcas clasificadas como "pinchazo" coinciden con dientes grandes, robustos y cónicos. Entre los terópodos, los únicos taxones encontrados en la Formación Allen son abelisáuridos, alvarezsáuridos y dromeosáuridos. Respecto a los dos últimos grupos, los dientes son diminutos, sin dentículos, comprimidos transversalmente, y el espacio entre los dientes suele ser inferior a 2 milímetros. En este sentido, el tamaño de las perforaciones y la

distancia de disposición entre los dientes encajarían con la morfología dental de los terópodos abelisáuridos. En cuanto a las huellas de tipo "surcos de borde paralelo" y "surcos superpuestos", se sabe que solo los mamíferos tienen esta capacidad y tipo de comportamiento que se correlaciona con este tipo de marcas, y que corresponde a un tipo de carroñeo activo (Gianechini y de Valais, 2016).

El solapamiento de huesos entre estas dos colecciones (el material holotipo de *Bonapartenykus ultimus* y el lote recolectado por Salgado y colaboradores) es mínimo: un escapulocoracoides, un pubis y un fémur. Independientemente de eso, los huesos comunes no son lo suficientemente similares para sostener la referencia de ambas colecciones a la misma especie, *Bonapartenykus ultimus*, mientras que las diferencias morfológicas reportadas tampoco alcanzan para demostrar que en el sitio "Arriagada III" en Salitral Ojo de Agua, hubo más de una especie de alvarezsaurio, y es por esa razón que en este trabajo se ha decidido considerar el lote MPCN-PV 738 como cf. *Bonapartekykus ultimus*.

CONCLUSIONES

1. Aspectos osteológicos

El estudio detallado de los ejemplares holotipos de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37; Novas, 1996), *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54; Bonaparte, 1991), *Achillesaurus manazzonei* (MACN-PV-RN 1116; Martinelli y Vera, 2007) y *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290; Agnolin *et al.*, 2012), junto con una comparación exhaustiva de alvarezsaurios de Argentina (*i.e.*, *Alnashetri cerropoliciensis*) y de otros países, llevado a cabo en el capítulo IV de “Descripciones Anatómicas”, permitió aumentar de manera significativa el conocimiento osteológico de estos alvarezsaurios. Se modificó y amplió la diagnosis de esos taxones, debido a que, en algunos casos, las diagnosis originales estaban integradas por caracteres que hoy en día se presentan ampliamente distribuidos dentro del clado Alvarezsauria. La existencia de autapomorfías distribuidas en distintas partes del esqueleto, permitió concluir que *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37; Novas, 1996), *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54; Bonaparte, 1991), *Achillesaurus manazzonei* (MACN-PV-RN 1116; Martinelli y Vera, 2007) y *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290; Agnolin *et al.*, 2012) son especies validas.

El reestudio en detalle del ejemplar de *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37), permitió reconocer material no descrito originalmente por Novas (1996, 1997), y aportar nueva y valiosa información craneana, siendo hasta la fecha los únicos alvarezsáuridos argentinos con material craneano un nuevo espécimen de *Alnashetri cerropoliciensis* (MPCA 377), bajo estudio por el equipo de Sebastián Apesteguía, y el que aquí se identifica y describe como material referido para *Patagonykus puertai* (MCF-PVPH-37). En el caso particular de los ejemplares *Alvarezsaurus calvoi* (MUCPv-54), *Achillesaurus manazzonei* (MACN-PV-RN 1116) y *Bonapartenykus ultimus* (MPCA 1290) se pudo realizar una reinterpretación de algunos materiales que originalmente fueron interpretados incorrectamente.

El estudio en detalle de los ejemplares MCF-PVPH-102 y MPCN-PV 738, representados por material postcraneano, mostró caracteres sinapomórficos que permiten clasificarlos como Patagonykinae. El ejemplar MCF-PVPH-102 muestra caracteres que no

están presentes en el holotipo de *Patagonykus puertai*, representando autapomorfías claras. No obstante, este ejemplar consta solo de una falange manual II-1 y II-2, por lo que no es posible referirlo a una nueva especie de Patagonykinae. Por su parte, en el lote MPCN-PV 738 hay materiales que presentan caracteres autapomórficos de *Bonapartenykus ultimus* aunque también hay otros que presentan caracteres que no se observan en esta especie, si bien los elementos solapables son pocos: escapulocoracoides, pubis y fémur. Por todo esto, se considera al espécimen MPCN-PV 738 como cf. *Bonapartenykus ultimus*.

El reestudio en detalle del ejemplar MCF-PVPH-38 permitió clasificarlo como un alvarezsáurido cf. *Patagonykus puertai* y parecen pertenecer a un individuo de menor tamaño que el material tipo de la especie. La comparación exhaustiva con alvarezsaurios de otros países, demostró que esta vértebra cervical presenta características plesiomórficas de Alvarezsauria y derivadas de Alvarezsauridae.

2. Aspectos filogenéticos

Entre los resultados más destacables del análisis se encuentra la topología novedosa obtenida para las formas basales de Asia, así como aquellas formas provenientes del Cretácico Superior que anidan dentro del subclado Parvicursorinae. Estos resultados respaldan la hipótesis de la monofilia de Alvarezsauridae, y ubican a los taxones *Alvarezsaurus* y *Achillesaurus* como miembros basales de esta familia. Al mismo tiempo, *Alnashetri* se encuentra anidado como un alvarezsáurido no Patagonykinae. Respecto a Patagonykinae, es un subclado que anida dentro de Alvarezsauridae como el grupo hermano de Parvicursorinae. También, y a modo de prueba, se realizó un segundo análisis con la inclusión del lote MPCN-PV 738 como una unidad taxonómica operacional (OTU) siguiendo los mismos parámetros de búsqueda que en el análisis central de esta Tesis Doctoral. Los resultados obtenidos, incluso la lista de sinapomorfías, son los mismos que se recuperan para el análisis principal. En este sentido, podemos argumentar de manera más sólida que MPCN-PV 738 es un Patagonykinae.

Los valores de *Bremer support* y *Bootstrap* relativamente moderados obtenidos para Alvarezsauridae pueden estar influenciados por la pequeña politomía que se observa en la base de este clado. En este sentido, puede argumentarse que la politomía observada en la

base de Alvarezsauridae y dentro del subclado Parvicursorinae, probablemente se encuentra influenciada por la presencia de especímenes con un porcentaje de codificación muy bajo, por lo que carecen de caracteres informativos y/o señales filogenéticas conflictivas. De hecho, dos de los ocho taxones inestables (*n.b.*, *Nemegtonykus* y *Trierarchuncus*) que detectó el método de iterPCR, *Trierarchuncus* es el alvarezsáurido más inestable ocupando 22 posibles posiciones dentro de Parvicursorinae. El soporte de los nodos (*Haplocheirus* + *Aorun*), [*Bannykus* + (*Tugulusaurus* + *Xiyunykus*)], Patagonykinae y Parvicursorinae, muestran índices que representan valores muy robustos para estos nodos. Asimismo, estos valores podrían ser indicativos para sugerir que en Asia se originaron tempranamente dos clados endémicos. Por su parte, en Patagonia se observa un clado endémico, *i.e.*, Patagonykinae y que se encuentra anidado de manera robusta dentro de Alvarezsauridae.

3. Aspectos Paleobiológicos

Con el objetivo de evaluar las tendencias evolutivas del clado Alvarezsauria, se realizó una base de datos propios sobre masas corporales a partir del método de Christiansen y Fariña (2004), el cual incorpora ecuaciones de regresión bivariadas y multivariadas. Una vez obtenida las masas corporales, las estimaciones calculadas fueron calibradas con la filogenia del grupo. Los resultados obtenidos muestran que el ancestro común de Alvarezsauria rondaría los 13,5 kg, mientras que los alvarezsaurios de ramificación temprana se mantuvieron en tamaños corporales medianos que oscilaron entre los 9 a 29 kg con una variación significativa de dicha masa durante el Kimmeridgiano-Aptiano. El ancestro común de Alvarezsauridae habría rondado los 26 kg (contra los 7,4 kg recuperado por Qin *et al.*, 2021), mientras que el ancestro hipotético de Patagonykinae oscilaría los 48 kg de masa corporal. Por último, el ancestro común de Parvicursorinae habría tenido una masa corporal de 30,8 kg contra una masa recuperada por Qin *et al.* (2021) de 6,47 kg. En este sentido, los resultados aquí obtenidos reflejan al menos dos eventos independientes de miniaturización que ocurrieron dentro de Alvarezsauridae, a saber, el primero originado en la base de Alvarezsauridae (sostenido por *Alvarezsaurus*) y la segunda dentro de Parvicursorinae. Respecto a la idea sobre una reducción sustancial del tamaño del cuerpo en la base de Alvarezsauridae, la misma se encuentra respaldada por el material tipo de *Alnashetri cerropoliciensis*, que es un espécimen adulto, con un tamaño

corporal que rondaría los 2 a 3 kg. Por lo tanto, y de manera independiente, en Patagonia habría ocurrido un evento de miniaturización al menos durante el Cenomaniano-Campaniano temprano; mientras que en Asia se habría producido entre el Albiano-Maastrichtiano. Esta última hipótesis está respaldada parcialmente por la presencia del alvarezsáurido de la Formación Bissekty (Turoniano; Averianov y Sues, 2017) con una masa corporal menor a 3 kg. Estas estimaciones también respaldarían la idea de que Parvicursorinae sufrió una miniaturización acelerada y una rápida radiación de especies, lo que sugiere una presión selectiva muy fuerte. Además, en este trabajo se plantea por primera vez de manera cuantitativa que el subclado Patagonykinae tendió al gigantismo.

A pesar de que los dientes de terópodos no avianos poseen una alta homoplasia, estas piezas bucales tienen un gran potencial de ser diagnosticados a nivel de familia (Hendrickx y Mateus, 2014; Hendrickx *et al.*, 2015ab, 2019, 2020ab). Es por ello que se llevó a cabo una descripción exhaustiva de la dentición de Alvarezsauria, y un análisis filogenético de la dentición de terópodos no avianos. Este estudio reveló posibles sinapomorfías dentales para el clado Alvarezsauria que deberán ser testeadas en un análisis filogenético integrativo.

El miembro anterior debe ser estudiado como un sistema esqueleto-muscular para lograr comprender mucho mejor su función biomecánica. Este trabajo de tesis incluyó una caracterización general del miembro anterior y una reconstrucción parcial de la miología de los alvarezsaurios. Estas reconstrucciones sugieren que los miembros anteriores de los Alvarezsauridae eran capaces de realizar movimientos cuya musculatura requería ser prominente. Estudios previos han sugerido que los Alvarezsauridae eran capaces de excavar. Por ello, y con el propósito de explorar esa posibilidad, se realizaron en este estudio comparaciones con otros grupos cuyas funciones y comportamientos son bien conocidos. En este sentido, los roedores caviomorfos se presentan como adecuados para realizar algunas comparaciones, ya que se trata de un grupo de roedores anatómicamente variables que incluyen formas cursoriales, excavadoras, fosoriales y nadadoras. Cabe destacar que esto se realizó solo a modo de comparación desde una perspectiva biomecánica, ya que la correlación de forma-función es un requisito previo para poder indagar sobre aspectos paleobiológicos (Vizcaíno y Bargo, 2019). En este sentido, los

índices calculados muestran que *Patagonykus puertai* posee valores similares a los de caviomorfos con hábitos generalizados, mientras que los Parvicursorinae lo hacen con formas de hábitos de excavadores ocasionales. De manera adicional y con el fin de examinar de manera cuantitativa cómo difieren morfológicamente los miembros anteriores de los alvarezsaurios, y predecir sus clasificaciones más óptimas dentro de agrupaciones a “nivel de clado” basado en datos cuantitativos, los especímenes estudiados fueron incluidos en dos grandes conjuntos de datos publicados (*i.e.*, Caviomorfos y Aves), y posteriormente sometidos a un análisis de función discriminante. El análisis de discriminante lineal (LDA), llevado a cabo a partir de la matriz de datos de caviomorfos, clasificó a *Patagonykus* como “generalizado”, grupo que incluye formas que tienen hábitos de excavadores ocasionales y son buenos cursores. *Mononykus* se clasificó como un “excavador ocasional”, mientras que *Haplocheirus* no pudo ser clasificado. Respecto al análisis de LDA realizado a partir de la matriz de datos de aves, clasificó a los tres alvarezsaurios (*Haplocheirus*, *Patagonykus* y *Mononykus*) como “no nadadores”, grupo que incluye aves cursoriales y voladoras. En cuanto al análisis de conglomerados realizado en ambos conjuntos de datos, muestran resultados similares al del LDA.

Recientemente, se dio a conocer a *Trierarchuncus* (Fowler *et al.*, 2020; Wilson y Freimuth, 2021), caracterizado como el primer alvarezsáurido que representa una serie ontogenética de un elemento particular (*i.e.*, falange ungueal manual II-2). Este elemento muestra cambios ontogenéticos que son discutidos en detalle en esta tesis, así como su significado funcional y ecológico de las falanges ungueales manuales.

Los miembros posteriores de los alvarezsáuridos son delgados, con sus elementos distales mucho más alargados que los proximales (*i.e.*, la tibia/fíbula son mucho más largos que el fémur, y el metatarso es casi tan largo como la tibia/fíbula). Los diferentes análisis cuantitativos realizados permitieron plantear que la configuración de los miembros posteriores de Alvarezsauria es indicativa de un estilo de vida cursorial, así como posibles estrategias para una locomoción más eficiente.

También se examinó la anatomía y miología de la cola alvarezsauriana, y junto a un análisis cladístico en una matriz de datos basada en caracteres de la cola, se pudo obtener un marco general para reconstruir la evolución de la cola de este grupo. Los datos obtenidos

muestran que las vértebras caudales de los alvarezsaurios tienen una combinación de características osteológicas derivadas que sugiere funciones únicas entre los terópodos. La morfología y geometría de sus vertebras caudales, así como de las articulaciones intervertebrales y morfología de la musculatura, permitieron inferir no solo movimientos dorsales y laterales considerables, sino que también eran capaces de soportar la carga distal de sus largas colas sin comprometer la estabilidad y/o movilidad. Esta configuración, podría estar relacionada a diversos comportamientos en sus hábitos paleoecológicos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agnolin, F. L., Powell, J. E., y Novas, F. E. 2006. Discovery of Maastrichtian alvarezsaurid theropod in NW Patagonia, Argentina. *Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, 22(6).
- Agnolin, F. L., Rozadilla, S., y de Souza Carvalho, I. 2019. *Praeornis sharovi* Rautian, 1978 a fossil feather from the early Late Jurassic of Kazakhstan. *Historical Biology*, 31(7), 962-966.
- Agnolin, F.L., Powell, J.E., Novas, F.E., y Kundrát, M., 2012. New alvarezsaurid (Dinosauria, Theropoda) from uppermost Cretaceous of north-western Patagonia with associated eggs. *Cretaceous Research* 35, 33–56.
- Alberch, P., Gould, S. J., Oster, G. F., y Wake, D. B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5(3), 296-317.
- Albino, A. M. 1986. Nuevos Boidae Madtsoiinae en el Cretácico Tardío de Patagonia (Formación Los Alamitos, Río Negro, Argentina). En *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 4: 15-21.
- Alifanov, V. R., y Barsbold, R. 2009. *Ceratonykus oculatus* gen. et sp. nov., a new dinosaur (? Theropoda, Alvarezsauria) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Paleontological Journal*, 43(1), 94-106.
- Alifanov, V. R., y Saveliev, S. V. 2011. Brain structure and neurobiology of alvarezsaurians (Dinosauria), exemplified by *Ceratonykus oculatus* (Parvicursoridae) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Paleontological Journal*, 45(2), 183-190.
- Allain, R., y Taquet, P. 2000. A new genus of Dromaeosauridae (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of France. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(2), 404-407.
- Alvarenga, H.M.F. y Bonaparte, J.F. 1992. A new flightless land bird from the cretaceous of Patagonia. En Campbell, K.E. (Ed.), *Papers in Avian Paleontology, Honoring Pierce Brodkorb*. Natural History Museum of Los Angeles County, *Science Series*, 36: 51-64.
- Amiot, R., Buffetaut, E., Lécuyer, C., Wang, X., Boudad, L., Ding, Z. y Mo, J. 2010. Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. *Geology* 38: 139-142.
- Andreis, R.R., Iñiguez Rodríguez, A. M., Lluch, J. J., y Sabio, D. A. 1974. Estudio sedimentológico de las formaciones del Cretácico superior del área del lago Pellegrini

- (provincia de Río Negro, República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 29(1): 85-104.
- Anduza, D., Fowler, D., Noto, C., y Horner, J. 2013. New alvarezsaurid material from the Hell Creek Formation, Montana. In *Society of Vertebrate Paleontology, 73rd Annual Meeting, Program and Abstracts Book* (pp. 77-78).
- Apesteguía, S. 2004. *Bonitasaura salgadoi* gen. et sp. nov.: a beaked sauropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Naturwissenschaften*, 91(10), 493-497.
- Apesteguía, S. 2007. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). *Gondwana Research*, 12(4), 533-546.
- 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., y Novas, F. E. 2003. Large Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. *Nature*, 425(6958), 609-612.
- Apesteguía, S., y Zaher, H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature*, 440(7087), 1037-1040.
- Aranciaga Rolando, M., Cerroni, M. A., Marsà, J. A. G., Motta, M. J., Rozadilla, S., Eglí, F. B., y Novas, F. E. 2021. A new medium-sized abelisaurid (Theropoda, Dinosauria) from the late cretaceous (Maastrichtian) Allen Formation of Northern Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 105, 102915.
- Armas, M. P. y Sánchez, M. L. 2013. Sedimentología y arquitectura de las dunas costeras de la Formación Allen, Grupo Malargüe, Cuenca Neuquina - Río Negro, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 30: 65-79.
- Armas, P., y Sánchez, M. L. 2011. Análisis estratigráfico secuencial de las formaciones Anacleto y Allen (Cretácico Tardío) en el borde nororiental de Cuenca Neuquina, Argentina. *Andean geology*, 38(1), 119-155.
- Arregui, C., Carbone, O. y Leanza, H.A. 2011. Contexto tectosedimentario. pp. 29-36. En Leanza, H.A., Arregui, C., Carbone, O., Danieli, J.C. y Vallés J.M. (ed.), *Geología y Recursos Naturales de la Provincia del Neuquén, Neuquén*.

- Averianov, A. O., Krasnolutskii, S. A., y Ivantsov, S. V. 2010. A new basal coelurosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Middle Jurassic of Siberia. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 314(1), 42-57.
- Averianov, A. O., y Lopatin, A. V. 2021. The second taxon of alvarezsaurid theropod dinosaurs from the Late Cretaceous Khulsan locality in Gobi Desert, Mongolia. *Historical Biology*, 1-12.
- Averianov, A. O., y Lopatin, A. V. 2022. A re-appraisal of *Parvicursor remotus* from the Late Cretaceous of Mongolia: implications for the phylogeny and taxonomy of alvarezsaurid theropod dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1-32.
- Averianov, A. O., Osochnikova, A., Skutschas, P., Krasnolutskii, S., Schellhorn, R., A. Schultz, J., y Martin, T. 2019. New data on the tyrannosauroid dinosaur *Kileskus* from the Middle Jurassic of Siberia, Russia. *Historical Biology*, 1-7.
- Averianov, A., y Sues, H. D. 2017. The oldest record of Alvarezsauridae (Dinosauria: Theropoda) in the Northern Hemisphere. *Plos one*, 12(10), e0186254.
- Azuma, Y., Xu, X., Shibata, M., Kawabe, S., Miyata, K., y Imai, T. 2016. A bizarre theropod from the Early Cretaceous of Japan highlighting mosaic evolution among coelurosaurians. *Scientific Reports*, 6(1), 1-13.
- Baez, 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.
- Bakker, R. T. 1986. 'The Dinosaur Heresies. New York William Morrow & Co.
- Balanoff, A. 2011. Oviraptorosauria: morphology, phylogeny, and endocranial evolution. Doctoral dissertation, *Columbia University*, pp. 555.
- Balanoff, A.M., Xu, X., Kobayashi, Y., Matsufune, Y., Norell, M.A. 2009. Cranial Osteology of the Theropod Dinosaur *Incisivosaurus gauthieri* (Theropoda: Oviraptorosauria). *American Museum Novitates* 3651: 1–35.
- Ballent, S. 1980. Ostrácodos de ambiente salobre de la Formación Allen (Cretácico Superior) en la provincia de Río Negro (República Argentina). *Ameghiniana*, 17(1), 67-82.
- Bapst, D. W. 2012. paleotree: an R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 803-807.

- Barrio, C. A. 1990. Paleogeographic control of upper cretaceous tidal deposits, Neuquén Basin, Argentina. *Journal of South American earth Sciences*, 3(1), 31-49.
- Barsbold, R. 1976. [New data on *Therizinosaurus* (Therizinosauridae, Theropoda)] [in Russian]. In: Devâtkin, E.V. and N.M. Ânovskaâ (eds.), *Paleontologiâ i biostratigrafiâ Mongolii*. Trudy, Sovmestnaâ Sovetsko–Mongol'skaâ paleontologiĉeskaâ kspediciâ, 3: 76–92.
- Barsbold, R. 1981. Bezzubykh khishchnye dinozavry Mongolii. [Toothless carnivorous dinosaurs of Mongolia.]. Trudy–Sovmestnaya Sovetsko–Mongol'skaya Paleontologicheskaya Ekspeditsiya 15: 28–39. [in Russian, with English summary].
- Barsbold, R. 1983. [Carnivorous dinosaurs from the Cretaceous of Mongolia. Transactions of the Joint Soviet–Mongolian Paleontological Expedition 19: 5–119.] [In Russian]
- Barsbold, R. 1986. Raubdinosaurier Oviraptoren [in Russian]. In: O.I. Vorob'eva (ed.), *Gerpetologiĉeskie issledovaniâ v Mongol'skoj Narod–noj Respublike*, 210–223. Institut èvolûcionnoj morfologii i èkologii Źivotnykh im. A.N. Severcova, Akademiâ nauk SSSR, Moscow.
- Barsbold, R. 1988. A new Late Cretaceous ornithomimid from the Mongolian People's Republic [in Russian]. *Paleontologiĉeskij Źurnal* 1988:122–125.
- Barsbold, R. y Osmólska, H. 1999. The skull of *Velociraptor* (Theropoda) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 44, 189–219.
- Barsbold, R. y Perle, A. 1980. Segnosauria, a new suborder of carnivorous dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 25(2): 187–195.
- Bates, K. T., y Falkingham, P. L. 2018. The importance of muscle architecture in biomechanical reconstructions of extinct animals: a case study using *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Anatomy*, 233(5), 625-635.
- Baumel, J. J., y Witmer, L. M. 1993. Osteologia. 45–132. *Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium. Second edition. Publications of the Nuttall Ornithological Club, Cambridge, MA.*
- Bell, P. R. 2010. Palaeopathological changes in a population of *Albertosaurus sarcophagus* from the Upper Cretaceous Horseshoe Canyon Formation of Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 47(9), 1263-1268.
- Benson, R. B., Hunt, G., Carrano, M. T., y Campione, N. 2018. Cope's rule and the adaptive landscape of dinosaur body size evolution. *Palaeontology*, 61(1), 13-48.

- Benton, M., y Harper, D.A. 2013. Introduction to paleobiology and the fossil record: John Wiley & Sons
- Bertels, A. 1969. Estratigrafía del límite Cretácico/Terciario en Patagonia septentrional. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 24(1): 41-54. Buenos Aires.
- Bishop, P. J., Falisse, A., De Groote, F., y Hutchinson, J. R. 2021. Predictive simulations of running gait reveal a critical dynamic role for the tail in bipedal dinosaur locomotion. *Science advances*, 7(39), eabi7348.
- Boch, W.J. 1974. The avian skeletomusculature system. In D. S. Farmer, J. R. King, y K. P. Parkes [eds], *Avian Biology*:4:119–257, 31 text figs.; New York (Academic Press).
- Bolt, J. R. 1977. Dissorophoid relationships and ontogeny, and the origin of the Lissamphibia. *Journal of Paleontology*, 235-249.
- Bonaparte, J., y Novas, F. E. 1985. *Abelisaurus comahuensis*, n. g., n. sp., Carnosauria from the Late Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana*, 21(2-4), 259-265.
- Bonaparte, J.F. 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales* 3: 103-179.
- Bonaparte, J.F. 1991. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la Ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 4, 17–123.
- Bonaparte, J.F. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. *Münchner Geowissenschaften Abhandlungen*, 30: 73-130.
- Bonaparte, J.F. y Kielan–Jaworowska, K. 1987. Late Cretaceous dinosaur and mammal faunas of Laurasia and Gondwana. In: P.J. Currie and E.H. Koster (eds.), *Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers*, 24–29. Occasional Papers of the Tyrell Museum of Palaeontology, Drumheller.
- Bonaparte, J.F., Franchi, M.R., Powell J.E., Sepúlveda, E.C. 1984. La Formación Los Alamitos (Campaniano-Maastrichtiano) del sudoeste de Río Negro, con descripción de *Kritosaurus australis* nov. sp. (Hadrosauridae). Significación paleobiogeográfica de los vertebrados. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 39: 284-299.
- Bonaparte, J.F., y Novas, F.E., 1985. *Abelisaurus comahuensis*, n.g., Carnosauria del Cretácico Tardío de Patagonia. *Ameghiniana* 21, 259–265.

- Bourdon, E., y Lindow, B. 2015. A redescription of *Lithornis vulturinus* (Aves, Palaeognathae) from the Early Eocene Fur Formation of Denmark. *Zootaxa*, 4032(5), 493-514.
- Bourguignon, T., Lo, N., Cameron, S. L., Šobotník, J., Hayashi, Y., Shigenobu, S., Watanabe, D., Roisin, Y., Miura, T., y Evans, T. A. 2014. The evolutionary history of termites as inferred from 66 mitochondrial genomes. *Molecular biology and evolution*, 32(2), 406-421.
- Brady, S. G., Schultz, T. R., Fisher, B. L., y Ward, P. S. 2006. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(48), 18172-18177.
- Brinkman, D.L., Cifelli, R.L., y Czaplewski, N.Z. 1998. First occurrence of *Deinonychus antirrhopus* (Dinosauria: Theropoda) from the Antlers Formation (Lower Cretaceous: Aptian–Albian) of Oklahoma. *Oklahoma Geological Survey Bulletin* 146: 1–27.
- Brissón Egli, F., Agnolín, F. L., y Novas, F. 2016. A new specimen of *Velocisaurus unicus* (Theropoda, Abelisauroida) from the paso córdoba locality (santonian), Río Negro, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(4), e1119156.
- Britt, B.B., Chure, D.J., Stadtman, K. L., Madsen, J.H., Jr., Scheetz, R.D. y Burge, D.L. 2001. New osteological data and the affinities of *Utahraptor* from the Cedar Mountain Fm. (Early Cretaceous of Utah). *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 36A.
- Brochu, C. A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16:49–62.
- Brochu, C. A. 2003. Osteology of *Tyrannosaurus rex*: insights from a nearly complete skeleton and high-resolution computed tomographic analysis of the skull. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(sup4), 1-138.
- Bronowicz, R. 2011. New material of a derived ornithomimosaur from the Upper Cretaceous Nemegt Formation of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(3), 477-488.
- Brusatte, S. L., Benson, R. B., Chure, D. J., Xu, X., Sullivan, C., y Hone, D. W. 2009. The first definitive carcharodontosaurid (Dinosauria: Theropoda) from Asia and the delayed ascent of tyrannosaurids. *Naturwissenschaften*, 96(9), 1051-1058.
- Brusatte, S. L., Carr, T. D., y Norell, M. A. 2012. The osteology of *Alioramus*, a gracile and long-snouted tyrannosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2012(366), 1-197.

- Brusatte, S. L., Lloyd, G. T., Wang, S. C., and Norell, M. A. 2014. Gradual assembly of avian body plan culminated in rapid rates of evolution across the dinosaur-bird transition. *Current Biology*, 24(20), 2386-2392.
- Brusatte, S. L., y Benson, R. B. 2013. The systematics of Late Jurassic tyrannosauroid theropods from Europe and North America. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58(1), 47-54.
- Brusatte, S. L., y Carr, T. D. 2016. The phylogeny and evolutionary history of tyrannosauroid dinosaurs. *Scientific Reports*, 6(1), 1-8.
- Brusatte, S.L., Vremir, M., Csiki-Sava, Z., Turner, A.H., Watanabe, A., Erickson, G. M., y Norell, M.A. 2013. The osteology of *Balaur bondoc*, an island-dwelling dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Romania. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2013(374), 1-100.
- Bryant, H. N., y Russell, A. P. 1992. The role of phylogenetic analysis in the inference of unpreserved attributes of extinct taxa. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 337(1282), 405-418.
- Buckley, L. G., Larson, D. W., Reichel, M., y Samman, T. 2010. Quantifying tooth variation within a single population of *Albertosaurus sarcophagus* (Theropoda: Tyrannosauridae) and implications for identifying isolated teeth of tyrannosaurids. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 47(9), 1227-1251.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., y Tong, H. 2009. An early “ostrich dinosaur” (Theropoda: Ornithomimosauria) from the Early Cretaceous Sao Khua Formation of NE Thailand. *Geological Society, London, Special Publications*, 315(1), 229-243.
- Burch, S. H. 2014. Complete forelimb myology of the basal theropod dinosaur *Tawa hallae* based on a novel robust muscle reconstruction method. *Journal of Anatomy*, 225(3), 271-297.
- Burch, S. H. 2017. Myology of the forelimb of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda, Abelisauridae) and the morphological consequences of extreme limb reduction. *Journal of Anatomy*, 231(4), 515-531.
- Burnham, D.A. 2004. New Information on *Bambiraptor feinbergi* from the Late Cretaceous of Montana. In: Currie, P.J., Koppelhus, E.B., Shugar, M.A., Wright, J.L. (eds). Feathered Dragons: Studies on the Transition from Dinosaurs to Birds. Indianapolis: *Indiana University Press*. pp. 67–111.

- Burnham, D.A., Derstler, K.L., Currie, P.J., Bakker, R.T., Zhou Z. y Ostrom J. H., 2000. Remarkable new birdlike dinosaur (Theropoda: Maniraptora) from the Upper Cretaceous of Montana. *University of Kansas Paleontological Contributions* 13: 1–14.
- Butler, M. A., y King, A. A. 2004. Phylogenetic comparative analysis: a modeling approach for adaptive evolution. *The American Naturalist* 164, 683-695.
- Butler, M. A., y King, A. A. 2004. Phylogenetic comparative analysis: a modeling approach for adaptive evolution. *The American Naturalist*, 164(6), 683-695.
- Butler, M.A., y King, A.A. 2004. Phylogenetic comparative analysis: a modeling approach for adaptive evolution. *Am. Nat.* 164, 683–695.
- Calvo J.O., y Coria R.A. 2000. New specimen of *Giganotosaurus carolinii* (Coria and Salgado, 1995), supports it as the largest theropod ever found. *GAIA* 15:117–122
- Calvo, J.O. y Bonaparte, J.F. 1991. *Andesaurus delgadoi* n. g. n. sp. (Saurischia, Sauropoda) a titanosaurid dinosaur from the Río Limay Formation (Albian-Cenomanian), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 28: 303-310.
- Calvo, J.O. y Salgado, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov., a new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina: new evidence from the origin of the Diplodocidae. *Gaia*, 11: 13-33.
- Calvo, J.O., González Riga, B.J., y Porfiri, J.D. 2007. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 65(4), 485-504.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., González-Riga, B.J., y Kellner, A.W. 2007. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 79(3), 529-541.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., y Kellner, A.W. 2004. On a new maniraptoran dinosaur (Theropoda) from the Upper Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional*, 62(4), 549-566.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., y Novas, F.E. 2007. Discovery of a new ornithomimid dinosaur from the Portezuelo formation (Upper Cretaceous), Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 65(4), 471-483.
- Calvo, J.O., Rubilar-Rogers, D. y Moreno, K. 2004b. A new Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from northwest Patagonia. *Ameghiniana*, 41(4), 555-563.

- Calvo, J.O., y González Riga, B.J. 2003. *Rinconsaurus caudamirus* gen. et sp. nov., a new titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista geológica de Chile*, 30(2), 333-353.
- Calvo, J.O. 1991. Huellas fósiles de dinosaurios de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Picún Leufú, provincia del Neuquén, Argentina. (Ornithischia-Saurischia: Saurópoda-Terópoda). *Ameghiniana*, 28 (3-4): 241-258.
- Campione, N. E., Evans, D. C., Brown, C. M., y Carrano, M. T. 2014. Body mass estimation in non-avian bipeds using a theoretical conversion to quadruped stylopodial proportions. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(9), 913-923.
- Campione, N. E., y Evans, D. C. 2012. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. *BMC biology*, 10(1), 1-22.
- Carabajal, A. P., y Salgado, L. 2007. Un basicráneo de titanosaurio (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico Superior del norte de Patagonia: descripción y aportes al conocimiento del oído interno de los dinosaurios. *Ameghiniana*, 44(1), 109-120.
- Carabajal, A. y Currie, P. J. 2012. New Information on the braincase of *Sinraptor dongi* (Theropoda: Allosauroidea): ethmoidal region, endocranial anatomy, and pneumaticity. *Vertebrata Palasiatica* 50: 85–101.
- Carballido, J. L., y Sander, P. M. 2013. Postcranial axial skeleton of *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Germany: implications for sauropod ontogeny and phylogenetic relationships of basal Macronaria. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12(3), 335-387.
- Carpenter, K. 1990. Variation in *Tyrannosaurus rex*. *Dinosaur systematics: perspectives and approaches*, 141-145.
- Carpenter, K. 2002. Forelimb biomechanics of nonavian theropod dinosaurs in predation. *Senckenbergiana lethaea*, 82(1), 59-75.
- Carpenter, K. y Smith, M. 2001. Forelimb osteology and biomechanics of *Tyrannosaurus rex*. In D. Tanke y K. Carpenter [eds], *Mesozoic Vertebrate Life*: 90–116, 13 text figs.; Bloomington (Indiana University Press).

- Carpenter, K., Miles, C.A. y Cloward, K.C. 2005a. New small theropod from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming. In K. Carpenter (ed.), *The Carnivorous Dinosaurs*. *Indiana University Press, Bloomington* 23–48.
- Carpenter, K., Miles, C.A., Ostrom, J.H. y Cloward, K.C. 2005b. Redescription of the small maniraptoran theropods *Ornitholestes* and *Coelurus* from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming. In K. Carpenter (ed.), *The Carnivorous Dinosaurs*. *Indiana University Press, Bloomington* 49–71.
- Carpenter, K., y Smith, M. 1995. Osteology and functional morphology of the forelimb in tyrannosaurids as compared with other theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15(supl. 3):21A.
- Carr, T. D. 2010. A taxonomic assessment of the type series of *Albertosaurus sarcophagus* and the identity of Tyrannosauridae (Dinosauria, Coelurosauria) in the *Albertosaurus* bonebed from the Horseshoe Canyon Formation (Campanian–Maastrichtian, Late Cretaceous). *Canadian Journal of Earth Sciences*, 47(9), 1213-1226.
- Carr, T. D., Varricchio, D. J., Sedlmayr, J. C., Roberts, E. M., y Moore, J. R. 2017. A new tyrannosaur with evidence for anagenesis and crocodile-like facial sensory system. *Scientific Reports*, 7(1), 1-11.
- Carr, T. D., Williamson, T. E., Britt, B. B., y Stadtman, K. 2011. Evidence for high taxonomic and morphologic tyrannosauroid diversity in the Late Cretaceous (Late Campanian) of the American Southwest and a new short-skulled tyrannosaurid from the Kaiparowits formation of Utah. *Naturwissenschaften*, 98(3), 241-246.
- Carr, T. D., Williamson, T. E., y Schwimmer, D. R. 2005. A new genus and species of tyrannosauroid from the Late Cretaceous (Middle Campanian) Demopolis Formation of Alabama. *Journal of vertebrate Paleontology*, 25(1), 119-143.
- Carr, T. D., y Williamson, T. E. 2010. *Bistahieversor sealeyi*, gen. et sp. nov., a new tyrannosauroid from New Mexico and the origin of deep snouts in Tyrannosauroidea. *Journal of vertebrate Paleontology*, 30(1), 1-16.
- Carrano, M. T. 1999. What, if anything, is a cursor? Categories versus continua for determining locomotor habit in mammals and dinosaurs. *Journal of Zoology*, 247(1), 29-42.

- Carrano, M. T. 2006. Body-size evolution in the Dinosauria. In *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds, and Reptiles*, Edited by: Carrano, M. T., Gaudin, T. J., Blob, R. W. and Wible, J. R. 225–268. Chicago: University of Chicago Press.
- Carrano, M. T., Benson, R. B., y Sampson, S. D. 2012. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, 10(2), 211-300.
- Carrano, M. T., Hutchinson, J. R., y Sampson, S. D. 2005. New information on *Segisaurus halli*, a small theropod dinosaur from the Early Jurassic of Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(4), 835-849.
- Carrier, D. R., Walter, R. M., y Lee, D. V. 2001. Influence of rotational inertia on turning performance of theropod dinosaurs: clues from humans with increased rotational inertia. *Journal of Experimental Biology*, 204(22), 3917-3926.
- Carroll RL. 1977. The origin of lizards. In *Problems in Vertebrate Evolution*, ed. SM Andrews, RS Miles, AD Walker. *Linn. Soc. Symp. Ser.* 4:359-96. New York: Academic.
- Carroll, R. L. 1969. Problems of the origin of reptiles. *Biological Reviews*, 44(3), 393-431.
- Carroll, R. L. 1970. Quantitative aspects of the amphibian-reptilian transition. *Forma et functio*, 3, 165-178.
- Carroll, R. L., y Holmes, R. 1980. The skull and jaw musculature as guides to the ancestry of salamanders. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 68(1), 1-40.
- Casamiquela, R.M. 1964. Sobre un dinosaurio hadrosáurido de la Argentina. *Ameghiniana* 3: 285-312.
- Cau, A., Beyrand, V., Voeten, D. F., Fernandez, V., Tafforeau, P., Stein, K., Barsbold, R., Tsogtbaatar, K., Currie, P., y Godefroit, P. 2017. Synchrotron scanning reveals amphibious ecomorphology in a new clade of bird-like dinosaurs. *Nature*, 552(7685), 395-399.
- Cazau, L.B. y Uliana, M.A. 1973. El Cretácico Superior continental de la Cuenca Neuquina. 5° *Congreso Geológico Argentino, Actas* 3: 131-163.
- Charig, A. J., y Milner, A. C. 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin-Natural History Museum Geology Series*, 53, 11-70.
- Chiappe, L. M., Norell, M. A., y Clark, J. M. 1998. The skull of a relative of the stem-group bird *Mononykus*. *Nature*, 392(6673), 275-278.
- Chiappe, L. M., Norell, M. A., y Clark, J. M. 2002. The Cretaceous, short-armed Alvarezsauridae: *Mononykus* and its kin. *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*, 87-120.

- Chiappe, L. M., y Coria, R. A. 2003. A new specimen of *Patagonykus puertai* (Theropoda: Alvarezsauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana*, 40(1), 119-122.
- Chiappe, L., Norell, M., y Clark, J. 1997. *Mononykus* and birds: methods and evidence. *The Auk*, 300-302.
- Chiappe, L.M. 1992. Osteología y sistemática de *Patagopteryx Deferrariisi* Alvarenga y Bonaparte, (aves), del cretácico de Patagonia: filogenia e historia biogeográfica de las aves cretácicas de América del Sur (Doctoral dissertation, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires).
- Chiappe, L.M. 1996. Late Cretaceous birds of southern South America: anatomy and systematics of Enantiornithes and *Patagopteryx deferrariisi*. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30(A), 203-244.
- Chiappe, L.M. 2002. Osteology of the flightless *Patagopteryx deferrariisi* from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). In L.M. Chiappe and L.M. Witmer (eds.), *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*. *University of California Press*, Berkeley 281–361.
- Chiappe, L.M. y Calvo, J.O. 1994. *Neuquenornis volans*, a New Late Cretaceous Bird (Enantiornithes: Avisauridae) from Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14 (2): 230–246.
- Chiappe, L.M., Bo, Z., O'Connor, J.K., Gao, C., Xuri, W., Habib, M., Marugan-Lobon, J., Meng, Q., y Cheng, X. 2014. A new specimen of the Early Cretaceous bird *Hongshanornis longicresta*: insights into the aerodynamics and diet of a basal ornithuromorph. *PeerJ* 2:e234; DOI 10.7717/peerj.234
- Chiappe, L.M., Ji, S.–A., Ji, Q., y Norell, M.A. 1999. Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of northeastern China. *Bulletin of the American museum of Natural History* 242: 1–89.
- Chiappe, L.M., Norell, M.A. y Clark, J.M. 2001. A New Skull of *Gobipteryx minuta* (Aves: Enantiornithes) from the Cretaceous of the Gobi Desert. *American Museum Novitates* 3346: 1–15.
- Chiappe, L.M., Norell, M.A. y Clark, J.M. 2002. The Cretaceous, short-armed Alvarezsauridae, *Mononykus* and its kin. In: Chiappe, L.M. y Witmer, L.M. (Eds.), *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley University Press, pp 87–120.

- Chiappe, L.M., y Göhlich, U.B. 2010. Anatomy of *Juravenator starki* (Theropoda: Coelurosauria) from the Late Jurassic of Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 258(3), 257-296.
- Chinzorig, T., Kobayashi, Y., Tsogtbaatar, K., Currie, P. J., Takasaki, R., Tanaka, T., Lijima, M., y Barsbold, R. 2018. Ornithomimosaur from the Nemegt Formation of Mongolia: manus morphological variation and diversity. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 494, 91-100.
- Choiniere, J. N., Clark, J. M., Norell, M. A., y Xu, X. 2014. Cranial osteology of *Haplocheirus sollers* Choiniere *et al.*, 2010 (Theropoda: Alvarezsauroidea). *American Museum Novitates*, 2014(3816), 1-44.
- Choiniere, J. N., Neenan, J. M., Schmitz, L., Ford, D. P., Chapelle, K. E., Balanoff, A. M., Sipla, S. J., Georgi, J. A., Walsh, S. A., Norell, M. A., Xu, X., Clark, J. M., y Benson, R. B. 2021. Evolution of vision and hearing modalities in theropod dinosaurs. *Science*, 372(6542).
- Choiniere, J. N., Xu, X., Clark, J. M., Forster, C. A., Guo, Y., y Han, F. 2010b. A basal alvarezsauroid theropod from the early Late Jurassic of Xinjiang, China. *Science*, 327(5965), 571-574.
- Choiniere, J.N. 2010. Anatomy and systematics of coelurosaurian theropods from the Late Jurassic of Xinjiang, China, with comments on forelimb evolution in Theropoda (Doctoral dissertation, The George Washington University).
- Choiniere, J.N., Clark, J.M., Forster, C.A, y Xu, X. 2010a. A basal coelurosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic (Oxfordian) of the Shishugou Formation in Wucuiwan, People's Republic of China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(6): 1773–1796.
- Choiniere, J.N., Clark, J.M., Forster, C.A., Norell, M.A., Eberth, D.A., Erickson, G.M., Chu, H., y Xu, X. 2013. A juvenile specimen of a new coelurosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Middle-Late Jurassic Shishugou Formation of Xinjiang, People's Republic of China. *Journal of Systematic Palaeontology* 12(2), 177-215.
- Choiniere, J.N., Forster, C.A., y De Klerk, W.J. 2012. New information on *Nqwebasaurus thwazi*, a coelurosaurian theropod from the Early Cretaceous (Hauteriverian?) Kirkwood Formation in South Africa. *Journal of African Earth Sciences* 71-72: 1–17.
- Christiansen, P., y Fariña, R. A. 2004. Mass prediction in theropod dinosaurs. *Historical biology*, 16(2-4), 85-92.

- Chure, D.J. 2000. A new species of *Allosaurus* from the Morrison Formation of Dinosaur National Monument (Utah–Colorado) and a revision of the theropod family Allosauridae. Ph.D. dissertation. Columbia University.
- Cingolani, C. A., Zanettini, J. C. y Leanza, H. A., 2011. El basamento ígneo y metamórfico. En Leanza, H.A., Arregui, C., Carbone, O., Danieli, J.C. y Vallés J.M. (eds) *Geología y Recursos Naturales de la Provincia del Neuquén*, 37-47, Neuquén.
- Clark Jr, G. A. 1993. Termini situm et directionem partium corporis indicantes. *Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium*, 2nd ed. *Publications of the Nuttall Ornithological Club*, 23, 1-5.
- Clark, J. M., Norell, M. A., Chiappe, L. M. 1999. An oviraptorid skeleton from the late Cretaceous of Ukhaa Tolgod, Mongolia, preserved in an avianlike brooding position over an oviraptorid nest. *American Museum Novitates* 3265: 1–36.
- Clark, J. M., Norell, M. A., y Barsbold, R. 2001. Two new oviraptorids (Theropoda: Oviraptorosauria), Upper Cretaceous Djadokhta Formation, Ukhaa Tolgod, Mongolia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(2), 209-213.
- Clark, J. M., Norell, M. A., y Rowe, T. 2002. Cranial anatomy of *Citipati osmolskae* (Theropoda, Oviraptorosauria), and a reinterpretation of the holotype of Oviraptor philoceratops. *American Museum Novitates*, 2002(3364), 1-24.
- Clark, J.M., Norell, M.A. y Chiappe, L.M. 1999. An oviraptorid skeleton from the Late Cretaceous of Ukhaa Tolgod, Mongolia, preserved in an avianlike brooding position over an oviraptorid nest. *American Museum Novitates* 3265: 1–36.
- Clark, J.M., Norell, M.A. y Rowe, T. 2002. Cranial Anatomy of *Citipati osmolskae* (Theropoda, Oviraptorosauria), and a Reinterpretation of the Holotype of Oviraptor philoceratops. *American Museum Novitates Number* 3364: 1–24.
- Clark, J.M., Perle, A. y Norell, M.A. 1994. The skull of *Erlicosaurus* [sic] *andrewsi*, a Late Cretaceous "segnosaur" (Theropoda: Therizinosauridae) from Mongolia. *American Museum Novitates* 3115:1–39.
- Clarke, J.A. 2004. Morphology, phylogenetic taxonomy, and systematics of *Ichthyornis* and *Apatornis* (Avialae: Ornithurae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 286: 1–179.

- Clarke, J.A., y Chiappe, L.M. 2001. A new carinate bird from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). *American Museum Novitates*. 3323: 1–23.
- Clarke, J.A., y Norell, M.A. 2002. The morphology and phylogenetic position of *Apsaravis ukhaana* from the Late Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates* 3387: 1–46.
- Clarke, J.A., Zhou, Z. y Zhang, F. 2006. Insight into the evolution of avian flight from a new clade of Early Cretaceous ornithurines from China and the morphology of *Yixianornis grabaui*. *Journal of Anatomy* 208(3): 287–308.
- Colbert, E. y Russell, D.A. 1969. The small Cretaceous dinosaur *Dromaeosaurus*. *American Museum Novitates* 2380: 1–49.
- Condie, K.C. 1997. Plate tectonics and crustal evolution: New York: Elsevier.
- Coombs Jr, W. P. 1978. Theoretical aspects of cursorial adaptations in dinosaurs. *The Quarterly Review of Biology*, 53(4), 393-418.
- Coria, R. A., Cambiaso, A. V., y Salgado, L. 2007. New records of basal ornithomimid dinosaurs in the Cretaceous of North Patagonia. *Ameghiniana*, 44(2), 473-477.
- Coria, R. A., Chiappe, L. M., y Dingus, L. 2002. A new close relative of *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985 (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(2), 460-465.
- Coria, R. A., y Currie, P. J. 2016. A new megaraptoran dinosaur (Dinosauria, Theropoda, Megaraptoridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *PLoS One*, 11(7), e0157973.
- Coria, R.A. 2001. A new theropod from the Late Cretaceous of Patagonia. En D. H. Tanke, K. Carpenter (ed.) Mesozoic Vertebrate Life. *Indiana University Press*: 3-9. Bloomington.
- Coria, R.A. 2007. Nonavian Theropods. En Z. Gasparini, L. Salgado, R. A. Coria (ed.) Patagonian Mesozoic Reptiles. *Indiana University Press*: 229-256. Bloomington.
- Coria, R.A. y Salgado, L. 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature*, 377: 225-226.
- Coria, R.A. y Salgado, L. 2005. Last Patagonian non-avian theropods. En K. Carpenter (ed.) The Carnivorous Dinosaurs. *Indiana University Press*: 153-160. Bloomington.
- Cottam, C., Williams, C. S., y Sooter, C. A. 1942. Flight and running speeds of birds. *The Wilson Bulletin*, 54(2), 121-131.

- Csiki, Z., Vremir, M., Brusatte, S.L. y Norell, M.A. 2010. An aberrant island-dwelling theropod dinosaur from the Late Cretaceous of Romania. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107 (35): 15357–15361.
- Currie, P. J., Rigby, J. K. y Sloan, R. E. 1990. Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada. *Dinosaur systematics: approaches and perspectives*, 107-125.
- Currie, P. J., y Varricchio, D. J. 2004. A new dromaeosaurid from the Horseshoe Canyon Formation (upper Cretaceous) of Alberta, Canada. *Feathered dragons: studies on the transition from dinosaurs to birds*, 112-132.
- Currie, P.J. 1987. Bird-like characteristics of the jaws and teeth of troodontid theropods (Dinosauria, Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 7: 72–81.
- Currie, P.J. 1995. New information on the anatomy and relationships of *Dromaeosaurus albertensis* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15(3): 576–591.
- Currie, P.J. y Chen, P.J. 2001. Anatomy of *Sinosauropteryx prima* from Liaoning, northeastern China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 38(1): 705–727.
- Currie, P.J. y Dong, Z. 2001. New information on Cretaceous troodontids from the People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 38: 1753–1766.
- Currie, P.J. y Russell, D.A. 1988. Osteology and relationships of *Chiostenotes pergracilis* (Saurischia, Theropoda) from the Judith River (Oldman) Formation of Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 25: 972–986.
- Currie, P.J. y Zhao, X.-J. 1993. A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30(10–11): 2037–2081.
- Currie, P.J. y Zhao, X.J. 1994b. A new troodontid (Dinosauria, Theropoda) braincase from the Dinosaur Park Formation (Campanian) of Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30(10–11): 2234–2247.
- Currie, P.J., y Carabajal, A.P. 2012. A new specimen of *Austroraptor cabazai* Novas, Pol, Canale, Porfiri y Calvo, 2008 (Dinosauria, Theropoda, Unenlagiidae) from the latest Cretaceous (Maastrichtian) of Rio Negro, Argentina. *Ameghiniana*, 49(4), 662-667.
- Czerkas, S.A. y Ji, Q. 2002. A preliminary report on an omnivorous volant bird from northeast China. In: Czerkas, S. J. (editor): Feathered Dinosaurs and the origin of flight. *The Dinosaur Museum Journal* 1: 127–135.

- Czerkas, S.A. y Yuan, C. 2002. An arboreal maniraptoran from northeast China. In: Czerkas, S.J. (Ed.), Feathered Dinosaurs and the Origin of Flight. *The Dinosaur Museum Journal* 1: 63–95.
- Dal Sasso, C., Pierangelini, G., Famiani, F., Cau, A., y Nicosia, U. 2016. First sauropod bones from Italy offer new insights on the radiation of Titanosauria between Africa and Europe. *Cretaceous Research* 64: 88–109.
- Damuth, J. 1981. Home range, home range overlap, and species energy use among herbivorous mammals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 15(3), 185-193.
- Damuth, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*, 290(5808), 699-700.
- Dawson, R., Milne, N., y Warburton, N. M. 2014. Muscular anatomy of the tail of the western grey kangaroo, *Macropus fuliginosus*. *Australian journal of zoology*, 62(2), 166-174.
- de Ferrariis, C. 1968. El Cretácico del Norte de la Patagonia. 3° *Jornadas Geológicas Argentinas*. Actas 1: 121-144. Buenos Aires.
- de Klerk, W.J., Forster, C.A., Sampson, S.D., Chinsamy, A. y Ross, C.F. 2000. A new coelurosaurian dinosaur from the Early Cretaceous of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(2): 324–332.
- de la Fuente, M. L. S. 2003. Two new pleurodiran turtles from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology*, 77(3), 559-575.
- de la Fuente, M. S., de Lapparent de Broin, F., Manera de Bianco, T. 2001. The oldest and first nearly complete skeleton of a chelid, of the Hydromedusa sub-group (Chelidae, Pleurodira), from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Bulletin de la Société Géologique de France* 172: 237-244.
- Dececchi, T. A., Mloszewska, A. M., Holtz Jr, T. R., Habib, M. B., y Larsson, H. C. 2020. The fast and the frugal: Divergent locomotory strategies drive limb lengthening in theropod dinosaurs. *PloS one*, 15(5), e0223698.
- Delcourt, R., Brilhante, N. S., Grillo, O. N., Ghilardi, A. M., Augusta, B. G., y Ricardi-Branco, F. 2020. Carcharodontosauridae theropod tooth crowns from the Upper Cretaceous (Bauru Basin) of Brazil: A reassessment of isolated elements and its implications to palaeobiogeography of the group. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 556, 109870.

- Depéret, C. 1907. Les transformations du monde animal. *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*, 1(1), 144-148.
- Di Paola, E.C. 1973. Caracterización litoestratigráfica de la Formación Neuquén. *Vº Congreso Geológico Argentino. Actas 3*: 197-206
- Díez Díaz, V., Demuth, O. E., Schwarz, D., y Mallison, H. 2020. The Tail of the Late Jurassic Sauropod *Giraffatitan brancai*: Digital Reconstruction of Its Epaxial and Hypaxial Musculature, and Implications for Tail Biomechanics. *Frontiers in Earth Science*, 8, 160.
- Digregorio, J. H. y Uliana, M. A. 1980. Cuenca Neuquina. En J. C. Turner (ed.) Segundo Simposio de Geología Regional Argentina, *Academia Nacional de Ciencias 2*: 985-1032.
- Ding, A., Pittman, M., Upchurch, P., O'Connor, J.I.N.G.M.A.I., Field, D.J., y Xu, X. 2020. The biogeography of coelurosaurian theropods and its impact on their evolutionary history. In *Bulletin of the American Museum of Natural History* (Vol. 40, No. 440, pp. 117-157). American Museum of Natural History.
- Dingus, L., A.C. Garrido, G.R. Scott, L.M. Chiappe, J. Clarke y J.G. Schmitt. 2009. The litho-, bio-, and magnetostratigraphy of titanosaurian nesting sites in the Anacleto Formation at Auca Mahuevo (Campanian, Neuquén Province, Argentina). En: L. Barry Albright III (Ed.): Papers on Geology, Vertebrate Paleontology, and Biostratigraphy in Honor of Michael O. Woodburne. *Museum of Northern Arizona Bulletin 65*: 237-258.
- Dong, 1979. The Cretaceous dinosaur fossils in southern China. In: Mesozoic and Cenozoic Red Beds in Southern China. *Inst. Vert. Paleontol. Paleoanthropol. Nanjing Geol. Paleontol. Inst. Sci. Press*, Beijing. Pp.342-350.
- Dong, Z. M. 1973. Dinosaurs from Wuerho. *Institute of Paleontology and Paleoanthropology Memoir*, 11, 45-52.
- Dufeu, D. L. 2003. The cranial anatomy of the theropod dinosaur *Shuvuuia deserti* (Coelurosauria: Alvarezsauridae), and its bearing upon coelurosaurian phylogeny. MSc. Dissertation, University of Texas, Austin, Texas.
- Dybas H. S. 1966. Evidence for parthenogenesis in the featherwing beetles, with a taxonomic review of a new genus and eight new species (Coleoptera: Ptiliidae). *Field. Zool.* 51:11-52.
- Elissamburu, A., y De Santis, L. 2011. Forelimb proportions and fossorial adaptations in the scratch-digging rodent *Ctenomys* (Caviomorpha). *Journal of Mammalogy*, 92(3), 683-689.

- Elissamburu, A., y Vizcaíno, S. F. 2004. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Zoology*, 262(2), 145-159.
- Elżanowski, A. 1974. Preliminary note on the palaeognathous bird from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 29: 103–109.
- Elżanowski, A. 1977. Skulls of *Gobipteryx* (Aves) from the Upper Cretaceous of Mongolia. Results of the Polish–Mongolian Paleontological Expeditions-Part VII. *Acta Palaeontol. Pol.* 37: 153–165.
- Elżanowski, A. 2001. A new genus and species for the largest specimen of *Archaeopteryx*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 46(4).
- Elżanowski, A. 2001. A novel reconstruction of the skull of *Archaeopteryx*. *Netherlands Journal of Zoology*, 51(2), 207-216.
- Elżanowski, A. 2002. Archaeopterygidae (Upper Jurassic of Germany). Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs, 129-159.
- Elżanowski, A. y Wellnhofer, P. 1996. Cranial morphology of *Archaeopteryx*: evidence from the seventh skeleton. *J. Vert. Paleont.* 16, 81–94.
- Endo, H., Mori, K., Koyabu, D., Kawada, S., Komiya, T., Itou, T., Koie, H., Kitagawa, M., y Sakai, T. 2012. Functional morphology of the aardvark tail. *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 42(2), 90-98.
- Engel, M. S., Grimaldi, D. A., y Krishna, K. 2009. Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance. *American Museum Novitates*, 2009(3650), 1-27.
- Engel, M.S., Barden, P., Riccio, M.L., y Grimaldi, D.A. 2016. Morphologically specialized termite castes and advanced sociality in the Early Cretaceous. *Current Biology* 26, 522-530.
- Erickson, G. M., Currie, P. J., Inouye, B. D., y Winn, A. A. 2010. A revised life table and survivorship curve for *Albertosaurus sarcophagus* based on the Dry Island mass death assemblage. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 47(9), 1269-1275.
- Ezcurra, M. D. 2017. A new early coelophysoid neotheropod from the Late Triassic of northwestern Argentina. *Ameghiniana*, 54(5), 506-538.
- Fariña, R. A., Blanco, R. E., y Christiansen, P. 2005. Swerving as the escape strategy of *Macrauchenia patachonica* Owen (Mammalia; Litopterna). *Ameghiniana*, 42(4), 751-760.

- Farlow, J. O., Gatesy, S. M., Holtz Jr, T. R., Hutchinson, J. R., y Robinson, J. M. 2000. Theropod locomotion. *American Zoologist*, 40(4), 640-663.
- Felsenstein, J. 1973. Maximum-likelihood estimation of evolutionary trees from continuous characters. *American journal of human genetics* 25, 471.
- Felsenstein, J. 1973. Maximum-likelihood estimation of evolutionary trees from continuous characters. *Am. J. Hum. Genet.* 25, 471–492.
- Filippi, L.S., Méndez, A.H., Valieri, R.D.J., y Garrido, A.C. 2016. A new brachyrostran with hypertrophied axial structures reveals an unexpected radiation of latest Cretaceous abelisaurids. *Cretaceous Research*, 61, 209-219.
- Fiorelli, L.E., y Calvo, J.O. 2007. The first “protosuchian” (Archosauria: Crocodyliformes) from the Cretaceous (Santonian) of Gondwana. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Fórum de Ciência e Cultura. *Museu Nacional; Arquivos Do Museu Nacional*; 65; 4; 12-2007; 417-459
- Ford S. M. 1980. Callitrichids as phyletic dwarfs, and the place of the Callitrichidae in Platyrrhini. *Primates* 21:31-43.
- Forster, C. A., Sampson, S. D., Chiappe, L. M., y Krause, D. W. 1998. The theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science*, 279(5358), 1915-1919.
- Forster, C.A., Chiappe, L.M., Krause, D.W. y Sampson, S.D. 2002. *Vorona berivotrensis*, a primitive bird from the Late Cretaceous of Madagascar. In: L. M. Chiappe and L. M. Witmer (eds.), Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs. *University of California Press*, Berkeley 268–280.
- Forster, C.A., Sampson, S.D., Chiappe, L.M. y Krause, D.W. 1998. The Theropod Ancestry of Birds: New Evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science* 279 (5358): 1915–1919.
- Fossa Mancini, E., E. Feruglio y J.C. Yussen de Campana. 1938. Una reunión de geólogos de Y.P.F. y el problema de la terminología estratigráfica. *Boletín de Informaciones Petroleras* 15(171): 1-67. Buenos Aires.
- Fowler, D. W., Freedman, E. A., Scannella, J. B., y Kambic, R. E. 2011. The predatory ecology of *Deinonychus* and the origin of flapping in birds. *PLoS One*, 6(12), e28964.

- Fowler, D. W., Freedman, E. A., y Scannella, J. B. 2009. Predatory functional morphology in raptors: interdigital variation in talon size is related to prey restraint and immobilisation technique. *PloS one*, 4(11), e7999.
- Fowler, D. W., Wilson, J. P., Fowler, E. A. F., Noto, C. R., Anduza, D., y Horner, J. R. 2020. *Trierarchuncus prairiensis* gen. et sp. nov., the last alvarezsaurid: Hell Creek Formation (uppermost Maastrichtian), Montana. *Cretaceous Research*, 116, 104560.
- Franzese, J. R. y Spalletti, L. A. 2001. Late Triassic continental extension in southwestern Gondwana: tectonic segmentation and prebreakup rifting. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 257-270.
- Franzese, J., Spalletti, L., Gómez Pérez, I. y Macdonald, D. 2003. Tectonic and paleoenvironmental evolution of Mesozoic sedimentary basins along the Andean foothills of Argentina (32° - 54°S). *Journal of South American Earth Sciences* 16: 81-90.
- Franzese, J.R., Veiga, G.D., Muravchik, M., Ancheta, M.D. y D'Elía, L. 2007. Estratigrafía de 'sin-rift' (Triásico Superior-Jurásico Inferior) de la Cuenca Neuquina en la sierra de Chacaico, Neuquén, Argentina. *Revista Geológica de Chile* 34: 49-62.
- Freimuth, W. J., y Wilson, J. P. 2021. New manual unguals of *Trierarchuncus prairiensis* from the Hell Creek Formation, Montana, and the ontogenetic development of the functional alvarezsaurid hand claw. *Cretaceous Research*, 119, 104698.
- Fronimos, J. A., Wilson, J. A., y Baumiller, T. K. 2016. Polarity of concavo-convex intervertebral joints in the necks and tails of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, 42(4), 624-642.
- Fujiwara, S. I., y Hutchinson, J. R. 2012. Elbow joint adductor moment arm as an indicator of forelimb posture in extinct quadrupedal tetrapods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1738), 2561-2570.
- Gambaryan, P. P. 1974. How mammals run. *Anatomical Adaptations*. New York: John Wiley y Sons
- Gao C., Chiappe, L.M., Zhang, F., Pomeroy, D.L., Shen, C., Chinsamy, A. y Walsh, M.O. 2012. A subadult specimen of the Early Cretaceous bird *Sapeornis chaoyangensis* and a taxonomic reassessment of sapeornithids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32(5): 1103–1112.
- Gao, C., Morschhauser, E. M., Varricchio, D. J., Liu, J., y Zhao, B. 2012. A second soundly sleeping dragon: new anatomical details of the Chinese troodontid *Mei long* with implications for phylogeny and taphonomy. *PLoS one*, 7(9).

- Garland, T. Jr y Janis, C.M. 1993. Does metatarsal/femur ratio predict maximal running speed in cursorial mammals?. *Journal of Zoology*, 229, 133–151.
- 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*, Nueva Serie, 12 (2): 121-177.
- Garrido, A.C. 2011. El Grupo Neuquén (Cretácico Tardío) en la Cuenca Neuquina. En: Leanza, H.A., Arregui, C., Carbone, C., Danieli, J.C. y Vallés, J.M. (Eds.): Relatorio del XVII Congreso Geológico Argentino. *Geología y Recursos Naturales de la Provincia del Neuquén*, pp: 231-244.
- Garrido, A.C. y Calvo, J. O. 2004. Reasignación litoestratigráfica de los niveles portadores de *Megaloolithus patagonicus* Calvo et al. (Dinosauria: Sauropoda) en las bardas de la ciudad de Neuquén. *Ameghiniana* (Suplemento) 41(4): 47R.
- Gasparini, Z., Chiappe, L. M., y Fernandez, M. 1991. A new Senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11(3), 316-333.
- Gaudin, T. J., Emry, R. J., y Morris, J. 2016. Skeletal anatomy of the North American pangolin *Patriomanis americana* (Mammalia, Pholidota) from the latest Eocene of Wyoming (USA). Washington, DC: Smithsonian Institution Scholarly Press.
- Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of sciences*, 8, 1-55.
- Gayet, M., Rage, J.-C., Sempere, T., and Gagnier, P.Y. 1992. Modalités des échanges de vertébrés continentaux entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud au Crétacé supérieur et au Paléocène. *Bulletin de la Société Géologique de France* 163: 761–791.
- Gazzera, C.E. y Calvo, J. O. 1991. Asignación de los estratos de la formación la balsa a la Formación Río Colorado, Senoniano de la Cuenca Neuquina. *Ameghiniana* 28(3-4): 408.
- Gianechini, F. A. 2014. Revisión de los Deinonychosauria (Dinosauria, Theropoda) de la Argentina: anatomía y filogenia (Doctoral dissertation, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales).
- Gianechini, F. A., Ercoli, M. D., y Díaz-Martínez, I. 2020. The locomotor and predatory habits of unenlagiines (Theropoda, Paraves): inferences based on morphometric studies and comparisons with Laurasian dromaeosaurids. *bioRxiv*, 553891.

- Gianechini, G., Mkovicky, P. J., Apesteguía, S., y Cerda, I. 2018, Postcranial skeletal anatomy of the holotype and referred specimens of *Buitreraptor gonzalezorum* Makovicky, P., Apesteguía, S., Agnolín, F. 2005 (Theropoda, Dromaeosauridae), from the Late Cretaceous of Patagonia. *PeerJ* 6:e4558; DOI 10.7717/peerj.4558
- Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M., y Charnov, E. L. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293(5538), 2248-2251.
- Gillooly, J. F., Charnov, E. L., West, G. B., Savage, V. M., y Brown, J. H. 2002. Effects of size and temperature on developmental time. *Nature*, 417(6884), 70-73.
- Gilmore, C.W. 1920. Osteology of the carnivorous dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genera *Antrodemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosaurus*. *Bulletin of the United States National Museum* 110: 1–159.
- Gilmore, C.W. 1924. A new coelurid dinosaur from the Belly River Cretaceous of Alberta. *Canada Department of Mines Geological Survey Bulletin (Geological Series)* 38(43): 1–12.
- Gishlick, A. D., y Gauthier, J. A. 2007. On the manual morphology of *Compsognathus longipes* and its bearing on the diagnosis of Compsognathidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149(4), 569-581.
- Gishlick, A.D. 2002. The functional morphology of the forelimb of *Deinonychus antirrhopus* and its importance for the origin of avian flight. PhD Dissertation. Yale University.
- Godefroit, P., Cau, A., Dong-Yu, H., Escuillié, F., Wenhao, W., y Dyke, G. 2013b. A Jurassic avialan dinosaur from China resolves the early phylogenetic history of birds. *Nature*, 498(7454), 359-362.
- Godefroit, P., Currie, P. J., Hong, L., Yong, S. C., y Zhi-Ming, D. 2008. A new species of *Velociraptor* (Dinosauria: Dromaeosauridae) from the Upper Cretaceous of northern China. *Journal of vertebrate Paleontology*, 28(2), 432-438.
- Godefroit, P., Demuynck, H., Dyke, G., Hu, D., Escuillié, F., y Claeys, P. 2013a. Reduced plumage and flight ability of a new Jurassic paravian theropod from China. *Nature Communications*, 4(1), 1-6.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., y Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774-786.
- González Riga, B. J. 2003. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza province, Argentina. *Ameghiniana*, 40(2), 155-172.

- González Riga, B. J., Previtera, E., y Pirrone, C. A. 2009. *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Cretaceous Research*, 30(1), 135-148.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: Harvard. 501 pp.
- Grandison A. G. C. 1980. Aspects of breeding morphology in *Mertensophryne micranotis* (Anura: Bufonidae): secondary sexual characters, eggs and tadpole. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.* 39:299-304
- Grellet-Tinner, G. and Makovicky, P. 2006. A possible egg of the dromaeosaur *Deinonychus antirrhopus*: phylogenetic and biological implications. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 43: 705–719.
- Gulisano, C.A. 1981. El Ciclo Cuyano en el norte de Neuquén y Sur de Mendoza. *8º Congreso Geológico Argentino* 3: 579-592.
- Gulisano, C.A., Gutiérrez Pleimling, A.R. y Digregorio, R.E. 1984. Esquema estratigráfico de la secuencia jurásica del oeste de la Provincia de Neuquén. *9º Congreso Geológico Argentino* 1: 236-259.
- Haluza, A. y Canale, J.I. 2009. A new pterosaur remain from the Neuquén Group, Late Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana*, 46 (4), Suplemento: 31R.
- Hammer, Ø., Harper, D. A., y Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 9.
- Han, G., Chiappe, L.M., Ji, S.-A., Habib, M., Turner, A.H., Chinsamy, A., Liu, X., y Han, L. 2014. A new raptorial dinosaur with exceptionally long feathering provides insights into dromaeosaurid flight performance. *Nature Communications* 5: 4382.
- Hanken, J. 1993. Adaptation of bone growth to miniaturization of body size. *Bone*, 7, 79-104.
- Hanken, J., y Wake, D. B. 1993. Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 501-519.
- Harmon LJ, Weir J, Brock C, Glor R, Challenger W, Hunt G, Fitzjohn R, Pennell M, Slater G, Brown J, Uyeda J, y Eastman J. 2014. Package “geiger”. *Bioinformatics* 24:129–131.
- Harmon, L. J., Losos, J. B., Jonathan Davies, T., Gillespie, R. G., Gittleman, J. L., Bryan Jennings, W., Kozak, K. H., McPeck, M. A., Moreno-Roark, F., Near, T. J., Purvis, A., Ricklefs, R. E., Schluter, D., Schulte, J. A., Seehausen, O., Sidlauskas, B. L., Torres-Carabajal, O.,

- Weir, J. T., y Mooers, A. Ø. 2010. Early bursts of body size and shape evolution are rare in comparative data. *Evolution: International Journal of Organic Evolution* 64, 2385–2396.
- Harmon, L.J., Losos, J.B., Jonathan Davies, T., Gillespie, R.G., Gittleman, J.L., Bryan Jennings, W., Kozak, K.H., McPeck, M.A., Moreno-Roark, F., y Near, T.J. 2010. Early bursts of body size and shape evolution are rare in comparative data. *Evolution: International Journal of Organic Evolution* 64, 2385-2396.
- Harmon, L.J., Weir, J.T., Brock, C.D., Glor, R.E., y Challenger, W. 2008. GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics* 24, 129–131.
- Hartman, S., Mortimer, M., Wahl, W. R., Lomax, D. R., Lippincott, J., y Lovelace, D. M. 2019. A new paravian dinosaur from the Late Jurassic of North America supports a late acquisition of avian flight. *PeerJ*, 7, e7247.
- Henderson, D. M., y Snively, E. 2004. *Tyrannosaurus* en pointe: allometry minimized rotational inertia of large carnivorous dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271, S57-S60.
- Hendrickx, C. y Mateus, O. 2014. Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth. *Zootaxa* 3759: 1–74.
- Hendrickx, C., Mateus, O., Araújo, R., y Choiniere, J.N. 2019. The distribution of dental features in non-avian theropod dinosaurs: Taxonomic potential, degree of homoplasy, and major evolutionary trends. *Palaeontologia Electronica* 22: 1–110.
- Hendrickx, C., Mateus, O., y Araújo, R. 2015a. A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(5), e982797.
- Hendrickx, C., Mateus, O., y Araújo, R. 2015b. The dentition of megalosaurid theropods. *Acta Palaeontologica Polonica* 60: 627–642.
- Hendrickx, C., Stiegler, J., Currie, P.J., Han, F., Xu, X., Choiniere, J.N., y Wu, X.-C. 2020a. Dental anatomy of the apex predator *Sinraptor dongi* (Theropoda: Allosauroidea) from the Late Jurassic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 57: 1127–1147.
- Hendrickx, C., Tschopp, E., y Ezcurra, M.D. 2020b. Taxonomic identification of isolated theropod teeth: The case of the shed tooth crown associated with *Aerosteon* (Theropoda: Megaraptora) and the dentition of Abelisauridae. *Cretaceous Research* 108: 104312.

- Heredia, A. M., Díaz-Martínez, I., Pazos, P. J., Comerio, M., y Fernández, D. E. 2020. Gregarious behaviour among non-avian theropods inferred from trackways: A case study from the Cretaceous (Cenomanian) Candeleros Formation of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 538, 109480.
- Hildebrand, M. 1982. *Analysis of Vertebrate Structure*, 2nd ed. New York: John Wiley & Sons.
- Hildebrand, M. 1988. *Analysis of Vertebrate Structure*. New York: John Wiley & Sons.
- Hirt, M. R., Jetz, W., Rall, B. C., y Brose, U. 2017. A general scaling law reveals why the largest animals are not the fastest. *Nature Ecology & Evolution*, 1(8), 1116-1122.
- Holtz Jr, T. R., Brinkman, D. L., y Chandler, C. L. 1998. Denticle morphometrics and a possibly omnivorous feeding habit for the theropod dinosaur Troodon. *Gaia*, 15(159), e166.
- Holtz Jr, T. R., Molnar, R. E., y Currie, P. J. 2004. 4. Basal Tetanurae. In *The Dinosauria, second edition* (pp. 71-110). University of California Press.
- Holtz, T. R., Jr. 1994. The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. *Journal of Paleontology* 68: 1100-1117.
- Holtz, T. R., Jr. 1996. Phylogenetic taxonomy of the Coelurosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Paleontology* 70 :536-538.
- Holtz, T.R. Jr 1994. The arctometatarsalian pes, an unusual structure of the metatarsus of Cretaceous Theropoda (Dinosauria: Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14, 480–519.
- Hone, D. W., Choiniere, J. N., Tan, Q., y Xu, X. 2013. An articulated pes from a small parvicursorine alvarezsauroid dinosaur from Inner Mongolia, China. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58(3), 453-458.
- Hou, L. 1997. A carinate bird from the Upper Jurassic of western Liaoning, China. *Chinese Science Bulletin*, 42(5), 413-417.
- Hou, L. 1997. Mesozoic birds of China. *Phoenix Valley Bird Park, Lugu Hsiang*, Taiwan, 1-137.
- Howell, J.A., Schwarz, E., Spalletti, L.A. y Veiga, G.D. 2005. The Neuquén Basin: an overview. En: Veiga, G.D., Spalletti, L.A., Howell, J.A. y Schwarz, E. (Eds.), *The Neuquén Basin, Argentina: a case study in sequence stratigraphy and basin dynamics*. *Geological Society of London, Special Publications*, 252, pp: 1-14.
- Hu, D, Hou, L., Zhang, L. y Xu, X. 2009. A pre-*Archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus. *Nature* 461 (7264): 640–643.

- Hu, D., Li, L., Hou, L. y Xu, X. 2010. A new sapeornithid bird from China and its implication for early avian evolution. *Acta Geologica Sinica*. English Edition 84(3): 472–482.
- Hugo, C. A. y Leanza, H. A. 2001. Hoja Geológica 3969-IV General Roca. Provincias de Río Negro y Neuquén. *Instituto de Geología y Recursos Naturales, SEGEMAR, Boletín* 308: 1-70.
- Hunt, G., y Carrano, M. T. 2010. Models and methods for analyzing phenotypic evolution in lineages and clades. *The Paleontological Society Papers* 16, 245-269.
- Hunt, G., y Carrano, M.T. 2010. Models and methods for analyzing phenotypic evolution in lineages and clades. *The Paleontological Society Papers* 16, 245–269.
- Hurum, J. H., y Sabath, K. 2003. Giant theropod dinosaurs from Asia and North America: skulls of *Tarbosaurus bataar* and *Tyrannosaurus rex* compared. *Acta Palaeontologica Polonica*, 48(2).
- Hutchinson, J. R., y Chiappe, L. M. 1998. The first known alvarezsaurid (Theropoda: Aves) from North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(3), 447-450.
- Hutchinson, J. R., y Garcia, M. 2002. *Tyrannosaurus* was not a fast runner. *Nature*, 415(6875), 1018-1021.
- Hutchinson, J.R., y Chiappe, L.M. 1998. The first known alvarezsaurid (Theropoda: Aves) from North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(3), 447-450.
- Hutt, S., Naish, D., Martill, D.M., Barker, M.J., y Newbery, P. 2001. A preliminary account of a new tyrannosauroid theropod from the Wessex Formation (Cretaceous) of southern England. *Cretaceous Research*, 22: 227–242.
- Hwang, S. H., Norell, M. A., Qiang, J. I., y Keqin, G. A. O. 2002. New specimens of *Microraptor zhaoianus* (Theropoda: Dromaeosauridae) from northeastern China. *American Museum Novitates*, 2002(3381), 1-44.
- Hwang, S. H., Norell, M. A., Qiang, J., y Keqin, G. 2004. A large compsognathid from the Early Cretaceous Yixian Formation of China. *Journal of Systematic Palaeontology*, 2(1), 13-30.
- Ibrahim, N., Maganuco, S., Dal Sasso, C., Fabbri, M., Auditore, M., Bindellini, G., Martill, D. M., Zouhri, S., Mattarelli, D. A., Unwin, D. M., Wiemann, J., Bonadonna, D., Amane, A., Jakubczak, J., Joger, U., Lauder, G. V., y Pierce, S. E. 2020. Tail-propelled aquatic locomotion in a theropod dinosaur. *Nature*, 581(7806), 67-70.

- Ikejiri, T. 2012. Histology-based morphology of the neurocentral synchondrosis in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia). *The Anatomical Record*, 295, 18–31.
- Ikejiri, T., Tidwell, V. y Trexler, D. L. 2005. New adult specimen of *Camarasaurus lentus* highlight ontogenetic variation within the species. Pp. 154–179 in V. Tidwell & K. Carpenter (eds) *Thunder-Lizards. The Sauropodomorph Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis.
- Inward, D., Beccaloni, G., y Eggleton, P. 2007. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology letters*, 3(3), 331–335.
- Inward, D., Beccaloni, G., y Eggleton, P. 2007. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biol. Lett.* 3, 331–335.
- Ji, Q., Currie, P.J., Norell, M.A. y Ji, S. 1998. Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature* 393 (6687): 753–761.
- Ji, Q., Ji, S., Lu, J., You, H., Chen, W., Liu, Y. y Liu, Y. 2005. First avialan bird from China (*Jinfengopteryx elegans* gen. et sp. nov.). *Geological Bulletin of China* 24(3): 197–205.
- Ji, Q., Ji, S., You, H., Zhang, J. y Yuan, C. 2003a. An Early Cretaceous avialan bird, *Shenzhouraptor sinensis* from Western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica* 77(1): 21–27.
- Ji, Q., Ji, S., You, H., Zhang, J., Yuan, C., Ji, X., Li, J. y Li, Y 2002a. [Discovery of an avialae bird – *Shenzhouraptor sinensis* gen. et sp. nov – from China]. *Geological Bulletin of China* 21(7): 363–369. [in Chinese with English abstract]
- Ji, Q., Ji, S., Zhang, H., You, H., Zhang, J., Wang, L., Yuan, C. y Ji, X. 2002b. A new avialan bird – *Jixiangornis orientalis* gen. et sp. nov. – from the Lower Cretaceous of Western Liaoning, NE China. *Journal of Nanjing University (Natural Sciences)* 38(6): 723–736. [in Chinese with English abstract]
- Ji, Q., Norell, M.A., Makovicky, P. J., Gao, K., Ji, S. y Yuan, C. 2003b. An Early Ostrich Dinosaur and Implications for Ornithomimosaur Phylogeny. *American Museum Novitates* 3420: 1–19.
- Ji, S., Gao, C., Liu, J., Meng, Q. y Ji, Q. 2007. New material of *Sinosauropteryx* (Theropoda: Compsognathidae) from western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica (English Edition)* 81(2): 177–182.

- Ji, S., Ji, Q., Lu J., y Yuan, C. 2007. A new giant compsognathid dinosaur with long filamentous integuments from Lower Cretaceous of Northeastern China. *Acta Geologica Sinica*, 81(1): 8-15.
- Ji, S., y Ji, Q. 2007. *Jinfengopteryx* compared to *Archaeopteryx*, with comments on the mosaic evolution of long-tailed avialan birds. *Acta Geologica Sinica* 81(3): 337–343.
- Joyce, W.G., M., Rabi, J.M., Clark, y X. Xu. 2016. A toothed turtle from the Late Jurassic of China and the global biogeographic history of turtles. *BMC Evolutionary Biology* 16: 236.
- Juárez Valieri, R., Fiorelli, L., y Cruz, L., 2007. *Quilmesaurus curriei* Coria, 2001 (Dinosauria, Theropoda). Su validez taxonómica y relaciones filogenéticas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie* 9, 59–66.
- Juárez Valieri, R.D., Ríos Díaz, S.D., Barbieri, R., y Souberlich, R., 2015. Revisión de yacimientos paleontológicos en la provincia de Río Negro, caso ejemplo de su implementación como la herramienta para la preservación y el incremento del valor científico del patrimonio paleontológico, in: *3° Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*.
- Juárez Valieri, R.D., y Calvo, J.O. 2011. Revision of MUCPv 204, a Senonian basal Titanosaur from northern Patagonia. *Paleontología y dinosaurios desde América Latina*, 143-152pp.
- Karhu, A.A., y Rautian, A.S., 1996. A new family of Maniraptora (Dinosauria: Saurischia) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Paleontological Journal* 30, 583e592.
- Keidel, J. 1917. Über des Patagonischen Taffelland des Patagonische gerölle und ihre ziehungen zu den geologischen erscheinungen in argentinische Andes gebiet und Littoral. *Zeitschrift der Deutsche Wissenschaft Verlag*, 3(5-6): 219-245. Stuttgart.
- Keidel, J. 1925. Sobre la estructura tectónica de las capas petrolíferas en el oriente del Territorio del Neuquén. Ministerio de Agricultura. *Dirección General de Minería y Geología*, Publicación 8: 5-67. Buenos Aires.
- Kellner A.W.A., Calvo J., Sayao J.M. y Porfiri J.D. 2006. Pterosaur bones from the Portezuelo Formation (Cretaceous), Neuquén Group, Patagonia, Argentina. *Arq Mus Nac* 64: 369-375.
- Kellner, A. W., y Calvo, J. O. 2017. New azhdarchoid pterosaur (Pterosauria, Pterodactyloidea) with an unusual lower jaw from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous), Neuquén Group, Patagonia, Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 89(3), 2003-2012.

- Kim, B. S., y Huh, M. 2010. Analysis of the acceleration phase of a theropod dinosaur based on a Cretaceous trackway from Korea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293(1-2), 1-8.
- Kim, K. S., Lim, J. D., Lockley, M. G., Xing, L., Kim, D. H., Piñuela, L., Romilio, A., Sang Yoo, J., Kim, J. H., y Ahn, J. 2018. Smallest known raptor tracks suggest microraptorine activity in lakeshore setting. *Scientific Reports*, 8(1), 1-10.
- Kingdon, J. 1974. East African mammals: an atlas of evolution in Africa, volume I. University of Chicago Press.
- Kirkland, J.I., Burge, D. y Gaston, R. 1993. A large dromaeosaur [Theropoda] from the Lower Cretaceous of Utah. *Hunteria* 2(10): 1–16.
- Kleiber, M. 1947. Body size and metabolic rate. *Physiological reviews*, 27(4), 511-541.
- Kobayashi, Y. 2004. Asian ornithomimosaur (Doctoral dissertation, Southern Methodist University).
- Kobayashi, Y. 2004. Asian ornithomimosaur. PhD Thesis. Southern Methodist University.
- Kobayashi, Y. y Barsbold, R. 2005a. Reexamination of a primitive ornithomimosaur, *Garudimimus brevipes* Barsbold, 1981 (Dinosauria: Theropoda), from the Late Cretaceous of Mongolia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 42: 1501–1521.
- Kobayashi, Y. y Barsbold, R. 2005b. Anatomy of *Harpymimus okladnikovi* Barsbold and Perle 1984 (Dinosauria; Theropoda) of Mongolia. In Carpenter, K. (ed.) *The Carnivorous Dinosaurs*. *Indiana University Press*: 97–126.
- Kobayashi, Y. y Barsbold, R. 2006. Ornithomimids from the Nemegt Formation of Mongolia. *Journal of the Paleontological Society of Korea*, 22(1): 195–207.
- Kobayashi, Y., Lu, J. C., Dong, Z. M., Barsbold, R., Azuma, Y., y Tomida, Y. 1999. Herbivorous diet in an ornithomimid dinosaur. *Nature*, 402(6761), 480-481.
- Kobayashi, Y., y Barsbold, R. 2005a. Reexamination of a primitive ornithomimosaur, *Garudimimus brevipes* Barsbold, 1981 (Dinosauria: Theropoda), from the Late Cretaceous of Mongolia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 42(9), 1501-1521.
- Kundrát, M., y Janáček, J. 2007. Cranial pneumatization and auditory perceptions of the oviraptorid dinosaur *Conchoraptor gracilis* (Theropoda, Maniraptora) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Naturwissenschaften*, 94(9), 769-778.

- Kurochkin, E. 1996. A new enantiornithid of the Mongolian Late Cretaceous, and a general appraisal of the Infraclass Enantiornithes (Aves). *Russian Academy of Sciences, Palaeontological Institute, Special Issue*: 1–50.
- Kurzanov, S.M. 1987. Avimimidae and the problem of the origin of birds. *Transactions of the Joint Soviet–Mongolian Paleontological Expedition*, 31: 5–92. [in Russian]
- Lambe, L. M. 1914. On a new genus and species of carnivorous dinosaur from the Belly River Formation of Alberta, with a description of *Stephanosaurus marginatus* from the same horizon. *Ottawa Naturalist* 28: 13-20.
- Larson, P. L., y Carpenter, K. 2008. *Tyrannosaurus rex*, the tyrant king. *Indiana University Press*, 429pp.
- Lautenschlager, S., Witmer, L. M., Altangerel, P., Zanno, L. E., y Rayfield, E. J. 2014. Cranial anatomy of *Erlikosaurus andrewsi* (Dinosauria, Therizinosauria): new insights based on digital reconstruction. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(6), 1263-1291.
- Lavocat, R. 1955. Sur une portion de mandibule de Théropode provenant du Crétacé supérieur de Madagascar. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 27:256–259
- Le Loeuff, J. 1997. Biogeography. In: P.J. Currie and K. Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*, 51–56. Academic Press, San Diego.
- Leanza, H. 2009. Las principales discordancias del Mesozoico de la Cuenca Neuquina según observaciones de superficie. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 11(2), 145-184.
- Leanza, H., Apesteguía, S., Novas, F.E., y de la Fuente, M.S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25: 61-87.
- Lee, M. S., Cau, A., Naish, D., y Dyke, G. J. 2014. Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. *Science*, 345(6196), 562-566.
- Lee, M.S.Y., y Worthy, T. H. 2012. Likelihood reinstates *Archaeopteryx* as a primitive bird. *Biol. Lett.* 8, 299–303.
- Lee, S. 2018. Two new maniraptorans (Dinosauria: Theropoda) from the Nemegt Formation (early Maastrichtian) of Mongolia. Doctoral dissertation.

- Lee, S., Park, J.Y., Lee, Y.N., Kim, S.H., Lü, J., Barsbold, R., y Tsogtbaatar, K. 2019. A new alvarezsaurid dinosaur from the Nemegt Formation of Mongolia. *Scientific reports*, 9(1), 1-12.
- Legarreta, L. y Gulisano, C.A. 1989. Análisis estratigráfico secuencial de la Cuenca Neuquina (Triásico superior - Terciario inferior). En: G. Chebli y L. Spalletti (Eds.), *Cuencas Sedimentarias Argentinas. X° Congreso Geológico Argentino. Serie Correlación Geológica* 6: 221-243. Buenos Aires.
- Legarreta, L. y Uliana, M. A. 1998. Anatomy of hinterland depositional sequences: Upper Cretaceous fluvial strata, Neuquén Basin, west-central Argentina. En: K.W. Shanley y P.J. McCabe (Eds.), *Relative Role of Eustasy, Climate, and Tectonism in Continental Rocks. Society of Economic Paleontologist and Mineralogists, Special Publication N°59*: 83-92. Tulsa.
- Legarreta, L. y Uliana, M.A. 1999. El Jurásico y Cretácico de la Cordillera Principal y la Cuenca Neuquina. 1: Facies sedimentarias. En: Caminos, R. (Ed.), *Geología Argentina. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales*, 29 (16): 399-432.
- Li, D., Norell, M.A., Gao, K.Q., Smith, N.D., y Makovicky, P.J. 2010. A longirostre tyrannosauroid from the Early Cretaceous of China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1679), 183-190.
- Li, D., Peng, C., You, H., Lamanna, M.C., Harris, J.D., Lacovara, K.J. y Zhang J. 2007. A large therizinosauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of northwestern China. *Acta Geologica Sinica (English edition)* 81(4): 539-549.
- Li, D., You, H. y Zhang, J. 2008. A new specimen of *Suzhousaurus megatherioides* (Dinosauria: Therizinosauroidea) from the Early Cretaceous of northwestern China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 45(7): 769-779.
- Lloyd, G.T., Davis, K.E., Pisani, D., Tarver, J.E., Ruta, M., Sakamoto, M., Hone, D.W.E., Jennings, R., y Benton, M.J. 2008. Dinosaurs and the Cretaceous Terrestrial Revolution. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275, 2483-2490.
- Lloyd, G.T., Davis, K.E., Pisani, D., Tarver, J.E., Ruta, M., Sakamoto, M., Hone, D.W.E., Jennings, R., y Benton, M.J. 2008. Dinosaurs and the Cretaceous Terrestrial Revolution. *Proc. Biol. Sci.* 275, 2483-2490.

- Longrich, N.R. y Currie, P.J. 2009a. A microraptorine (Dinosauria–Dromaeosauridae) from the Late Cretaceous of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(13): 5002–5007.
- Longrich, N.R. y Currie, P.J. 2009b. *Albertonykus borealis*, a new alvarezsaur (Dinosauria: Theropoda) from the Early Maastrichtian of Alberta, Canada: Implications for the systematics and ecology of the Alvarezsauridae. *Cretaceous Research* 30 (1): 239–252.
- Lü, J. C., Xu, L., Chang, H.L., Jia, S.H., Zhang, J.M., Gao, D.S., Zhang, Y.Y., Zhang, C.J., y Ding, F. 2018. A new alvarezsaurid dinosaur from the Late Cretaceous Qiupa Formation of Luanchuan, Henan Province, central China. *China Geology*, 1(1), 28-35.
- Lü, J., Xu, L., Liu, Y., Zhang, X., Jia, S., y Ji, Q. 2010. A new troodontid theropod from the Late Cretaceous of central China, and the radiation of Asian troodontids. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55(3), 381-388.
- Lü, J., y Brusatte, S.L. 2015. A large, short-armed, winged dromaeosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of China and its implications for feather evolution. *Scientific Reports*, 5, 11775.
- Lucas, S.G. y Hunt, A.P. 1989. *Alamosaurus* and the sauropod hiatus in the Cretaceous of the North American western interior. *Geological Society of America Special Paper* 238: 75–85.
- Macdonald, D., Gómez-Perez, I., Franzese, J., Spalletti, L., Lawver, G., Gahagan, L., Dalziel, I., Thomas, C., Trewin, N., Hole, M., y Paton, D. 2003. Mesozoic breakup of SW Gondwana: implications for regional hydrocarbon potential of the southern South Atlantic. *Marine and Petroleum Geology* 20: 287–308.
- Madsen, J.H. 1976. *Allosaurus fragilis*: A Revised Osteology. *Utah Geological Survey Bulletin* 109 (2nd ed.). Salt Lake City: Utah Geological Survey.
- 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.
- Makovicky, P. J., Apesteguía, S., y Gianechini, F. A. 2016. A new, almost complete specimen of *Alnashetri cerropolicensis* (Dinosauria: Theropoda) impacts our understanding of alvarezsauroid evolution. *Ameghiniana*, 53(6).

- Makovicky, P.J. y Sues, H.–D. 1998. Anatomy and phylogenetic relationships of the Theropod Dinosaur *Microvenator celer* from the Lower Cretaceous of Montana. *American Museum Novitates* 3240: 1–27.
- 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*, 5: 90-98.
- Makovicky, P.J., Apesteguía, S., y Gianechini, F.A. 2016. A new, almost complete specimen of *Alnashetri cerropolicensis* (Dinosauria: Theropoda) impacts our understanding of alvarezsauroid evolution. *Ameghiniana*, 53(6).
- Makovicky, P.J., Kobayashi, T. y Currie, P.J. 2004. Ornithomimosauria. In D. B. Weishampel, P. Dodson, and H. Osmolska (eds.), *The Dinosauria* (second edition). *University of California Press*, Berkeley 137–150.
- Makovicky, P.J., Li, D., Gao, K.–Q., Lewin, M., Erickson, G.M. y Norell, M.A. 2010. A giant ornithomimosaur from the Early Cretaceous of China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277 (1679): 191–198.
- Makovicky, P.J., Norell, M.A., Clark, J.M., y Rowe, T. 2003. Osteology and relationships of *Byronosaurus jaffei* (Theropoda: Troodontidae). *American Museum Novitates*, 2003(3402), 1-32.
- Maleev, E. A. 1955. Giant carnivorous dinosaurs of Mongolia. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 104(4), 634-637.
- Marsh, O. C. 1887. Notice of new dinosaurian reptiles from the Jurassic formation. *American Journal of Science*, 3, 513-514.
- Marsh, O.C. 1880. *Odontornithes, a Monograph on the Extinct Toothed Birds of North America. Government Printing Office*, Washington DC.
- Martin, G. R. 2012. Through birds' eyes: insights into avian sensory ecology. *Journal of Ornithology*, 153(1), 23-48.
- Martin, L.D., Kurochkin, E.N., y Tokaryk, T.T. 2012. A new evolutionary lineage of diving birds from the Late Cretaceous of North America and Asia. *Palaeoworld*, 21(1), 59-63.

- Martinelli, A. G., y Vera, E. I. 2007. *Achillesaurus manazzonei*, a new alvarezsaurid theropod (Dinosauria) from the Late Cretaceous Bajo de la Carpa Formation, Río Negro Province, Argentina. *Zootaxa*, 1582(1), 1-17.
- 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.
- Martinelli, A.G., y Pais, D.F. 2008. A new baurusuchid crocodyliform (Archosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Comptes Rendus Palevol*, 7(6), 371-381.
- Matsuda R. 1987. *Animal Evolution in Clwinging Environments with Special Reference to Abnormal Metamorphosis*. New York: Wiley y Sons. 355 pp.
- Mayr, G., Phol, B., Hartman, S., y Peters, D.S. 2007. The tenth skeletal specimen of *Archaeopteryx*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 97–116
- McClain, C. R., y Boyer, A. G. 2009. Biodiversity and body size are linked across metazoans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1665), 2209-2215.
- McKinney, M. L. 1988. Classifying heterochrony. In *Heterochrony in evolution* (pp. 17-34). Springer, Boston, MA.
- McKinney, M. L., y McNamara, K. J. 1991. Heterochrony. In *Heterochrony* (pp. 1-12). Springer, Boston, MA.
- McNamara, K. J. 1988. The abundance of heterochrony in the fossil record. In *Heterochrony in evolution* (pp. 287-325). Springer, Boston, MA.
- McShea, D. W. 1994. Mechanisms of large-scale evolutionary trends. *Evolution*, 48(6), 1747-1763.
- Méndez, V., J.C. Zanettini y E.O. Zappetini. 1987. Aspectos geológicos del Orógeno Andino Central de la República Argentina. *X° Congreso Geológico Argentino*. Actas 1: 181-184.
- Méndez, V., Zanettini, J.C.M., y Zappetini, E.O. 1995. Geología y metalogénesis del Orógeno Andino Central, República Argentina. *Dirección Nacional de Servicio Geológico, Anales* 23: 1-190. Buenos Aires.
- Meso, J. G. 2017. Dientes de Theropoda asociados a un esqueleto de un saurópodo titanosaurio hallado en la formación Allen (Campaniano–Maastrichtiano) de la Provincia de Río Negro, Argentina. 124 pp. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Río Negro, General Roca.

- Meso, J. G., Baiano, M. A., Canale, J. I., Salgado, L., Pereyra, C., Choiniere, J., Brusatte, S. L. 2018. Modification and reduction of the forelimbs of the alvarezsaurids (Theropoda, Coelurosauria). *Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*, R11. Asociación Paleontológica Argentina, Puerto Madryn.
- Meso, J. G., Hendrickx, C., Baiano, M. A., Canale, J. I., Salgado, L., y Diaz-Martinez, I. 2021c. Isolated theropod teeth associated with a sauropod skeleton from the Late Cretaceous Allen Formation of Río Negro, Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 66(2), 409-423.
- Meso, J. G., Qin, Z., Pittman, M., Canale, J. I., Salgado, L., y Díaz, V. D. 2021a. Tail anatomy of the Alvarezsauria (Theropoda, Coelurosauria), and its functional and behavioural implications. *Cretaceous Research*, 124, 104830.
- Meso, J. G., Valieri, R. J., Porfiri, J. D., Correa, S. A. S., Martinelli, A. G., Casal, G. A., Canudo, J. I., Poblete, F., y Dos Santos, D. 2021b. Testing the persistence of Carcharodontosauridae (Theropoda) in the Upper Cretaceous of Patagonia based on dental evidence. *Cretaceous Research*, 125, 104875.
- Middleton, K. M., y Gatesy, S. M. 2000. Theropod forelimb design and evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128(2), 149-187.
- Motta, M. J., Egli, F. B., y Novas, F. E. 2017. Tail anatomy of *Buitreraptor gonzalezorum* (Theropoda, Unenlagiidae) and comparisons with other basal paravians. *Cretaceous Research*, 83, 168-181.
- Mpodozis, C. y Ramos, V.A. 1989. The Andes of Chile and Argentina. pp. 59-90. En G. E. Erickson, M. T. Cañas Pinochet y J. A. Reinemud (ed.) *Geology of the Andes and its relation to hydrocarbon and mineral resources. Circumpacific Council for Energy and Mineral Resources, Earth Sciences Series.*
- Naish, D. y Dyke, G. J. 2004. *Heptasteornis* was no ornithomimid, troodontid, dromaeosaurid or owl: The first alvarezsaurid (Dinosauria: Theropoda) from Europe. *Neus Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. 7, 385-401.
- Naish, D., 2006. The Osteology and Affinities of *Eotyrannus lengi* and Other Lower Cretaceous Theropod Dinosaurs from England. Unpublished Ph.D. Thesis, University of Portsmouth.

- Naish, D., Martill, D. M., y Frey, E. 2004. Ecology, systematics and biogeographical relationships of dinosaurs, including a new theropod, from the Santana Formation (? Albian, Early Cretaceous) of Brazil. *Historical Biology*, 16(2-4), 57-70.
- Nesbitt, S. J., Clarke, J. A., Turner, A. H., y Norell, M. A. 2011. A small alvarezsaurid from the eastern Gobi Desert offers insight into evolutionary patterns in the Alvarezsauridae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(1), 144-153.
- Nesbitt, S.J., Turner, A.H., Spaulding, M., Conrad, J.L. y Norell, M.A. 2009c. The theropod furcula. *Journal of Morphology*. doi: 10.1002/jmor.10724.
- Norell, M.A., Clark, J.M., Turner, A.H., Makovicky, P.J., Barsbold, R., y Rowe, T. 2006. A new dromaeosaurid theropod from Ukhaa Tolgod (Ömnögovi, Mongolia). *American Museum Novitates*, (3545), 1-51.
- Norell, M.A., Makovicky, P., y Clark, J.M. 1997. A *Velociraptor* wishbone. *Nature*, 389(6650), 447-447.
- Norell, M.A., Makovicky, P.J., Bever, G.S., Balanoff, A.M., Clark, J.M., Barsbold, R., y Rowe, T. 2009. A review of the mongolian cretaceous dinosaur *Saurornithoides* (Troodontidae: Theropoda). *American Museum Novitates*, 2009(3654), 1-63.
- Norell, M.A., Makovicky, P.J., y Clark, J.M. 2004. The Braincase of *Velociraptor*. *Feathered dragons: studies on the transition from dinosaurs to birds*, 133.
- Norell, M.A., y Peter, J.M. 1999. Important features of the dromaeosaur skeleton II: information from newly collected specimens of *Velociraptor mongoliensis*. *American Museum Novitates*.
- Novas, F. E. 1997. Anatomy of *Patagonykus puertai* (Theropoda, Avialae, Alvarezsauridae), from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17(1): 137-166.
- Novas, F. E. 1998. *Megaraptor namunhuaiquii*, gen. et sp. nov., a large-clawed, Late Cretaceous theropod from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(1), 4-9.
- Novas, F. E. 2009. *The age of dinosaurs in South America*. Indiana University Press.
- Novas, F., Ezcurra, M., Agnolin, F., Pol, D., y Ortiz, R. 2012. New Patagonian Cretaceous theropod sheds light about the early radiation of Coelurosauria. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 14(1).

- Novas, F.E. 1996. Alvarezsauridae, Cretaceous basal birds from Patagonia and Mongolia. Proceeding of the Godwanan dinosaur symposium, *Memoirs of the Queensland Museum*, 39, 675-702.
- Novas, F.E., Pol, D., Canale, J.I., Porfiri, J.D., y Calvo, J.O. 2009. A bizarre Cretaceous theropod dinosaur from Patagonia and the evolution of Gondwanan dromaeosaurids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1659), 1101-1107.
- Novas, F.E., y Pol, D. 2005. New evidence on deinonychosaurian dinosaurs from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature*, 433(7028), 858-861.
- Novas, F.E., y Puerta, P.F. 1997. New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature*, 387(6631), 390-392.
- O'Connor, J. K., y Sullivan, C. 2014. Reinterpretation of the Early Cretaceous maniraptoran (Dinosauria: Theropoda) *Zhongornis haoae* as a scansoriopterygid-like non-avian, and morphological resemblances between scansoriopterygids and basal oviraptorosaurs. *Vertebrata Palasiatica*, 52(1), 3-30.
- O'Connor, J. K., Sun, C., Xu, X., Wang, X., y Zhou, Z. 2012. A new species of *Jeholornis* with complete caudal integument. *Historical Biology*, 24(1), 29-41.
- O'Connor, J.K, y Chiappe, L.M. 2011. A revision of enantiornithine (Aves: Ornithothoraces) skull morphology. *Journal of Systematic Palaeontology* 9(1): 135–147.
- O'Connor, J.K. 2009. A Systematic Review of Enantiornithes (Aves: Ornithothoraces). 406 pp. Unpublished Ph.D. thesis, *University of Southern California*, Los Angeles.
- O'Connor, J.K. 2012. A revised look at *Liaoningornis longidigitris* (Aves). *Vertebrata Palasiatica*, 50(1): 25–37.
- O'Connor, J.K. y Dyke, G. 2010. A reassessment of *Sinornis santensis* and *Cathayornis yandica* (Aves: Enantiornithes). In: W.E. Boles y T.H. Worthy (eds.), Proceedings of the VII International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution. *Records of the Australian Museum* 62(1): 7–20.
- O'Connor, J.K., Chengkai S., Xu, X., Wang X. y Zhou, Z. 2012. A new species of *Jeholornis* with complete caudal integument. *Historical Biology* 24(1): 29–41.
- Ortega, F.J., Gasparini, Z.B., Buscalioni, 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.

- Osborn, H. E. 1906. Tyrannosaurus, Upper Cretaceous carnivorous dinosaur (second communication). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 22: 281-296.
- Osborn, H. F. 1924. Three new Theropoda, *Protoceratops* zone, central Mongolia. *American Museum Novitates*, 144: 1–12.
- Osborn, H.F. 1917. Skeletal adaptations of *Ornitholestes*, *Struthiomimus*, *Tyrannosaurus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 35(43): 733–771.
- Osmólska, H., Roniewicz, E. y Barsbold, R. 1972. A new dinosaur, *Gallimimus bullatus* n. gen., n. sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 27: 103–143.
- Ostrom, J. H. 1978. The Osteology of *Compsognathus longipes* Wagner. *Zitteliana* 4: 73–118.
- Ostrom, J.H. 1969a. A new theropod dinosaur from the Lower Cretaceous of Montana. *Postilla* 128: 1–17.
- Ostrom, J.H. 1969b. Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana. *Peabody Museum of Natural History Bulletin* 30: 1–165.
- Ostrom, J.H. 1974. The pectoral girdle and forelimb function of *Deinonychus* (Reptilia: Saurischia): a correction.
- Ostrom, J.H. 1976. On a new specimen of the Lower Cretaceous theropod dinosaur *Deinonychus antirrhopus*. *Breviora* 43 9: 1-21
- Owen, R. 1840. Description of the remains of a mammal, a bird, and a serpent from the London Clay. *Proceedings of the Geological Society of London*, 3, 162–166.
- Padian, K., y Chiappe, L. M. 1998. The origin and early evolution of birds. *Biological reviews*, 73(1), 1-42.
- Paradis, E., Claude, J., y Strimmer, K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2), 289-290.
- Parsons, W.L. y Parsons, K.M. 2009. Further descriptions of the osteology of *Deinonychus antirrhopus* (Saurischia, Theropoda). *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences* 38: 43–54.
- Paul, G. S. 1988b. The small predatory dinosaurs of the mid-Mesozoic: the horned theropods of the Morrison and Great Oolite – *Ornitholestes* and *Proceratosaurus* – and the sickleclaw theropods of the Cloverly, Djadokhta and Judith River – *Deinonychus*, *Velociraptor* and *Saurornitholestes*. *Hunteria* 2(4), 1–9.

- Paz, M., Baéz, A., Pino, D., Yunez, Y., Garat, L., Ponce, J.J. y Tunik, M.A. 2014. Análisis Sedimentológico De Depósitos Lacustres Y Eólicos Del Cretácico Tardío En La Localidad Paso Córdoba, Cuenca Neuquina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 71: 459-741.
- Pearson, O. P. 1948. Metabolism of small mammals, with remarks on the lower limit of mammalian size. *Science*, 108(2793), 44-44.
- Pei, R., Li, Q., Meng, Q., Norell, M. A., y Gao, K. Q. 2017. New specimens of *Anchiornis huxleyi* (Theropoda: Paraves) from the Late Jurassic of northeastern China. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2017(411), 1-67.
- Perez–Moreno, B.P., Sanz, J.L., Buscalioni, A.D., Moratalla, J.J., Ortega, F. y Raskin–Gutman, D. 1994. A unique multitoothed ornithomimosaur from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature* 370: 363–367.
- Perle, A. 1979. Segnosauridae – novoe semeistvo teropod is posdnego mela Mongolii. *Trudy – Sovmestnaya Sovetsko–Mongol'skaya Paleontologicheskaya Ekspeditsiya* 8: 45–55.
- Perle, A. 1982. On a new finding of the hindlimb of *Therizinosaurus* sp. from the Late Cretaceous of Mongolia. *Problems on the Geology of Mongolia* 5: 94–98.
- Perle, A., Chiappe, L.M., y Barsbold, R. 1994. Skeletal morphology of *Mononykus olecranus* (Theropoda: Avialae) from the late Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates* 3105: 1-29.
- Perle, A., Norell, M. A., Chiappe, L. M., and Clark, J. M. 1993. Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia. *Nature* 362(6421): 623-626.
- Perle, A., Norell, M., y Clark, J.M. 1999. A New Maniraptoran Theropod, *Achillobator giganticus* (Dromaeosauridae), from the Upper Cretaceous of Burkhan, Mongolia. *Contributions from the Geology and Mineralogy Chair, National Museum of Mongolia: 1–105*.
- Persons, W. S., Currie, P. J., y Norell, M. A. 2013. Oviraptorosaur tail forms and functions. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59(3), 553-567.
- Persons, W. S., y Currie, P. J. 2011a. The tail of *Tyrannosaurus*: reassessing the size and locomotive importance of the *M. caudofemoralis* in non-avian theropods. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 294(1), 119-131.

- Persons, W. S., y Currie, P. J. 2011b. Dinosaur speed demon: the caudal musculature of *Carnotaurus sastrei* and implications for the evolution of South American abelisaurids. *PloS one*, 6(10), e25763.
- Persons, W. S., y Currie, P. J. 2012. Dragon tails: convergent caudal morphology in winged archosaurs. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 86(6), 1402-1412.
- Persons, W. S., y Currie, P. J. 2016. An approach to scoring cursorial limb proportions in carnivorous dinosaurs and an attempt to account for allometry. *Scientific reports*, 6(1), 1-12.
- Peyer, K. 2006. A reconsideration of *Compsognathus* from the Upper Tithonian of Canjuers, southeastern France. *Journal of vertebrate Paleontology*, 26(4), 879-896.
- Pineda-Munoz, S., Evans, A. R., y Alroy, J. 2016. The relationship between diet and body mass in terrestrial mammals. *Paleobiology*, 42(4), 659-669.
- Pittman, M., Xu, X., y Stiegler, J. B. 2015. The taxonomy of a new parvicursorine alvarezsaurid specimen IVPP V20341 (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous Wulansuhai Formation of Bayan Mandahu, Inner Mongolia, China. *PeerJ*, 3, e986.
- Pol, D. y Apesteguía, S. 2005. New *Araripesuchus* remains from the early Late Cretaceous (Cenomanian–Turonian) of Patagonia. *American Museum Novitates*, 3490: pp. 1-38.
- Pontzer, H., Allen, V., y Hutchinson, J. R. 2009. Biomechanics of running indicates endothermy in bipedal dinosaurs. *PLoS One*, 4(11), e7783.
- Porfiri, J. D., Calvo, J. O., y Santos, D. D. 2011. A new small deinonychosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83(1), 109-116.
- Porfiri, J.D., Valieri, R.D. J., Santos, D.D., y Lamanna, M.C. 2018. A new megaraptoran theropod dinosaur from the Upper Cretaceous Bajo de la Carpa Formation of northwestern Patagonia. *Cretaceous Research*, 89, 302-319.
- Powell, J.E. 1992. Hallazgo de huevos asignables a dinosaurios titanosáuridos (Saurischia, Sauropoda) de la Provincia de Río Negro, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 41: 381-389.
- Prampáro, M.B.; Passalia, M.G.; Heredia, S.E. y Calvo, J.O., 2003. Hallazgo de una macroflora en el cretácico superior del Grupo Neuquén, Lago Barreales, Neuquén. *Ameghiniana*, 40:91R.

- Pu, H.-Y., Y. Kobayashi, J. Lü, L. Xu, Y. Wu, H. Chang, J. Zhang, y S. Jia. 2013. An unusual basal therizinosaur dinosaur with an ornithischian dental arrangement from northeastern China. *PLoS ONE* 8:e63423. doi: 10.1371/journal.pone.0063423.
- Puttick, M. N., Thomas, G. H., y Benton, M. J. 2014. High rates of evolution preceded the origin of birds. *Evolution*, 68(5), 1497-1510.
- Qin, Z., Clark, J., Choiniere, J., y Xu, X. 2019. A new alvarezsaurian theropod from the Upper Jurassic Shishugou Formation of western China. *Scientific reports*, 9(1), 1-14.
- Qin, Z., Zhao, Q., Choiniere, J. N., Clark, J. M., Benton, M. J., y Xu, X. 2021. Growth and miniaturization among alvarezsauroid dinosaurs. *Current Biology*, 31(16), 3687-3693.
- Ramos, V.A. 1981. Descripción Geológica de la Hoja 33c, Los Chihuidos Norte. Provincia del Neuquén. *Servicio Geológico Nacional. Boletín* 182: 1-103. Buenos Aires.
- Ramos, V.A. y Folguera, A. 2005. Tectonic evolution of the Andes of Neuquén: constrains derived from the magmatic arc and foreland deformation. En: Veiga, G.D., Spalletti, L.A., Howell, J.A. y Schwarz, E. (Eds.), *The Neuquén Basin, Argentina: a case study in sequence stratigraphy and basin dynamics. Geological Society of London, Special Publications*, 252, pp: 25-35.
- Rashid, D. J., Chapman, S. C., Larsson, H. C., Organ, C. L., Bebin, A. G., Merzdorf, C. S., Bradley, R., y Horner, J. R. 2014. From dinosaurs to birds: a tail of evolution. *EvoDevo*, 5(1), 1-20.
- Rauhut, O. W. M., Milner, A. C. y Moore-Fay, S. 2010. Cranial osteology and phylogenetic position of the theropod dinosaur *Proceratosaurus bradleyi* (Woodward, 1910) from the Middle Jurassic of England. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 158, 155–195.
- Rauhut, O. W., Foth, C., Tischlinger, H., y Norell, M. A. 2012. Exceptionally preserved juvenile megalosauroid theropod dinosaur with filamentous integument from the Late Jurassic of Germany. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(29), 11746-11751.
- Rauhut, O. W., Huebner, T. R., y Lanser, K. P. 2016. A new megalosaurid theropod dinosaur from the late Middle Jurassic (Callovian) of north-western Germany: Implications for theropod evolution and faunal turnover in the Jurassic. *Palaeontologia Electronica*, (2).
- Rauhut, O. W., y Carrano, M. T. 2016. The theropod dinosaur *Elaphrosaurus bambergi*, from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 178(3), 546-610.

- Rauhut, O. W., y Xu, X. 2005. The small theropod dinosaurs *Tugulusaurus* and *Phaedrolosaurus* from the Early Cretaceous of Xinjiang, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(1), 107-118.
- Rauhut, O.W. 2013. New observations on the skull of *Archaeopteryx*. *Paläontologische Zeitschrift*, 88(2), 211-221.
- Rauhut, O.W.M., y Xu, X. 2005. The small theropod dinosaurs *Tugulusaurus* and *Phaedrolosaurus* from the Early Cretaceous of Xinjiang, China. *Journal Vertebrate Paleontology*. 25, 107–118.
- Reichel, M. 2010. The heterodonty of *Albertosaurus sarcophagus* and *Tyrannosaurus rex*: biomechanical implications inferred through 3-D models. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 47(9), 1253-1261.
- Revell, L. J. 2012. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in ecology and evolution*, 3(2), 217-223.
- Revell, L.J. 2012. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol. Evol.* 3, 217–223.
- Rieppel O. 1984. Miniaturization of the lizard skull: its functional and evolutionary implications. *Symp. Zool. Soc. London* 52:503-20
- Rieppel O. 1988. A review of the origin of snakes. In *Evolutionary Biology*, ed. MK Hecht, B Wallace, GT Prance, 22:37-1 30. New York: Plenum.
- Rolando, A. M. A., Novas, F. E., y Agnolín, F. L. 2019. A reanalysis of *Murusraptor barroaensis* Coria & Currie (2016) affords new evidence about the phylogenetical relationships of Megaraptora. *Cretaceous Research*, 99, 104-127.
- Rose, K. D, y Gaudin, T. J. 2010. Xenarthra and Pholidota (Armadillos, Anteaters, Sloths and Pangolins). En: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester, 10pp.
- Roth, G., Rottluff, B., y Linke, R. 1988. Miniaturization, genome size and the origin of functional constraints in the visual system of salamanders. *Die Naturwissenschaften*, 75(6), 297-304.
- Rougier, G.W., Apesteguía, S. y Gaetano, L.C. 2011. Highly specialized mammalian skulls from the Late Cretaceous of South America. *Nature*, 479: 98-102.
- Russell, D. A. 1970. Tyrannosaurs from the Late Cretaceous of western Canada. *National Museum of Natural Sciences, Publications, in Paleontology*, 1, 1-34.

- Russell, D. A. 1972. Ostrich dinosaurs from the Late Cretaceous of western Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 9(4), 375-402.
- Russell, D. A. 1993. The role of Central Asia in dinosaurian biogeography. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30(10), 2002-2012.
- Russell, D.A. 1969. A new specimen of *Stenonychosaurus* from the Oldman Formation (Cretaceous) of Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences* 6: 595–612.
- Russell, D.A. 1972. Ostrich dinosaurs from the Late Cretaceous of western Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 9: 375–402.
- Russell, D.A. y Dong Z. 1994. The affinities of a new theropod from the Alxa Desert, Inner Mongolia, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30(10): 2107–2127.
- Russell, D.A. y Dong, Z. 1993. A nearly complete skeleton of a new troodontid dinosaur from the Early Cretaceous of the Ordos Basin, Inner Mongolia, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30: 2163–2173.
- Salgado, L, Fernández, M. y Talevi, M. 2007b. Observaciones histológicas en reptiles marinos (Elasmosauridae y Mosasauridae) del Cretácico tardío de Patagonia y Antártida. *Ameghiniana* 44: 513-523.
- Salgado, L. y Azpilicueta, C. 2000. Un nuevo saltosaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 37: 259-264.
- Salgado, L. y Coria, R.A. 1996. First evidence of an ankylosaur (Dinosauria, Ornithischia) in South America. *Ameghiniana* 33: 367-371.
- Salgado, L., Coria, R. A., Arcucci, A. B., y Chiappe, L. M. 2009. Restos de Alvarezsauridae (Theropoda, Coelurosauria) en la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), en Salitral Ojo de Agua, Provincia de Río Negro, Argentina. *Andean geology*, 36(1), 67-80.
- Salgado, L., Coria, R. A., Ribeiro, C. M. M., Garrido, A., Rogers, R., Simón, M. E., Arcucci, A. B., Rogers, K. C., Carabajal, A. P., Apesteguía, S., Fernández, M, García, R. A., y Talevi, M. 2007c. Upper Cretaceous dinosaur nesting sites of Río Negro (Salitral Ojo de Agua and Salinas de Trapalcó-Salitral de Santa Rosa), northern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 28(3), 392-404.

- Salgado, L., Parras, A., Gasparini, Z. 2007a. Un plesiosaurio de cuello corto (Plesiosauroidea, Polycotylidae) del Cretácico Superior del norte de Patagonia. *Ameghiniana* 44: 349-358.
- Salgado, L., y Arcucci, A. 2016. *Teoría de la evolución. Notas desde el sur*. Editorial UNRN.
- Sander, P. M., Gee, C. T., Hummel, J., y Clauss, M. 2010. Mesozoic plants and dinosaur herbivory. *Plants in Mesozoic Time: morphological innovations, phylogeny, ecosystems*, 331-359.
- Sanz, J.L., Chiappe, L.M. y Buscalioni, A.D. 1995. The osteology of *Concornis lacustris* (Aves: Enantiornithes) from the Lower Cretaceous of Spain and a reexamination of its phylogenetic relationships. *American Museum Novitates* 3133:1–23.
- Schultz, E. T., Clifton, L. M., y Warner, R. R. 1991. Energetic constraints and size-based tactics: the adaptive significance of breeding-schedule variation in a marine fish (Embiotocidae: *Micrometrus minimus*). *The American Naturalist*, 138(6), 1408-1430.
- Schweitzer, M.H., Jackson, F. D., Chiappe L. M., Schmitt, J. G., Calvo, J. O., y Rubilar, D. E. 2002. Late Cretaceous avian eggs with embryos from Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(1): 191–195.
- Seilacher A. 1984. Constructional morphology of bivalves: evolutionary pathways in primary vs. secondary soft-bottom dwellers. *Paleontology* 27: 207-37.
- Sellers, W. I., y Manning, P. L. 2007. Estimating dinosaur maximum running speeds using evolutionary robotics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1626), 2711-2716.
- Senter, P. 2005. Function in the stunted forelimbs of *Mononykus olecranus* (Theropoda), a dinosaurian anteater. *Paleobiology*, 31(3), 373-381.
- Senter, P. 2006. Comparison of Forelimb Function Between *Deinonychus* and *Bambiraptor* (Theropoda: Dromaeosauridae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 26(4): 897–906.
- Senter, P., Kirkland, J. I., DeBlieux, D. D., Madsen, S., y Toth, N. 2012. New dromaeosaurids (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Utah, and the evolution of the dromaeosaurid tail. *PLoS One*, 7(5), e36790.
- Sereno, P. C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 25(1), 435-489.

- Sereno, P. C. 2001. Alvarezsaurids: birds or ornithomimosaurids? In: Gauthier J, Gall LF, editors. *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*. New Haven: Yale University; p. 69–98.
- Sereno, P. C., Wilson, J. A., Witmer, L. M., Whitlock, J. A., Maga, A., Ide, O., y Rowe, T. A. 2007. Structural extremes in a Cretaceous dinosaur. *PloS one*, 2(11), e1230.
- Sereno, P.C. 1999. Dinosaurian biogeography; vicariance, dispersal and regional extinction. *National Science Museum Monographs* 15: 249–257.
- Shea, B. T. 1983a. Paedomorphosis and neoteny in the pygmy chimpanzee. *Science*, 222(4623), 521-522.
- Shea, B. T. 1983b. Allometry and heterochrony in the African apes. *American Journal of Physical Anthropology*, 62(3), 275-289.
- Shine, R., y Greer, A. E. 1991. Why are clutch sizes more variable in some species than in others?. *Evolution*, 45(7), 1696-1706.
- Smith, D., y Galton, P. 1990. Osteology of *Archaeornithomimus asiaticus* (Upper Cretaceous, Iren Dabasu Formation, People's Republic of China). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10(2), 255-265.
- Smith-Woodward A. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia, of the Genera *Miolania*, *Dinilysia*, and *Genyodectes*. *Proc Zool Soc Lond* 1:169–184.
- Snively, E., O'Brien, H., Henderson, D. M., Mallison, H., Surring, L. A., Burns, M. E., Holtz, T. R. Jr., Russell, A. P., Witmer, L. M., Currie, P. J., Hartman, S. A., y Cotton, J. R. 2019. Lower rotational inertia and larger leg muscles indicate more rapid turns in tyrannosaurids than in other large theropods. *PeerJ*, 7, e6432.
- Sues, H.D. 1978. A new small theropod dinosaur from the Judith River Formation (Campanian) of Alberta Canada. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 62(4), 381-400.
- Sues, H.D. 1997. On *Chirostenotes*, a Late Cretaceous oviraptorosaur (Dinosauria: Theropoda) from western North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(4), 698-716.
- Sullivan, R. M., y Lucas, S. G. 2000. *Alamosaurus* (Dinosauria: Sauropoda) from the late Campanian of New Mexico and its significance. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(2), 400-403.

- Suzuki, S., Chiappe, L. M., Dyke, G. J., Watabe, M., Barsbold, R., y Tsogtbaatar, K. 2002. A new specimen of *Shuvuuia deserti* from the Mongolian Late Cretaceous and the relationships of alvarezsaurids to other theropod dinosaurs. *Contributions in Science*, 494, 1-20.
- Suzuki, S., Chiappe, L.M., Dyke, G.J., Watabe, M., Barsbold, R. y Tsogtbaatar, K. 2002. A new specimen of *Shuvuuia deserti* Chiappe *et al.*, 1998 from the Mongolian Late Cretaceous with a discussion of the relationships of alvarezsaurids to other theropod dinosaurs. *Contributions in Science, Natural History Museum Los Angeles Country*, 494, 1–18.
- Suzuki, S., Chiappe, L.M., Dyke, G.J., Watabe,M., Barsbold, R., y Tsogtbaatar, K., 2002. A new specimen of *Shuvuuia deserti* Chiappe *et al.* 1998 from the Mongolian Late Cretaceous with a discussion of the relationships of alvarezsaurids to other theropod dinosaurs. *Los Angeles County Museum, Contributions in Science* 494, 1e18.
- Tanaka, K., Lü, J., Kobayashi, Y., Zelenitsky, D. K., Xu, L., Jia, S., Qin, S., Tang, M. 2011. Description and phylogenetic position of dinosaur eggshells from the Luanchuan area of Western Henan Province. China. *Acta Geol Sin-Engl.* 85(1):66–74.
- Te Winkel, L. E. 1935. A study of *Mistichthys luzonensis* with special reference to conditions correlated with reduced size. *Journal of Morphology*, 58(2), 463-535.
- Therrien, F., y Henderson, D. M. 2007. My theropod is bigger than yours... or not: estimating body size from skull length in theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(1), 108-115.
- Toledo, N., Muñoz, N. A., y Cassini, G. H. 2021. Ulna of Extant Xenarthrans: Shape, Size, and Function. *Journal of Mammalian Evolution*, 28(1), 35-45.
- Tsuihiji, T., Barsbold, R., Watabe, M., Tsogtbaatar, K., Chinzorig, T., Fujiyama, Y., y Suzuki, S. 2014. An exquisitely preserved troodontid theropod with new information on the palatal structure from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Naturwissenschaften*, 101(2), 131-142.
- Tsuihiji, T., Watabe, M., Tsogtbaatar, K., Tsubamoto, T., Barsbold, R., Suzuki, S., Lee, A. H., Ridgely, R. C., Kawahara, Y., y Witmer, L. M. 2011. Cranial osteology of a juvenile specimen of *Tarbosaurus bataar* (Theropoda, Tyrannosauridae) from the Nemegt Formation (Upper Cretaceous) of Bugin Tsav, Mongolia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31: 497–517.

- Tubaro, P. L., Lijtmaer, D. A., Palacios, M. G., y Kopuchian, C. 2002. Adaptive modification of tail structure in relation to body mass and buckling in woodcreepers. *The Condor*, 104(2), 281-296.
- Tunik, M.A., Folguera, A., Naipauer, M., Pimentel, M. y Ramos, V. 2010. Early uplift and orogenic deformation in the Neuquén basin: Constraints on the Andean uplift from U-Pb and Hf isotopic data of detrital zircons. *Tectonophysics* 489: 257-273.
- Turner, A.H., Hwang, S.H., y Norell, M.A. 2007. A small derived theropod from Öösh, early Cretaceous, Baykhangor Mongolia. *American Museum Novitates*, 2007(3557), 1-27.
- Turner, A.H., Makovicky, P.J., y Norell, M.A. 2012. A Review of Dromaeosaurid Systematics and Paravian Phylogeny. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. Number 371 :1-206.
- Turner, A.H., Nesbitt, S.J., y Norell, M.A. 2009. A large alvarezsaurid from the Late Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates* 3648:1–14 DOI 10.1206/639.1.
- Turner, A.H., Pol, D., y Norell, M.A. 2011. Anatomy of *Mahakala omnogovae* (Theropoda: Dromaeosauridae), Tögrögiin Shiree, Mongolia. *American Museum Novitates*, 2011(3722), 1-66.
- Tykoski, R. S., y Rowe, T. 2004. 3. Ceratosauria. In *The Dinosauria, second edition* (pp. 47-70). University of California Press.
- Uliana, M.A. y Biddle, K.T. 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of Southern South América. *Revista Brasileira de Geociencias* 48: 172-190.
- Uliana. M.A. y Dellapé, D. A. 1981. Estratigrafía y evolución paleoambiental de la sucesión eoterciaria del Engolfamiento Neuquino (Patagonia septentrional). *VIIº Congreso Geológico Argentino*, Actas 3: 673-711.
- Upchurch, P., Hunn, C.A., y Norman, D.B. 2002. An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1491), 613-621.
- Vergani, G.D., Tankard, A.J., Belotti, H.J., y Welsink, H.J. 1995. Tectonic evolution and paleogeography of the Neuquén Basin, Argentina. En: Tankard, A.J., R. Suárez y H.J. Welsink (Eds.): Petroleum basins of South America. *American Association of Petroleum Geologists, Memoir* 62: 383-402.

- Vézina, A. F. 1985. Empirical relationships between predator and prey size among terrestrial vertebrate predators. *Oecologia*, 67(4), 555-565.
- Vickers-Rich, P., L. M. Chiappe y S. Kurzanov 2002. The enigmatic birdlike dinosaur *Avimimus portentosus*. In: Chiappe and Witmer, (eds.), *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs*: 65–86. *University of California Press*, Berkeley.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Cassini, G. H., y Toledo, N. 2016. Forma y función en paleobiología de vertebrados. *Ameghiniana*, 54, 132-133.
- Voris, J. T., Zelenitsky, D. K., Therrien, F., y Currie, P. J. 2019. Reassessment of a juvenile *Daspletosaurus* from the Late Cretaceous of Alberta, Canada with implications for the identification of immature tyrannosaurids. *Scientific reports*, 9(1), 1-10.
- Wake, M. H. 1986. The morphology of *Idiocranium russeli* (Amphibia: Gymnophiona), with comments on miniaturization through heterochrony. *Journal of Morphology*, 189(1), 1-16.
- Wang, S., Stiegler, J., Amiot, R., Wang, X., Du, G. H., Clark, J. M., y Xu, X. 2017. Extreme ontogenetic changes in a ceratosaurian theropod. *Current Biology*, 27(1), 144-148.
- Wellnhofer, P. 2009. *Archaeopteryx: The Icon of Evolution*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 208 pp.
- White, M.A. 2009. The subarctometatarsus: intermediate metatarsus architecture demonstrating the evolution of the arctometatarsus and advanced agility in theropod dinosaurs. *Alcheringa*, 33, 1–21.
- Wichmann, R. 1927. Resultados de un viaje de estudios geológicos en los Territorios del Río Negro y del Chubut. *Ministerio de Agricultura de la Nación, Dirección General de Minas, Geología e Hidrología*, Publicación 33: 1-59.
- 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.
- Wills, M. A. 1999. Congruence between phylogeny and stratigraphy: randomization tests and the gap excess ratio. *Systematic Biology*, 48(3), 559-580.
- Wilson JA. 2012. New vertebral laminae and patterns of serial variation in vertebral laminae of sauropod dinosaurs. *Contributions from the Museum of Paleontology University of Michigan* 32:91-110
- Wilson, J. A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of vertebrate Paleontology*, 19(4), 639-653.

- Wilson, J. A., D'Emic, M. D., Ikejiri, T., Moacdieh, E. M., y Whitlock, J. A. 2011. A nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *PLoS One*, 6(2), e17114.
- Windhausen, A., 1926. Las antiguas conexiones de la Patagonia. *Academia Nacional de Ciencias*, Boletín 28: 213-250, Córdoba.
- Witmer, L. M. 1997. The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(S1), 1-76.
- Witmer, L. M., 1995. The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. J.J. Thomason (Ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*, Cambridge University Press, Cambridge (1995), pp. 19-33.
- Witmer, L.M. 1990. The craniofacial air sac system of Mesozoic birds (Aves). *Zoological Journal of the Linnean Society* 100: 327–378.
- Woodward, A.S., 1896. On two Mesozoic crocodylians *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (genus novum) from the Red Sandstones of the Territory of Neuquén (Argentina Republic). *Anales del Museo de La Plata, Paleontología*, 4:1-20.
- Xing, L., Bell, P. R., Rothschild, B. M., Ran, H., Zhang, J., Dong, Z., Zhang, W., y Currie, P. J. 2013b. Tooth loss and alveolar remodeling in *Sinosaurus triassicus* (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Jurassic strata of the Lufeng Basin, China. *Chinese Science Bulletin*, 58(16), 1931-1935.
- Xu X., Zhao J., Corwin S., Tan Q.-W., Martin S., and Ma Q.-Y. 2012. The taxonomy of the troodontid IVPP V 10597 reconsidered. *Vertebrata Palasiatica* 50 (2): 140-150.
- Xu, L., Kobayashi, Y., Lü, J., Lee, Y.-N., Liu, Y., Tanaka, K., Zhang, X., Jia, S. y Zhang, J. 2011. A new ornithomimid dinosaur with North American affinities from the Late Cretaceous Qiupa Formation in Henan Province of China. *Cretaceous Research* 32(2): 213–222.
- Xu, X. y Wang, X. L. 2000. Troodontid-like pes in the dromaeosaurid *Sinornithosaurus*. *Paleontology Society of Korea, Special Publication*, 4, 179-188.
- Xu, X., Cheng, Y. N., Wang, X. L., y Chang, C. H. 2002b. An unusual oviraptorosaurian dinosaur from China. *Nature*, 419(6904), 291-293.
- Xu, X., Cheng, Y., Wang, X-L., y Chang C. 2003. Pygostyle-like Structure from *Beipiaosaurus* (Theropoda, Therizinosauria) from the Lower Cretaceous Yixian Formation of Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 77(3), 294-298.

- Xu, X., Choiniere, J., Tan, Q., Benson, R.B.J., Clark, J., Sullivan, C., Zhao, Q., Han, F., Ma, Q., He, Y., Wang, S., Xing, H., y Tan, L. 2018. Two Early Cretaceous fossils document transitional stages in alvarezsaurian dinosaur evolution. *Current Biology*, 28(17), 2853-2860.
- Xu, X., Clark, J.M., Forster, C.A., Norell, M.A., Erickson, G.M., Eberth, D.A., Jia, C., y Zhao, Q. 2006. A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China. *Nature*, 439(7077), 715-718.
- Xu, X., Norell, M. A., Kuang, X., Wang, X., Zhao, Q., y Jia, C. 2004. Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature*, 431(7009), 680-684.
- Xu, X., Norell, M. A., Wang, X. L., Makovicky, P. J., y Wu, X. C. 2002. A basal troodontid from the Early Cretaceous of China. *Nature*, 415(6873), 780-784.
- Xu, X., P. Upchurch, Q. Ma, M. Pittman, J. Choiniere, C. Sullivan, D. W. E. Hone, Q. Tan, L. Tan, D. Xiao, y F. Han. 2013. Osteology of the Late Cretaceous alvarezsauroid *Linhenykus monodactylus* from China and comments on alvarezsauroid biogeography. *Acta Palaeontologica Polonica* 58:25-46.
- Xu, X., Sullivan, C., Pittman, M., Choiniere, J. N., Hone, D., Upchurch, P., Tan, Q., Xiao, D., Tan, L., y Han, F. 2011. A monodactyl nonavian dinosaur and the complex evolution of the alvarezsauroid hand. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(6), 2338-2342.
- Xu, X., Tan, Q., Sullivan, C., Han, F., y Xiao, D. 2011. A short-armed troodontid dinosaur from the Upper Cretaceous of Inner Mongolia and its implications for troodontid evolution. *PLoS One*, 6(9), e22916.
- Xu, X., Tang, Z.L., y Wang, X.L. 1999. A therizinosauroid dinosaur with integumentary structures from China. *Nature*, 399(6734), 350-354.
- Xu, X., Wang, D.Y., Sullivan, C., Hone, D.W.E., Han, F.L., Yan, R.H., Du, F.M., 2010. A basal parvicursorine (Theropoda: Alvarezsauridae) from the Upper Cretaceous of China. *Zootaxa* 2413, 1e19.
- Xu, X., Wang, X.L., y Wu, X.C. 1999. A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian Formation of China. *Nature*, 401(6750), 262.
- Xu, X., y Norell, M. A. 2004. A new troodontid dinosaur from China with avian-like sleeping posture. *Nature*, 431(7010), 838-841.

- Xu, X., y Wang, X. 2004. A new dromaeosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous Yixian Formation of western Liaoning. *Vertebrata Pal Asiatica*, 42(2), 111-119.
- Xu, X., y Wu, X.C. 2001. Cranial morphology of *Sinornithosaurus millenii* Xu *et al.* 1999 (Dinosauria: Theropoda: Dromaeosauridae) from the Yixian formation of Liaoning, China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 38(12), 1739-1752.
- Xu, X., y Zhang, F. 2005. A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus. *Naturwissenschaften*, 92(4), 173-177.
- Xu, X., You, H., Du, K. y Han, F. 2011c. An *Archaeopteryx*-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature* 475 (7357): 465–470.
- Xu, X., Zhang, Z.-H., Sereno, P.C., Zhao, X.-J., Kuang, X.-W., Han, J. y Tan, L. 2002c. A new therizinosauroid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous Iren Dabasu Formation of Nei Mongol. *Vertebrata PalAsiatica* 40: 228–240.
- Xu, X., Zhao, Q., Norell, M., Sullivan, C., Hone, D., Erickson, G., Wang, X., Han, F. y Guo, Y. 2009a. A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin. *Chinese Science Bulletin* 54(3): 430–435.
- Xu, X., Zhou, Z., Wang, X., Kuang, X., Zhang, F., y Du, X. 2003. Four-winged dinosaurs from China. *Nature*, 421(6921), 335-340.
- Xu, X., Zhou, Z., y Wang, X. 2000. The smallest known non-avian theropod dinosaur. *Nature*, 408(6813), 705-708.
- Youlatos, D. 2003. Osteological correlates of tail prehensility in carnivorans. *Journal of Zoology*, 259(4), 423-430.
- Young, C.M.E., Hendrickx, C., Challands, T.J., Foffa, D., Ross, D.A., Butler, I.B., y Brusatte, S.L. 2019. New theropod dinosaur teeth from the Middle Jurassic of the Isle of Skye, Scotland. *Scottish Journal of Geology* 55: 7–19.
- Zanno, L. E. 2010a. Osteology of *Falcarius utahensis* (Dinosauria: Theropoda): characterizing the anatomy of basal therizinosauroids. *Zool. J. Linn. Soc.* 158, 196–230.
- Zanno, L. E., Gillette, D. D., Albright, L. B., y Titus, A. L. 2009. A new North American therizinosaurid and the role of herbivory in ‘predatory’ dinosaur evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1672), 3505-3511.

- Zanno, L. E., Varricchio, D. J., O'Connor, P. M., Titus, A. L., y Knell, M. J. 2011. A new troodontid theropod, *Talos sampsoni* gen. et sp. nov., from the Upper Cretaceous Western Interior Basin of North America. *PloS one*, 6(9), e24487.
- Zanno, L. E., y Makovicky, P. J. 2011. Herbivorous ecomorphology and specialization patterns in theropod dinosaur evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(1), 232-237.
- Zanno, L. E., y Makovicky, P. J. 2013. No evidence for directional evolution of body mass in herbivorous theropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1751), 20122526.
- Zanno, L.E. 2006. The pectoral girdle and forelimb of the primitive therizinosaurid *Falcaricus utahensis* (Theropoda, Maniraptora): Analyzing evolutionary trends within Therizinosauria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26(3): 636–650.
- Zanno, L.E. 2010b. A taxonomic and phylogenetic re-evaluation of Therizinosauria (Dinosauria: Maniraptora). *Journal of Systematic Palaeontology* 8(4): 503–543.
- Zanno, L.E., Gillette, D.D., Albright, L.B. and Titus, A.L. 2009. A new North American therizinosaurid and the role of herbivory in 'predatory' dinosaur evolution. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 3505–3511.
- Zhang, F., Zhou, Z., Xu, X. y Wang, X. 2002. A juvenile coelurosaurian theropod from China indicates arboreal habits. *Naturwissenschaften*, 89(9): 394–398.
- Zhang, F., Zhou, Z., Xu, X., Wang, X., y Sullivan, C. A. 2008. bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature* 455: 1105–1108.
- Zhang, X.-H., Xu, X., Zhao, X.-J., Sereno, P. C., Kuang, X.-W. y Tan, L. 2001. A long-necked therizinosaurid dinosaur from the Upper Cretaceous Iren Dabasu Formation of Nei Mongol, People's Republic of China. *Vertebrata Palasiatica* 39(4): 282–290.
- Zhao, Z., Yin, X., Shih, C., Gao, T., y Ren, D. 2020. Termite colonies from mid-Cretaceous Myanmar demonstrate their early eusocial lifestyle in damp wood. *National Science Review*, 7(2), 381-390.
- Zheng, X., Xu, X., You, H., Zhao, Q., y Dong, Z. 2010. A short-armed dromaeosaurid from the Jehol Group of China with implications for early dromaeosaurid evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1679), 211-217.
- Zhou, Z. 1995. Is *Mononykus* a bird? *Auk*, 112, 958–963.

- Zhou, Z.-H. y Wang, X. 2000. A new species of *Caudipteryx* from the Yixian Formation of Liaoning, northeast China. *Vertebrata Palasiatica* 38 (2): 113–130.
- Zhou, Z.-H. y Zhang, F. 2001. Two new ornithurine birds from the Early Cretaceous of western Liaoning, China. *Chinese Science Bulletin* 46(15): 1258–1264.
- Zhou, Z.-H. y Zhang, F. 2003. Anatomy of the primitive bird *Sapeornis chaoyangensis* from the Early Cretaceous of Liaoning, China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 40(5): 731–747.
- Zhou, Z.-H. y Zhang, F. 2005. Discovery of an ornithurine bird and its implication for Early Cretaceous avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102(52): 18998–19002.
- Zhou, Z.-H. y Zhang, F.-C. 2002. A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature* 418 (6896): 405–409.
- Zhou, Z.-H., Clarke, J. y Zhang, F. 2008. Insight into diversity, body size and morphological evolution from the largest Early Cretaceous enantiornithine bird. *Journal of Anatomy* 212(5): 565–577.
- Zhou, Z.-H., Clarke, J.A. y Zhang, F. 2002. *Archaeoraptor* 's better half. *Nature* 420: 285.
- Zhou, Z.-H., Clarke, J.A., Zhang, F. y Wings, O. 2004. Gastroliths in *Yanornis*: an indication of the earliest radical diet-switching and gizzard plasticity in the lineage leading to living birds?. *Naturwissenschaften* 91: 571–574.
- Zhou, Z.-H., Wang, X., Zhang, F. y Xu, X. 2000. Important features of *Caudipteryx* – Evidence from two nearly complete new specimens. *Vertebrata Palasiatica* 38(4): 241–254.
- Zhou, Z.-H., y Zhang, F.-C. 2003. *Jeholornis* compared to *Archaeopteryx*, with a new understanding of the earliest avian evolution. *Naturwissenschaften* 90(5): 220–225.