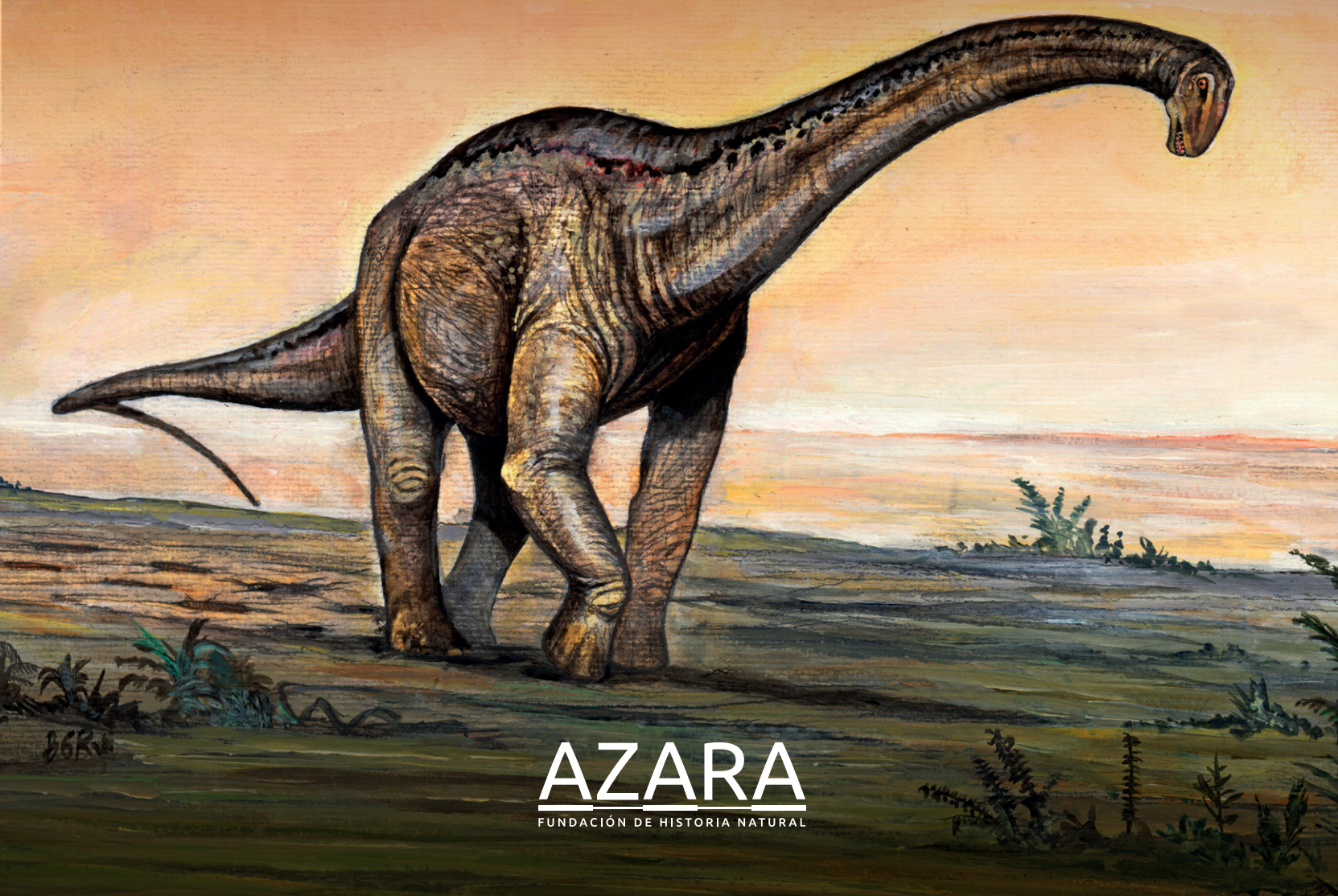
Editor Responsable
Bernardo Javier González Riga
Editores Asociados: Leonardo Daniel Ortiz David y María Belén Tomaselli

LOS VERTEBRADOS FÓSILES

La Ciencia Paleontológica TOMO I



AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

LOS VERTEBRADOS FÓSILES

La Ciencia Paleontológica TOMO I

Editor Responsable

Bernardo Javier González Riga*

Editores Asociados

Leonardo Daniel Ortiz David*

María Belén Tomaselli*

*Laboratorio y Museo de Dinosaurios, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo
CONICET - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas
ICB - Instituto Interdisciplinario de Ciencias Básicas
Mendoza, Argentina

AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

Fundación de Historia Natural Félix de Azara

Centro de Ciencias Naturales, Ambientales y Antropológicas
Universidad Maimónides
Hidalgo 775 P. 7º - Ciudad Autónoma de Buenos Aires
(54) 11-4905-1100 int. 1228 / www.fundacionazara.org.ar

Portada: ilustración (a mano) de Bernardo J. González Riga que representa un paisaje de la Formación Loncoche en el Parque Cretácico Huellas de Dinosaurios de Malargüe, Argentina. Un saurópodo titanosaurio camina sobre llanuras deltaicas hace 72 millones de años y produce las huellas *Titanopodus mendozensis*.

Diseño gráfico: Mariano Masariche.

2026

Se ha hecho el depósito que marca la ley 11.723. No se permite la reproducción parcial o total, el almacenamiento, el alquiler, la transmisión o la transformación de este libro, en cualquier forma o por cualquier medio, sea electrónico o mecánico, mediante fotocopias, digitalización u otros métodos, sin el permiso previo y escrito del editor. Su infracción está penada por las leyes 11.723 y 25.446.

El contenido de este libro es responsabilidad de sus autores

Los vertebrados fósiles: la ciencia paleontológica / Editores: Bernardo Javier Gonzáles Riga; Leonardo Daniel Ortiz David; María Belén Tomaselli. - 1a ed. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires : Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 2026.

Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga y online

ISBN 978-631-6875-25-9

1. Paleontología. 2. Vertebrados. 3. Fósiles. I. López, Guillermo II. Ortiz David, Leonardo Daniel, ed. III. Tomaselli, María Belén, ed.

CDD 560

Fecha de catalogación: octubre de 2026

CONTENIDO

PREFACIO 7

CAPÍTULO 1

¿QUÉ ES LA PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS? UNA APROXIMACIÓN EPISTEMOLÓGICA 9
L. Salgado y G. López

CAPÍTULO 2

HISTORIA DE LA PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS EN AMÉRICA LATINA. PIONEROS Y PRINCIPALES INVESTIGADORES DESDE EL PERÍODO COLONIAL HASTA LA DÉCADA DE 1950 29
E. P. Tonni y M. Zamorano

CAPÍTULO 3

ÉTICA PROFESIONAL Y ENSEÑANZA DE LA PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS 55
B.J. González Riga, R. Coria, L. Ortiz David y M. Talevi

CAPÍTULO 4

ROL DE LOS MUSEOS Y COLECCIONES DE VERTEBRADOS FÓSILES EN AMÉRICA LATINA 85
S. M. Alvarez, A. Giacchino, A. Tauber, A. Rinderknecht, P. E. Ortiz, F.J. Aguilar Arellano, M. A. Reguero, K.E. Buldrini Oviedo y A. W. A. Kellner

CAPÍTULO 5

TAFONOMÍA DE VERTEBRADOS 139
B. J. González Riga, G. Casal y L. Ortiz David

CAPÍTULO 6

EL ESQUELETO DE LOS VERTEBRADOS: ESTRUCTURA Y FUNCIÓN 161
A. Otero, P. Bona, F. Barrios, M. E. Pereyra y M. Militello

CAPÍTULO 7

BASES CONCEPTUALES DE MORFOLOGÍA FUNCIONAL, BIOMECÁNICA Y ECOMORFOLOGÍA 219
S. F. Vizcaíno, N. Toledo, G. H. Cassini y M. S. Bargo

CAPÍTULO 8

PALEONEUROLOGÍA 247
P. Carabajal, T. Dozo, M. B. von Baczko y G. Martínez

CAPÍTULO 9

PALEOHISTOLOGÍA 281
I. Cerda y M. E. Pereyra

CAPÍTULO 10

ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES EN EL ESTUDIO DE VERTEBRADOS FÓSILES 329
L. Domingo y D. Sanz-Pérez

Índice de términos 368

PREFACIO

Los Vertebrados Fósiles es una obra destinada a estudiantes universitarios, profesores e investigadores interesados en la paleontología. Integrada por cuatro tomos, resulta extensa y ambiciosa, dado que desarrolla –de la mano de especialistas– todos los aspectos vinculados al estudio de los vertebrados fósiles, desde el origen de los primeros peces hasta la aparición del ser humano. Cabe destacar que, hasta el momento, no existe una obra científica y didáctica de similar extensión, ni en español ni en inglés. Por ello, esta obra será de utilidad para las universidades donde se forman paleontólogos, geólogos, biólogos y arqueólogos. Sin duda, también será de interés para todos los amantes de la naturaleza, dado que el mundo de la paleontología enriquece el saber humano mediante una amplia visión de la vida y su evolución durante millones de años.

El Tomo I, titulado *La Ciencia Paleontológica* comprende diez capítulos que pretenden ampliar la perspectiva del lector al incorporar los últimos avances en especialidades como museología, tafonomía, morfología funcional, ecomorfología, paleoneurología, paleohistología, paleontología isotópica y anatomía comparada. Asimismo, estos contenidos están precedidos por análisis reflexivos sobre epistemología, ética profesional, educación y protección del patrimonio fósil, aspectos que consideramos imprescindibles para definir el rol activo del paleontólogo en la sociedad.

El Tomo II, titulado *Peces, Anfibios y Reptiles* comprende una descripción sistemática, paleoecológica y evolutiva de estos grupos, con capítulos sobre Chondrichthyes, Osteichthyes, Amphibia, origen y evolución de los reptiles, Ichthyosauria, Sauropterygia, Testudinata, Lepidosauria, Pterosauria y Crocodylomorpha.

El Tomo III, titulado *Dinosaurios* comprende una descripción sistemática, paleoecológica y evolutiva de los diferentes clados, con capítulos sobre el origen y evolución de los dinosaurios, Sauropodomorpha, Theropoda, origen y evolución de las aves, Neornithes parte I (aves acuáticas), Neornothes parte II (aves terrestres), Thyreophora y Cerapoda.

El Tomo IV, titulado *Mamíferos* comprende una descripción sistemática, paleoecológica y evolutiva de los diferentes clados, con capítulos sobre el origen y evolución de los mamíferos, Metatheria, Xenarthra, Laurasiatheria, Afrotheria, Euarchontoglires–Glires, Euarchontoglires–Euarchonta, y el origen y evolución del ser humano. Este tomo también integra un capítulo sobre el registro arqueológico de *Homo sapiens* en América, así como tres capítulos especiales titulados: *Paleoicnología de vertebrados*, *Técnicas de campo y laboratorio en fósiles de vertebrados*, y *Filosofía y métodos de investigación en paleontología*.

Esta obra colectiva no habría podido llevarse a cabo sin el aporte y entusiasmo de los autores, especialistas reconocidos a nivel internacional. Sin duda, su participación jerarquizó este proyecto.

Un párrafo aparte merece nuestro colega Dr. Adrián Giacchino –destacado científico, conservacionista y gestor cultural- quien con su apoyo incondicional hizo posible este trabajo. Finalmente, agradecemos enormemente el financiamiento de la Fundación Félix de Azara.

Los Editores

Mendoza, julio de 2026.

¿QUÉ ES LA PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS?

UNA APROXIMACIÓN EPISTEMOLÓGICA

- Leonardo Salgado[1]
- Guillermo López[2]

[1]Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Universidad Nacional de Río Negro.
[2]Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo

LA PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS EN EL CONTEXTO DE LAS CIENCIAS NATURALES

La Paleontología de Vertebrados es la ciencia que se ocupa del estudio de los vertebrados extintos. Al igual que en otras ciencias que tratan sobre el pasado, el objeto de estudio de la Paleontología de Vertebrados se aborda de manera indirecta. Mientras que la Historia se basa en fuentes documentales (Lefebvre, 1975) y la Arqueología en evidencias materiales obtenidas en excavaciones o sitios con arte rupestre (Aschero, 1996), la Paleontología de Vertebrados se sustenta en el registro fósil. Al igual que otras ramas de la disciplina (como la de invertebrados, la paleobotánica o la micropaleontología), esta ciencia estudia tanto los restos de organismos del pasado geológico —huesos, troncos, valvas e impresiones de hojas— como los indicios de su actividad biológica, tales como huellas, túneles y otras estructuras etológicas.. Hay que subrayar que los fósiles no son el objeto último de la Paleontología, sino los organismos y los procesos evolutivos que les dieron origen. Los paleontólogos y paleontólogas abordan el estudio de los organismos del pasado remoto a través de sus fósiles (Figura 1.1).



Figura 1.1. Trabajos de campo de paleontología de vertebrados. **A,** excavación del dinosaurio terópodo *Giganotosaurus carolinii* hallado y extraído en 1993 en niveles del Cretácico Superior (Cenomaniano) en los alrededores de Villa El Chocón, en la provincia de Neuquén (Formación Candeleros). Los sectores medio y distal del fémur se han cubierto con una delgada capa de yeso para su protección durante la excavación. **B,** excavación de un fémur de un dinosaurio saurópodo de gran tamaño, en niveles cenomanianos de la provincia de Neuquén (curso medio del río Neuquén). **C,** trabajos de campo en localidad de Las Hornillas, en niveles de la Formación Chinches (Mioceno temprano). Fotos de los autores.

La Paleontología es una ciencia compleja que combina el estudio de eventos singulares acaecidos a lo largo del tiempo como así también la recurrencia de eventos. En relación al aspecto temporal, la Paleontología comparte con algunas ramas de la Biología, la Geología y la Astrofísica, la formulación de hipótesis históricas, cuyos testeos son distintos a los que se realizan en otros campos (Cleland, 2002). En este aspecto, la Paleontología se diferencia de la clásica ciencia experimental, en donde las variables pueden ser definidas de antemano en un laboratorio. En este caso plantea hipótesis que dan cuenta de ciertos sucesos, como adaptaciones, especiaciones, diversificaciones, extinciones y distribuciones (vía dispersión o vicarianza), ocurridos a lo largo de las diferentes eras geológicas. Por supuesto, en Paleontología de Vertebrados también se generan hipótesis que dan cuenta de regularidades, tal como la recurrencia de adaptaciones bajo ciertas condiciones ambientales, de especial utilidad en paleoicnología (Buatois y Mángano, 2001).

La historia geológica de la Tierra ha influido profundamente en la evolución de los organismos. En este sentido, el análisis de los eventos geológicos, muchos de ellos singulares e irrepetibles, como los cambios

climáticos, las variaciones del nivel del mar, el movimiento de continentes, y el levantamiento de montañas, es fundamental para una cabal comprensión de las dinámicas bioevolutivas.

Las causas de eventos singulares —y por tanto irrepetibles— suelen ser múltiples y complejas. Para explicar esas causas, se formulan distintas hipótesis y se buscan evidencias que permitan soportarlas o rechazarlas. En ocasiones han coexistido dos o más hipótesis alternativas, no necesariamente excluyentes, que han encontrado soporte empírico. Fue así que, casi en forma simultánea, se obtuvieron evidencias cuasi concluyentes que sustentaban dos hipótesis para dar cuenta de la extinción masiva de los dinosaurios no-avianos y otros organismos, a fines de la Era Mesozoica. Por un lado, Glen Penfield y Antonio Camargo descubrieron, en 1978, una estructura de cráter en el golfo de México que respaldaba la hipótesis extraterrestre (un impacto meteorítico o de un asteroide), formulada por Álvarez *et al*. (1980); por el otro, el descubrimiento de los mantos basálticos de El Deccan, India, que avalaban una causa basada en extensas erupciones volcánicas, las cuales habrían generado notables emisiones de CO_2 (McLean, 1978, 1981). La búsqueda —no siempre exitosa— de estas *smoking guns*, es decir, de evidencias circunstanciales concluyentes que explican una situación determinada (Turner, 2009, citado en Ebbighausen y Korn, 2012) (en nuestro caso el cráter y los mantos basálticos), demuestra que, en ciencias de hechos del pasado como la Paleontología de Vertebrados —aunque no solo en ellas—, lo que los científicos/as normalmente persiguen no es falsar las hipótesis sino soportarlas (Cleland, 2002), y que las hipótesis, mucho más si son propias, son abandonadas sólo recién cuando se vuelven insostenibles. Esto último se aparta de la escuela clásica de la ciencia popperiana (por Karl Popper, 1902—1994) que propone que el esfuerzo de los científicos/as debe orientarse a demostrar la falsedad de las hipótesis (Popper, 1967).

Por supuesto, el hecho de que la Paleontología de Vertebrados posea un carácter histórico no implica que en ella no haya lugar para la experimentación y la modelización en laboratorio; los ejemplos al respecto son múltiples: las experimentaciones realizadas en el marco de estudios evolutivos y filogenéticos, como las experimentaciones embriológicas realizadas en aves actuales (ver Chiappe y Vargas, 2003), los estudios morfofuncionales (Langer y Chivers, 1994; Carrano, 1999), los análisis de colágeno antiguo y de ADN mitocondrial para establecer relaciones de parentesco (Buckley, 2015; Westbury *et al*., 2017), los estudios tafonómicos e icnológicos (Behrensmeyer, 1978; Manning, 2004), y muchos otros (Figura 1.2).

El origen de la Paleontología de Vertebrados se funde con el de la Anatomía Comparada. De hecho, el francés Georges Cuvier (1769—1832) es considerado a la vez uno de los primeros paleontólogos de vertebrados (si no el primero) y el fundador de la Anatomía Comparada. Según Cuvier, las diferentes partes de un animal debían estar coordinadas de modo de posibilitar su existencia. En esto consistía su ley de coexistencia de 1812: «todo ser organizado forma un conjunto, un sistema único y cerrado, en el que todas las partes se corresponden mutuamente, y convergen a la misma acción definitiva por una reacción recíproca» (citado en Caponi, 2004a). En principio, esta ley admitía un número infinito de organismos. Sin embargo, a causa del principio cuvieriano de condiciones de existencia, en la naturaleza existía solo una mínima fracción de esos organismos posibles (Caponi, 2004b, p. 19). De



Figura 1.2. Experimentación realizada por una estudiante de la Licenciatura en Paleontología de la Universidad Nacional de Río Negro, orientada a comparar las transformaciones tafonómicas de un pollo de gallina (*Gallus gallus*) a la intemperie (izquierda) y enterrado (derecha). Tomado de Colileo (2020).

manera interesante, este último principio, al menos cierta interpretación del mismo, habría obstaculizado la aceptación de las ideas transformistas en la primera mitad del siglo XIX (Salgado y Arcucci, 2016, p. 56).

Un poco de historia: el rol de la Paleontología en la formulación de sus actuales marcos teóricos

En su libro *La Estructura de las Revoluciones Científicas*, Thomas Kuhn (1922—1996) propone que el desarrollo histórico de una disciplina científica se estructura mediante fases sucesivas (Kuhn, 1962). Durante lo que este autor denomina "etapa de ciencia normal", los científicos/as desarrollan su actividad en un marco teórico determinado (el llamado paradigma), robusteciéndolo a partir de experimentaciones y verificaciones de sus postulados principales. En esta etapa, que puede ser muy prolongada, las teorías y las metodologías que responden a los problemas por resolver, constituyen la corriente principal de una disciplina. Sin embargo, de manera repentina, y debido a circunstancias que varían según el contexto histórico-cultural, los científicos realizan descubrimientos, escriben tratados, diseñan instrumentos o artefactos, acuñan un nuevo concepto o formulan teorías que tienen un cierto éxito para explicar problemas no resueltos por los individuos o las escuelas dentro del marco teórico establecido. Durante esta "etapa de revolución" y luego de atravesar una "etapa de conversión", los investigadores e investigadoras abandonan la posición en la que se hallaban, comienzan a experimentar y vivenciar la conveniencia de entender el mundo y actuar bajo un nuevo marco conceptual. Así comienza a instalarse un nuevo paradigma,

entendiendo por tal un conjunto de saberes y prácticas que comparte una comunidad científica y que fundamenta su quehacer durante un cierto tiempo.

Actualmente, las investigaciones paleontológicas se encuadran en dos teorías paradigmáticas, la evolución darwiniana (desde mediados del siglo XIX) y la tectónica de placas (desde mediados del siglo XX), esta última a partir de dos hipótesis confluyentes: la deriva continental y la expansión del suelo oceánico. La evolución darwiniana permite dar cuenta de la diversidad biológica, las adaptaciones, y las tendencias macroevolutivas (tal como se manifiestan en el registro fósil), mientras que la tectónica de placas es el marco que permite comprender la distribución geográfica de los organismos, tanto del pasado como actuales. Sin embargo, y contra lo que podría suponerse, la Paleontología no tuvo un rol preponderante en la formulación de la teoría evolutiva de Darwin y Wallace, al menos no por encima del que tuvieron otras disciplinas. Este punto de vista es compartido por un destacado paleontólogo de vertebrados estadounidense: Everett C. Olson (1910—1993) (Olson, 1966).

De hecho, la Paleontología en general y la Paleontología de Vertebrados en particular son anteriores al cambio de paradigma (Thackray, 2002). Si bien hoy en día parece muy difícil, si no imposible, llevar adelante estudios paleontológicos por fuera de esos dos marcos teóricos, esto claramente no siempre fue así. Es más, ciertos aspectos del registro paleontológico que hoy podrían parecernos demostrativos o probatorios de la "realidad" de la evolución, como por ejemplo, la observación del anatomista inglés Richard Owen (1804—1892) sobre la existencia, en formas antiguas como *Toxodon* o *Macrauchenia*, de una "mezcla" o combinación de caracteres de formas actuales (en el caso de *Toxodon*, de paquidermos, roedores y edentados, y en el de *Macrauchenia*, de paquidermos y rumiantes, Salgado, 2009) ("mezcla" que, hoy sabemos, no es tal, y por lo tanto no revela una afinidad con esas formas actuales), o el registro de fósiles de especies afines en continentes actualmente separados por barreras oceánicas, eran antes entendidos bajo otros contextos teóricos (Figura 1.3).

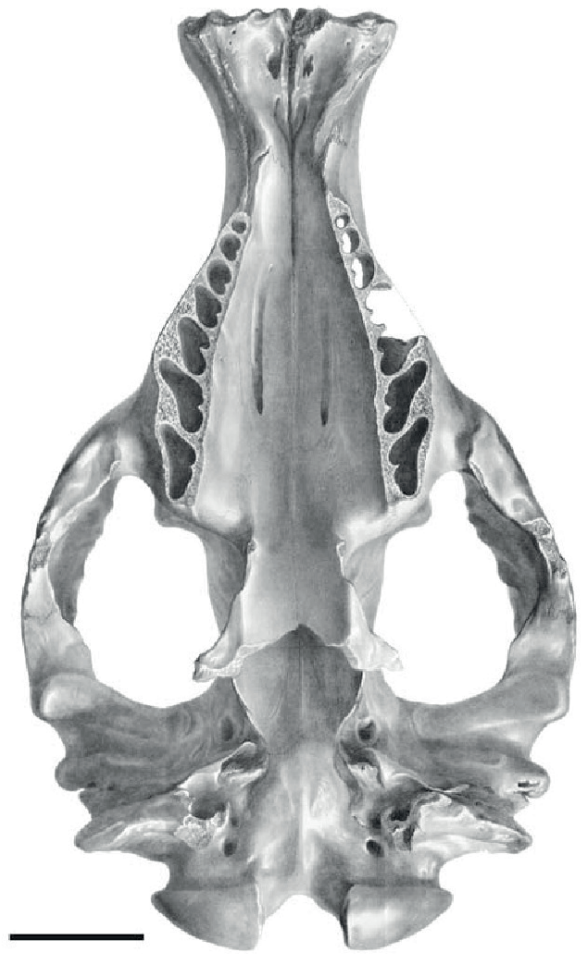


Figura 1.3. Cráneo del notoungulado *Toxodon platensis* en vista ventral, uno de los mamíferos colectados por Charles Darwin en su viaje alrededor del mundo e identificado y nominado por Richard Owen. Tomado de Owen (1838). Barra de escala: 10 cm.

En este sentido, no sorprende que la Paleontología no haya tenido un rol de primerísimo orden en el armado original de ambos paradigmas. Específicamente con respecto al

mecanismo de Selección Natural, el historiador de la ciencia Peter J. Bowler comenta lo siguiente: «(en tiempos de Darwin) la descripción de los fósiles aún se consideraba como una rama de la morfología, y (se) prestaba poca atención a la variación intraespecífica o a la posibilidad de efectos locales en las poblaciones. De esta manera, los paleontólogos no estaban en la mejor posición para apreciar los aspectos más originales de la teoría de Darwin.» (Bowler, 2002, p. 22). Coincidentemente, al menos en *Sobre el Origen de las Especies por medio de la Selección Natural* (Darwin, 1859) (Figura 1.4), los indicios paleontológicos poseen un menor peso que otras líneas de evidencia, como la morfofuncional, la ecológica, la biogeográfica, e incluso aquellas provenientes del ámbito agropecuario (como



Figura 1.4. Distintas portadas de Sobre el *Origen de las Especies* de Charles Darwin (primera edición de 1859), uno de los libros más influyentes en la historia del pensamiento universal, traducido a treinta idiomas.

el estudio de especies domésticas) (Salgado, 2009). Lo mismo puede decirse del aporte de Alfred R. Wallace (1823—1913). En aquel famoso manuscrito que le enviara a Darwin en 1858, titulado *On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type*, presentado en julio de 1858 en la reunión de la *Linnean Society of London*, no hay absolutamente nada de paleontología, apenas una mención muy marginal a una observación de Richard Owen —otro paleontólogo de vertebrados fijista— de que las "formas extintas" tenían características menos especializadas que las vivientes (Wallace, 1858).

Que no se malentienda: no es que la Paleontología no ocupe un lugar importante en la obra de Charles Darwin. De hecho, los restos paleontológicos de vertebrados recogidos en la región pampeano-patagónica en su viaje alrededor del mundo a bordo del HMS *Beagle*, estudiados y publicados por Owen, le permitieron al joven inglés tomar nota de algunos datos que consideró relevantes para defender su idea de evolución, a saber: 1) la coexistencia de mamíferos extinguidos y organismos pertenecientes a especies vivientes (entre estos últimos, corales, moluscos y cirrípedos) (dato recogido en el capítulo X de las primeras cinco ediciones de *Sobre el Origen*, y en el capítulo XI de la sexta edición); 2) la presencia, en ciertos mamíferos extinguidos, de una combinación de caracteres hoy presentes en diferentes grupos taxonómicos (aquí poniendo de ejemplo a *Macrauchenia*, no como una forma intermedia entre paquidermos y rumiantes como había pensado Owen, sino como una forma con caracteres combinados de artiodáctilos y perisodáctilos, lo que es mencionado en el capítulo XI de *Sobre el Origen*) y 3) la sucesión, en el Terciario tardío en América del Sur, de mamíferos pertenecientes a un mismo tipo (como los edentados extintos y vivientes) (lo que figura en el capítulo X de las primeras cinco ediciones de *Sobre el Origen* y en el capítulo XI de la sexta edición). De estas tres observaciones, si alguna pesó para que Darwin se convenciera finalmente de la evolución fue la segunda línea de evidencia; de hecho, este convencimiento pudo haber ocurrido durante el mismo viaje, antes incluso de corroborar con Owen sus asignaciones taxonómicas preliminares, al reflexionar sobre esa relación entre lo vivo y lo extinto en un mismo lugar (Brinkman, 2010) (Figura 1.5).

Más allá de esto, en *Sobre el Origen*, la evidencia paleontológica parece haber sido introducida para demostrar que el registro es coherente con la teoría de evolución por Selección Natural, una teoría articulada, principal pero no únicamente, sobre la base de observaciones e información recabada de otros ámbitos, como el morfofuncional, el ecológico, el biogeográfico o el agropecuario (Salgado, 2009).

Del mismo modo, en el periodo inmediatamente posterior a la publicación de esa obra fundamental que es *Sobre el Origen de las Especies*, durante la llamada "primera agenda darwiniana" (Caponi, 2011), el programa filogenético inaugurado entre otros por Ernst Haeckel (1834—1919) (inventor de términos tales como *ecología*, *ontogenia* y *filogenia*), fue fundado en torno a estudios morfológicos y embriológicos, más que paleontológicos (Bowler, 1996). Nuevamente, el rol que le cupo a la Paleontología en esta fase histórica del pensamiento evolucionista fue el de corroborar hipótesis filogenéticas basadas en observaciones morfológicas y embriológicas. Podríamos mencionar aquí el caso del *Pithecanthropus*, una forma prehumana "descubierta" por Haeckel en la serie embriológica humana, que la paleontología convalidó en 1891 con el hallazgo realizado por Eugène Dubois (1858—1940) en la isla de Java (Sal-



Figura 1.5. Farola de Monte Hermoso, una de las localidades fosilíferas visitadas por Charles Darwin en la costa sur de la provincia de Buenos Aires. De izquierda a derecha, los paleontólogos Rodrigo Tomassini, Niles Elredge y Teresa Manera, y el historiador de la ciencia Paul Brinkman. Foto: gentileza de Rodrigo Tomassini.

gado y Arcucci, 2016, p. 131). O el del *Diprothomo*, "descubierto" en 1884 por Florentino Ameghino (1853—1911) a partir de la aplicación de un método eminentemente matemático, el método de la seriación (Salgado, 2011), y "hallado" en 1896 en las excavaciones realizadas con motivo de la construcción del nuevo puerto de la ciudad de Buenos Aires (Politis y Bonomo, 2011).

Así como la Paleontología no estuvo en primera fila en los comienzos del darwinismo, tampoco lo estuvo en los de la Teoría Sintética, marco teórico actual de la Biología Evolutiva construido en el periodo de entreguerras (aproximadamente entre 1920 y 1950). En efecto, la Teoría Sintética, desde un comienzo más enfocada en los procesos microevolutivos que en los macroevolutivos, le concedió al estudio de los seres vivos extintos un rol bastante modesto: nuevamente, el de demostrar que el registro paleontológico no era contrario a sus postulados, y que el mismo se ajustaba a sus (empleando un término de la jerga popperiana) consecuencias observacionales (Salgado y Arcucci, 2016, p. 172 y ss.). Y ello a pesar de que fueron dos paleontólogos de vertebrados, Glenn R. Jepsen (1903—1974), de la Universidad de Princeton, y George G. Simpson (1902—1984), del Museo Americano de Historia Natural y la Universidad de Columbia en Nueva York, los que impulsaron el célebre Comité sobre Problemas Comunes de Genética, Paleontología y Sistemática, que fue fundamental en la consolidación de la Teoría Sintética. Paradójicamente, el Comité de Problemas Comunes —que funcionó entre 1941 y 1949— había sido constituido con la intención de mejorar la posición de la Paleontología con respecto a las otras disciplinas biológicas (Salgado y Arcucci, 2016, p. 171).

Tampoco la Paleontología tuvo un protagonismo destacado en la formulación de la deriva continental, la cual recayó principalmente en el meteorólogo alemán Alfred Wegener (1880—1930). A pesar de que Wegener basó su argumentación, entre otras cosas, en el registro de los mismos taxones en diferentes continentes (por ejemplo, el registro en América del Sur y África del parareptil *Mesosaurus* en niveles pérmicos, y del cinodonte basal *Cynognathus* en niveles triásicos), la mayoría de los paleontólogos se opuso a esa nueva teoría; hasta Simpson escribió en contra de la deriva continental en los años 40 (Bowler, 2002). Aun así, no hay duda de que, al igual que la evolución, la deriva continental, cimentada teóricamente con los aportes de la Expansión del Suelo Oceánico y la Tectónica de Placas, impactó profundamente en el desarrollo de la Paleontología. Para explicar la distribución de las faunas terrestres, Darwin y Wallace se basaron en una visión llamada dispersalista, donde las especies se originaban en áreas geográficas determinadas (los llamados centros de origen) a partir de las cuales se dispersaban hacia otras regiones. Para sustentar esto fue necesario proponer la existencia de hipótesis sin sustento geológico como son los "puentes terrestres intercontinentales" o andadores discontinuos (Valentine, 2002). Las nuevas evidencias que aportó la Tectónica de Placas permitieron explicar el mecanismo de la deriva de los continentes y reformular teorías como la de la Panbiogeografía de León Croizat (1894—1982). En efecto, este último autor había propuesto, a comienzos de la década de 1950, que la vicarianza, es decir, la fragmentación de las distribuciones de especies ancestrales por el surgimiento de barreras geológicas o de otro tipo, es el único proceso relevante en biogeografía (Morrone, 2007). Muchos autores han planteado que los procesos de dispersión y vicarianza son opuestos, mientras que otros, para explicar patrones biogeográficos generales, rescatan aquellas palabras de Croizat «la Tierra y la vida evolucionan juntas», a la vez que reconocen que la dispersión contribuye sustancialmente a explicar los ensambles bióticos actuales (Valentine, 2002; Morrone, 2007, 2021).

ENTONCES, ¿QUÉ TIENEN PARA DECIRNOS LOS FÓSILES SOBRE LA EVOLUCIÓN BIOLÓGICA?

Si bien, como vimos, la teoría evolutiva vigente fue plasmada mayormente bajo marcos conceptuales propios de disciplinas tales como la Genética de Poblaciones y, algo más hacia acá en el tiempo, la Genética del Desarrollo, la Paleontología nunca dejó de aportar información sobre lo que podríamos llamar los cursos reales de la evolución, es decir sobre los patrones evolutivos. A veces esos patrones coinciden con lo esperable de acuerdo con los procesos presuntamente intervinientes, pero otras veces no, de manera que, en ocasiones, la Paleontología promueve o fuerza una revisión de dichos procesos. La estrecha relación entre patrones y procesos (no necesariamente biunívoca) ya era reconocida por Charles Darwin, lo que explica su cerrada defensa de que la llamada "Explosión del Cámbrico" era artificial, un artefacto del registro fósil que no reflejaba lo sucedido hace 500 millones de años. El autor de *Sobre el Origen* sabía muy bien que el modo repentino en que aparecían las primeras formas de vida en el registro fósil iba en contra del proceso evolutivo que estaba proponiendo; el proceso, la Selección Natural, implicaba una evolución lenta y gradual, pero el patrón observado era de aparición abrupta, explosiva.

Hoy sabemos que la llamada explosión del Cámbrico se corresponde a ese momento de la historia paleobiológica del planeta en que los organismos adquirieron estructuras queratinizadas o mineralizadas susceptibles de fosilizar: no es esta, en todo caso, una explicación que hubiese entusiasmado mucho a Darwin, defensor de la tesis de la imperfección del registro.

La naturaleza incompleta del registro paleontológico es algo que no puede desconocerse, pero los paleontólogos y paleontólogas hemos aprendido a convivir con eso desde los orígenes mismos de nuestra disciplina. De todas maneras, debe decirse que no en todos los modelos las discontinuidades evolutivas son explicadas de esa forma; en algunos casos, esas discontinuidades son leídas "literalmente", tomadas como la expresión del modo en que la evolución efectivamente ocurrió (Eldredge y Gould, 1972). Más allá de esto último, es innegable que las secuencias fósiles son siempre muy incompletas. No solo ellas sino también los propios paleotaxones, representados la mayoría de las veces por unos pocos elementos óseos o restos fragmentarios. Esa fragmentariedad del registro suele ser particularmente limitante en el campo de la Paleontología de Vertebrados.

A estas limitaciones que podríamos llamar materiales, se agregan las epistémicas, por ejemplo, las que se presentan a la hora de construir escenarios adaptativos, sobre todo cuando se ven involucradas especies pertenecientes a grupos sin representantes vivientes, como los dinosaurios no avianos, o los ungulados nativos de América del Sur (por ej. notoungulados, litopternos, astrapoterios) o varios linajes de metaterios. De todas formas, para situaciones como estas, los paleontólogos y paleontólogas contamos con herramientas conceptuales y metodológicas que nos permiten afrontar ese desafío, reduciendo a un mínimo los márgenes de especulación. Concretamente, en el campo de la morfología funcional, suele emplearse el método de los llamados grupos filogenéticos vivientes, EPB por sus siglas en inglés (*extant phylogenetic brackets*), un procedimiento para realizar inferencias propuesto inicialmente por un paleontólogo de vertebrados: Larry Witmer, de la Ohio University (EEUU) (Witmer, 1995). La utilización de los EPB se enmarca en el principio del actualismo («el presente como clave para comprender el pasado») y la parsimonia («a igualdad de condiciones, la explicación más sencilla es siempre preferible»); en el actualismo, porque sin él sería imposible realizar inferencias con base sólida; en la parsimonia, porque es ella la que determina el campo de aplicación del actualismo. Yendo a un caso concreto, los reptiles actuales poseen un corazón, entonces, los reptiles del pasado, como los dinosaurios no avianos, también lo poseían (es ésta, ciertamente, una aplicación muy básica del principio del actualismo); ahora bien, los cocodrilos y las aves (que constituyen los EPB de los extintos dinosaurios no avianos) poseen un corazón dividido en cuatro cámaras, entonces, los dinosaurios no avianos también poseían un corazón tetracameral (inferencia actualística más parsimoniosa de la conformación del corazón de los dinosaurios no avianos).

Actualmente, sobre todo a partir de la irrupción de la Sistemática Filogenética y el desarrollo de programas informáticos orientados a la reconstrucción de series evolutivas, las inferencias en este campo son realizadas en base a algoritmos estadísticos, siguiendo distintos métodos, como la máxima parsimonia o la máxima verosimilitud, u otros, muy utilizados sobre todo en filogenias moleculares.

El actualismo supone una dirección inferencial que va desde el presente hacia el pasado. En paleontología, esto se traduce

en que las inferencias sobre las faunas del pasado se sustentan en el conocimiento de las faunas actuales, por ejemplo, en cuanto a la presencia o ausencia de estructuras blandas (tengan o no correlatos osteológicos), de patrones fisiológicos, o de determinados comportamientos. Se buscan respuestas que están en el presente a preguntas acerca del pasado. Lamentablemente, el presente no siempre provee las respuestas que se le requieren, sobre todo cuando es insuficientemente conocido. En Paleontología, esto se traduce en que, no pocas veces, preguntas sobre la función de ciertas estructuras de organismos del pasado o sobre su comportamiento sacan a la superficie o exponen un déficit o una necesidad de profundización en el conocimiento de las formas de vida del presente. Sucede en estos casos que el avance en el conocimiento de los organismos actuales es traccionado por la investigación paleontológica. Es más: a veces son los propios paleontólogos y paleontólogas los que llevan adelante esas profundizaciones, dedicando una parte importante de sus carreras al estudio de organismos actuales, buscando esas respuestas, para luego volver sobre los organismos extintos, real objeto de su interés.

Un ejemplo de lo anterior lo constituye el debate acerca de la "sangre caliente" (o endotermia) de los dinosaurios que tuvo lugar en los años 70 y 80 del siglo pasado (Thomas y Olson, 1980). En esa oportunidad, una pregunta surgida en el ámbito de la Paleontología de Vertebrados —¿eran los dinosaurios no avianos de "sangre caliente"?— suscitó un buen número de investigaciones o revisiones en el campo de la Zoología de Vertebrados actuales. Esa primera pregunta dio pie a muchas otras: ¿es compatible la generación de tejido óseo fibrolamelar con la sangre fría, o, para decirlo de manera más correcta, con una termofisiología endotérmica? ¿Es compatible la producción de anillos de crecimiento con la endotermia? A partir de esas investigaciones o revisiones pudo reconocerse la existencia de anillos de crecimiento en el tejido óseo de mamíferos y aves actuales (ambos endotérmicos), algo en lo que hasta ese momento nadie o muy pocos habían reparado. Sin temor a exagerar, podemos afirmar que hoy conocemos mejor a los mamíferos y a las aves actuales porque en los años 70 y 80 nos hicimos preguntas acerca de los dinosaurios extintos (Figura 1.6).

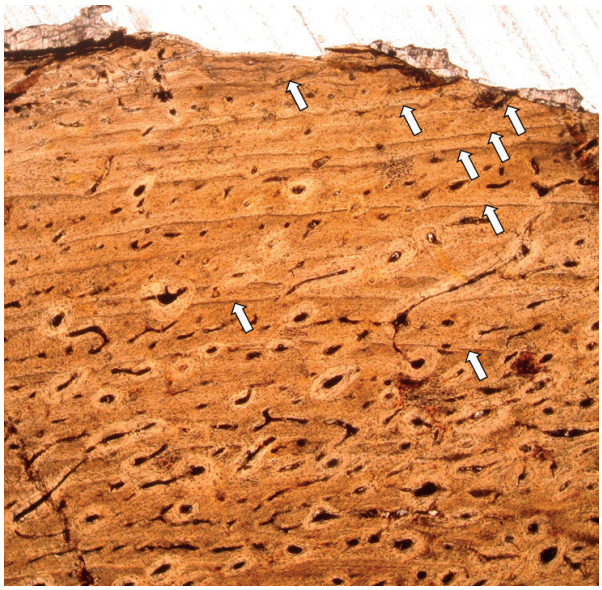


Figura 1.6. Corte transversal de un hueso largo del dinosaurio sauropodomorfo basal *Mussaurus patagonicus* (Jurásico Inferior de Santa Cruz) en el que se observan tenues líneas de crecimiento detenido (indicadas por las flechas blancas), las cuales dividen anillos de crecimiento muy probablemente anuales. Foto gentileza Ignacio Cerda.

Una revisita al actualismo

En el campo de la Paleontología de Vertebrados, la aplicación del principio del actualismo no se limita a la anatomía blanda, la fisiología o el estudio del comportamiento. También es fundamental a la hora de formular hipótesis acerca de aspectos tales como

la dieta, el hábitat o el rol ecológico de animales extintos. Para ello se aplican distintas metodologías que incluyen análisis de isótopos estables, microdesgaste dental, análisis morfométrico, y muchos otros. Veamos un ejemplo de aplicación del actualismo en Paleontología de Vertebrados. Los actuales mamíferos ramoneadores (comedores de hojas), como las jirafas y elefantes, poseen coronas bajas, en tanto los pacedores que consumen gramíneas, como los caballos y bóvidos, poseen dientes de coronas altas y de crecimiento muy prolongado (dentición hipsodonte). Pues bien, a comienzos del Paleógeno, los ungulados nativos presentaban dientes de coronas bajas, de lo cual se infiere —aplicando el actualismo— que poseían hábitos ramoneadores. A partir del Oligoceno estos mismos linajes desarrollaron formas con molares hipsodontes, lo que a su vez permite inferir —actualísticamente— un cambio en las condiciones ambientales que habría provocado la expansión de los pastizales, al menos en gran parte de nuestro territorio (Figura 1.7).

El principio del actualismo es fundamental también en Tafonomía. Sobre todo en el ámbito de la Bioestratinomía, las inferencias suelen plantearse siguiendo el método de la

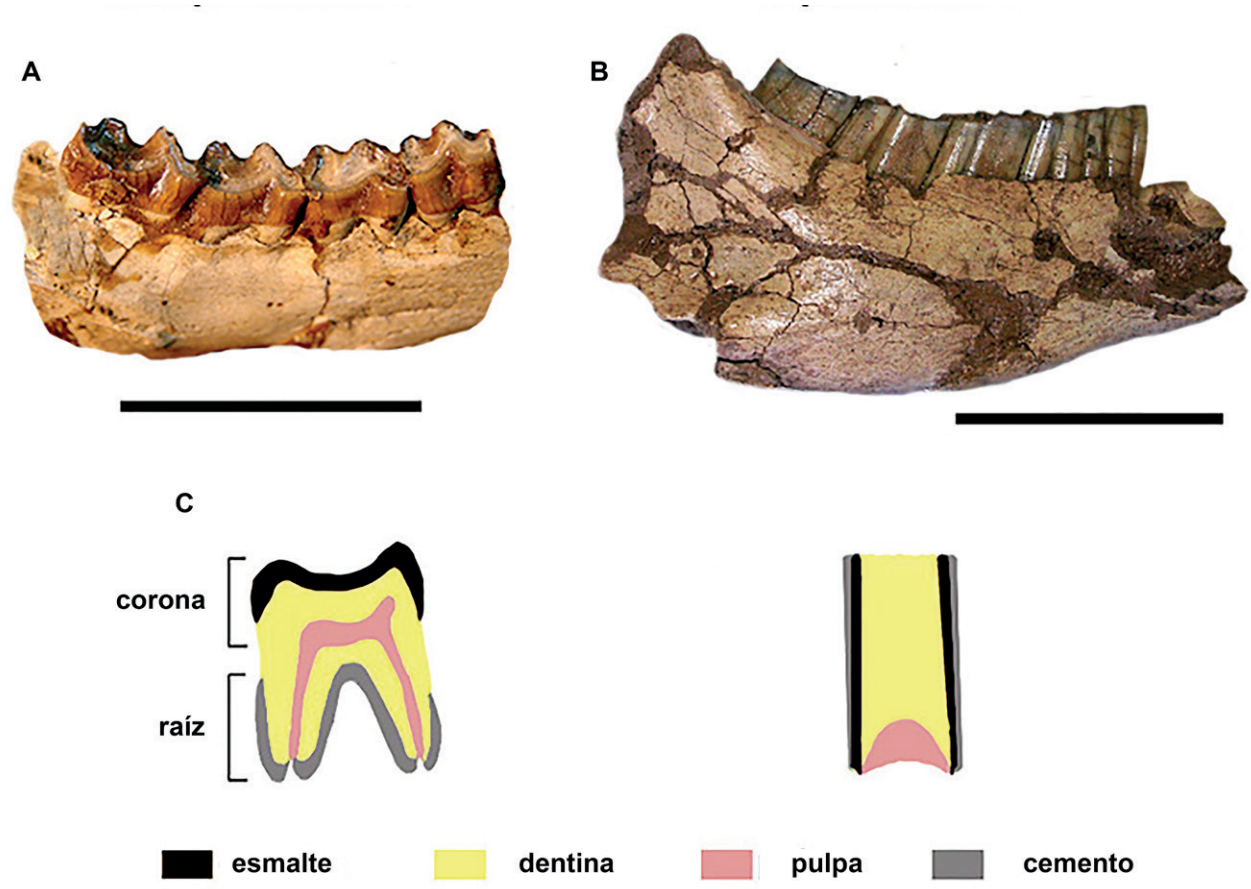


Figura 1.7. Diferentes tipos de dientes de notoungulados. **A**, fragmento mandibular izquierdo en vista lateral de *Notostylops murinus* del Eoceno medio (Formación Sarmiento) de la provincia del Chubut, con dentición braquiodonta (pm4-m3) asociada a hábitos ramoneadores (ambientes cerrados), barra de escala: 5 cm. **B**, fragmento mandibular izquierdo en vista lateral de *Toxodon chapadmalensis* del Plioceno temprano (Formación Chapadmalal) de la provincia de Buenos Aires, con dentición hipsodonta (pm4-m3) relacionada con el consumo de gramíneas (ambientes abiertos de pastizales); barra de escala: 19 cm; **C**, Esquema de la constitución de un diente braquiodonte (izquierda) y uno hipsodonte (derecha).

abducción del filósofo estadounidense Charles Sanders Pierce (1839—1914), método que se agrega a los de inducción y deducción, y que podría definirse como la inferencia de un caso a partir de una regla general y un resultado (Pía Martín, 2015, p.127). En la abducción, los tafónomos indagan como detectives o peritos forenses, conjeturando, imaginando hipótesis alternativas, y finalmente volcándose hacia la mejor, es decir hacia la más verosímil (Aguayo, 2011; Pía Martín, 2015). Obviamente, en el caso de la Bioestratinomía, la explicación más verosímil (el caso) que da cuenta de una situación particular (el resultado), suele ser la que más se ajusta a situaciones análogas conocidas (la regla). De todas formas, aun siendo verosímiles, determinadas inferencias tafonómicas que involucran a vertebrados pertenecientes a grupos totalmente extintos siguen teniendo un alto grado de incertidumbre, sobre todo cuando suponen ciertos comportamientos. Por ejemplo, la hipótesis de Carballido *et al*. (2017) que da cuenta de una asociación de seis especímenes del dinosaurio saurópodo *Patagotitan mayorum* en un mismo sitio pero en niveles correspondientes a tres momentos distintos de enterramiento (Figura 1.8). La hipótesis (o caso) propuesta en el artículo que comunica ese descubrimiento es que se trata de un caso de "fidelidad al sitio", lo que supone la existencia de un lugar al que acudían a morir los animales más viejos o más débiles, como se observa actualmente en elefantes. Para ello, los autores del trabajo debieron asumir una conducta migratoria para esos dinosaurios, pasando por alto el hecho de que dicha pauta comportamental no ha sido registrada hasta el momento en ningún reptil no aviano continental, lo que supone una aplicación débil del principio del actualismo. Además, para fundamentar esta hipotesis, debería descartarse cualquier proceso sedimentológico que con cierta recurrencia,



Figura 1.8. Panorámica de la excavación del dinosaurio saurópodo *Patagotitan mayorum.* Formación Cerro Barcino (Cretácico Inferior, Albiano), Provincia del Chubut.

produjera o facilitara, la acumulación de huesos de la misma especie.

Un caso con menor grado de incertidumbre ha sido propuesto a partir de las icnitas de saurópodos del Cretácico de América del Sur por Tomaselli *et al*. (2021). Aquí la asociación de icnitas con igual dirección y sentido, localizadas en el mismo nivel sedimentario proveen evidencias de un "traslado grupal", sin que éste sea definido como "hábito gregario". Igualmente, el registro de puestas de huevos localizados en el mismo nivel sedimentológico en Auca Mahuevo (Chiappe y Coria, 2013) sugiere cierto comportamiento "gregario": al igual que en el caso anterior, hay aquí una inferencia de un comportamiento no registrado en reptiles no avianos continentales.

Como comentamos, desde los comienzos de la Teoría Sintética y hasta hace unas pocas décadas, a la Paleontología le cupo el papel de registrar por qué cauces había transitado la evolución, y no se esperaba de ella que aportara al conocimiento de los mecanismos evolutivos. Esto sin duda ha cambiado y en los últimos decenios la Paleontología ha sumado mucho al conocimiento del funcionamiento de esos mecanismos, a partir de observaciones sobre ciertos fenómenos no accesible en otras disciplinas.

Veamos un ejemplo tomado de la Paleontología de Vertebrados. Los reptiles emplumados vivientes poseen alas y vuelan, o han volado en alguna etapa de su historia evolutiva. A partir de este dato, el principio del actualismo debería llevarnos a pensar que las plumas y las alas surgieron en relación con la función del vuelo (función perdida en algunos grupos de aves actuales). Este fue, de hecho, el pensamiento dominante hasta hace algunas décadas. Sin embargo, hoy se conoce, a partir de datos paleontológicos, específicamente a partir del hallazgo de formas pre avianas aladas (o poseedoras de miembros anteriores similares a alas), seguramente emplumadas y definitivamente no voladoras, que plumas y alas cumplían originalmente una función distinta. Es la Paleontología la que revela estas exaptaciones, mostrando cómo, en el transcurso de la macroevolución, la Selección Natural ha ido modificando y refuncionalizando estructuras previas (Gould y Vrba, 1982) (Figura 1.9).



Figura 1.9. Reconstrucción del terópodo *Unenlagia comahuensis* montada en el área de ingreso del Museo "Carmen Funes" de Plaza Huincul (provincia del Neuquén). Nótese el miembro anterior del dinosaurio, reconstruido en forma de una estructura similar a un ala. Foto: gentileza de Rodolfo Coria.

Paleontología y modelos evolutivos

Otra contribución de la Paleontología a la teoría de la evolución es la de aportar evidencias que ponen en tensión una idea central del pensamiento de la Modernidad, idea que, a lo largo de los siglos XIX y XX, influyó en los modelos científicos, particularmente en los evolutivos. Nos referimos concretamente a la idea de progreso. En efecto, pese a que el modelo evolutivo planteado por Charles Darwin, la Selección Natural, no implica necesariamente progreso o perfeccionamiento, muy pocos darwinistas, desde tiempos de Darwin hasta bien entrado el siglo pasado, cuestionaron que la evolución tendiera al progreso (aun cuando éste no fuera definido explícitamente). Una parte importante del darwinismo concedió que, a través de las distintas divisiones del tiempo geológico, las sucesivas formas de organismos progresaban, complejizando su organización o perfeccionándose. Pero esto siempre estuvo lejos de ser claro, ya que ese patrón progresivo fue constantemente puesto en duda por la evidencia fósil. Desde el descubrimiento de los dinosaurios (en principio, superiores o progresivos con respecto a los representantes vivientes del grupo de los reptiles), realizado en la década de 1840 (Salgado, 2001), hasta el reciente descubrimiento de una especie de homínido del Pleistoceno, con un tamaño corporal y encefálico inesperadamente muy reducido, la evidencia paleontológica muchas veces contradijo el modelo progresivo (Kubo *et al*., 2013).

De hecho, como quizás ninguna otra ciencia natural, la Paleontología de Vertebrados contribuyó al desmantelamiento de esta idea. Una de las evidencias tomadas del registro que más aportó en este sentido fue el hecho de que los dinosaurios (en tanto reptiles, formas supuestamente inferiores) y los mamíferos (supuestamente superiores) habían surgido casi simultáneamente en el Triásico, y que durante prácticamente 150 millones de años estos habían estado "a la sombra" de aquellos. Dice Peter Bowler: «fue necesario preguntarse por qué los mamíferos habían permanecido subordinados a los dinosaurios y a otros reptiles dominantes durante el Mesozoico. Más que ningún otro evento en la historia de la vida sobre la tierra, el largamente demorado triunfo de los mamíferos forzó a los evolucionistas a confrontar el hecho de que el progreso biológico podría no contar si las circunstancias del tiempo no eran las propicias. El reconocimiento de este punto puede haber jugado un importante papel en el desarrollo del darwinismo de mediados del siglo XX» (Bowler, 1996, p. 310) (traducción propia).

Sin duda, los mamíferos han aportado mucho a la teoría de la evolución, comenzando por lo que nos enseña su origen, una de las transiciones evolutivas mejor documentadas del registro paleovertebradológico. En efecto, la transición hacia los mamíferos muestra la forma en que la evolución genera innovaciones evolutivas, en este caso una conformación novedosa del oído medio. En realidad, la estrecha relación entre los huesos postdentarios de los reptiles y los del oído medio de los mamíferos se conoce desde principios del siglo XIX, cuando el contexto era no evolucionista, y fue establecida sobre la base de relaciones de conexión anatómica y patrones de desarrollo (Asher, 2012). Los hallazgos paleontológicos correspondientes a la transición sinápsidos no mamalianos–mamíferos realizados a principios del siglo XX ya en un contexto evolucionista, mostraron el modo en que aquellos elementos de la mandíbula fueron evolucionando; reduciendo su tamaño, modificándose y cambiando su posición y de función, es decir exaptándose (Mao y

Meng, 2020). Aquí, la Paleontología de Vertebrados convalidó una hipótesis sustentada en otras disciplinas, concretamente la Anatomía Comparada y la Embriología (Figura 1.10).

Pero también el registro paleontológico suele promover una revisión o directamente un reemplazo de los modelos evolutivos vigentes. Un caso paradigmático aconteció con los primeros hallazgos de homínidos australopitecinos realizados en Sudáfrica a principios del siglo XX, los cuales contribuyeron a modificar la idea, perteneciente a Charles Darwin y hasta entonces muy extendida, de que en el transcurso de la evolución homínida el aumento de volumen cerebral había anticipado a la reducción de los caninos y al cambio de dentición. Los australopitecinos sudafricanos mostraban denticiones relativamente modernas y encéfalos reducidos: justamente la combinación de caracteres opuesta a la pronosticada por Darwin. Fue así que estos nuevos restos promovieron otro modelo evolutivo, eminentemente no darwiniano, antirecapitulacionista (contrario a la ley de Haeckel que proponía que la ontogenia recapitulaba la filogenia), y en este sentido no progresivo, el de la fetalización, formulado originalmente por Louis Bolk (1866—1930) en base a evidencia embriológica, no paleontológica (Salgado y Arcucci, 2016, p.142). Cabe destacar que la teoría del origen neoténico de los homínidos no ha sido abandonada del todo hasta el día de hoy (Gould, 2010).



Figura 1.10. Cráneo de *Chiniquodon theotonicus,* sinápsido basal del Triásico Superior (Formación Chañares) de la provincia de La Rioja) (PVL 4444). A diferencia de los mamíferos, la mandíbula de estas formas premamalianas estaban integradas por más de un elemento (en los mamíferos está solo integrada por el hueso dentario). La articulación mandibular, que en los mamíferos se da entre el dentario y el escamoso, se daba aquí entre el articular y el cuadrado. En los mamíferos, estos dos últimos huesos se incorporan al oído medio como martillo y yunque. En la imagen, el articular y el cuadrado no se observan, pero sí los huesos postdentarios angular y surangular. El primero se incorpora al oído medio de los mamíferos como ectotimpánico, y el segundo se fusiona al articular y prearticular como martillo. **a**, angular; **d**, dentario; **j**, jugal; **sa**, surangular; **sq**, escamoso. Barra de escala: 5 cm. Abreviatura. **PVL**, Colección de paleontología de vertebrados del Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina. Foto: gentileza de Agustín Martinelli.

CONSIDERACIONES FINALES

Lejos de ser una suerte de Zoología incompleta o recortada, o una ciencia meramente descriptiva [aquello que Antoni Hoffman denominara "Paleontografía" o "enfoque tradicional" (Hoffman, 2002)], la Paleontología de Vertebrados es una ventana al pasado que permite ver fenómenos invisibles a otras ciencias biológicas y, por lo tanto, abordar aspectos de la evolución que no pueden ser comprendidos en base a observaciones hechas en el laboratorio o incluso en ecosistemas actuales. Esta disciplina indaga en el rumbo evolutivo que han seguido los diversos grupos vertebrados, en relación con los avatares geológicos y ambientales sufridos por el planeta. La Paleontología de Vertebrados ha contribuido sustancialmente a la Biología Teórica, no solo corroborando o invalidando modelos construidos bajo el marco de otras disciplinas, sino también revelando aspectos desconocidos sobre el funcionamiento del proceso evolutivo. Mucho del *corpus* teórico de la actual Biología Evolutiva no hubiera sido posible de desarrollar sin el aporte fundamental de la Paleontología, en particular de la Paleontología de Vertebrados.

AGRADECIMIENTOS

A Bernardo González Riga (Editor Responsable), y a Leonardo Ortiz David y María Belén Tomaselli (Editores Aspciados) por habernos invitado a participar de este libro y por las revisiones del capítulo. A Alberto Garrido, Rodrigo Tomassini, Rodolfo Coria, Ignacio Cerda, José Luis Carballido, y Agustín Martinelli por el aporte de imágenes y datos.

GLOSARIO

Actualismo: La creencia de que los acontecimientos ocurridos en el transcurso de la historia geológica de la Tierra, incluso los más lejanos en el tiempo, pueden explicarse a partir de procesos geológicos que tienen lugar en la actualidad. Charles Lyell resumió esta teoría en una sola frase: "La clave del pasado está en el presente". Modificado de https://www.enciclonet.com/articulo/actualismo-geologia/

Exaptación: Una exaptación es una adaptación biológica en la que la función biológica actualmente realizada por la adaptación no era la función realizada mientras la adaptación evolucionó bajo las presiones anteriores de la selección natural. https://www.biologyonline.com/dictionary/exaptation

Teoría Sintética: La Teoría Sintética o Síntesis Moderna de la evolución describe la integración de la genética mendeliana con la evolución darwiniana que resultó en una teoría unificada de la evolución. La Síntesis Moderna fue desarrollada por varios biólogos evolutivos ahora legendarios en las décadas de 1930 y 1940. Modificada de https://www.encyclopedia.com/earth-and-environment/ecology-and-environmentalism/environmental-studies/modern-synthesis#:~:text=-The%20Modern%20Synthesis%20describes%20the,in%20the%201930s%20and%201940s.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aguayo, W. P. (2011). La teoría de la abducción de Peirce: Lógica, Metodología e Instinto. *Ideas y Valores*, *145*, 33–53.

Álvarez, L. W., Álvarez, W., Asaro, F. y Michel, H. V. (1980). Extraterrestrial cause for the Cretaceous–Tertiary Extinction. *Science*, *208*, 1095–1108.

Asher, R. J. (2012). Evolutionary Biology and Scepticism: the Reception of Darwinism in 19th Century German Embryology. En R. Calne y W. O'Reilly (Eds.), *Scepticism: Hero and Villain* (pp. 71–86). NOVA publishers.

Aschero, C. (1996). ¿Adónde van esos guanacos? En J. Gómez Otero (Ed.), *Arqueología: Sólo Patagonia. Ponencias de las Segundas Jornadas de Arqueología de la Patagonia* (pp. 153–162). Centro Nacional Patagónico [CONICET].

Behrensmeyer, A. K. (1978). Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, *4*(2), 150–162.

Bowler, P. J. (1996). *Life's Splendid Drama: Evolutionary Biology and the Reconstruction of Life Ancestry*. The University of Chicago Press.

Bowler, P. J. (2002). De Darwin a la tectónica de placas. En P. García, M. Montellano, S. A. Quiroz, F. Sour, S. Ceballos y L. Chavez (Comps.), *Paleobiología: Lecturas seleccionadas* (pp. 19–26). Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. (Trabajo original publicado en 1990).

Brinkman, P. D. (2010). Charles Darwin's Beagle Voyage, Fossil Vertebrate Succession, and "The Gradual Birth & Death of Species". *Journal of the History of Biology*, *43*, 363–399.

Buatois, L. A. y Mángano, M. G. (2001). Singularidad y recurrencia en Paleontología. En *Publicación Especial 8: XI Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* (pp. 171–176). Asociación Paleontológica Argentina.

Buckley, M. (2015). Ancient collagen reveals evolutionary history of the endemic South American 'ungulates.' *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1800), Artículo 20142671.

Caponi, G. (2004a). Los objetos cognitivos de la paleontología cuvierana. *Principia*, *8*, 233–258.

Caponi, G. (2004b). La navaja de Darwin. *Ludus Vitalis*, *12*, 9–38.

Caponi, G. (2011). *La Segunda Agenda Darwiniana: contribución preliminar a una historia del programa adaptacionista*. Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales Vicente Lombardo Toledano.

Carballido, J. L., Pol, D., Otero, A., Cerda, I. A., Salgado, L., Garrido, A. C., Ramezani, J., Cúneo, N. R. y Krause, J. M. (2017). A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *284*(1860), Artículo 20171219. https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1219

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*, 29–42.

Chiappe, L. M. y Coria, R. A. (2013). Auca Mahuevo, un extraordinario sitio de nidificación de dinosaurios saurópodos del Cretácico Tardío, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, *41*(4), 591–596.

Chiappe, L. M. y Vargas, A. (2003). Emplumando dinosaurios: la transición evolutiva de terópodos a aves. *Hornero*, *18*(1), 1–11.

Cleland, C. E. (2002). Methodological and epistemic differences between historical science and experimental science. *Philosophy of Science*, *69*(3), 474–496.

Colileo, F. F. (2020). *Estudio tafonómico actualista en dos especímenes de Gallus gallus* [Trabajo final inédito]. Cátedra de Tafonomía, Universidad Nacional de Río Negro.

Darwin, C. R. (1859). *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray.

Ebbighausen, R. y Korn, D. (2012). Paleontology as a circumstantial evidence lawsuit. *Historical Biology*, *25*(2), 283–295.

Eldredge, N. y Gould, S. J. (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. En T. J. M. Schopf (Ed.), *Models in Paleobiology* (pp. 82–115). Freeman, Cooper and Company.

Gould, S. J. (2010). *Ontogenia y filogenia* (Trabajo original publicado en 1977). Crítica-Drakontos.

Gould, S. J. y Vrba, E. (1982). Exaptation—a missing term in the science of form. *Paleobiology*, *8*(1), 4–15. https://doi.org/10.1017/S0094837300004310

Hoffman, A. (2002). La década pasada y el futuro. En P. García, M. Montellano, S. A. Quiroz, F. Sour, S. Ceballos y L. Chavez (Comps.), *Paleobiología: Lecturas seleccionadas* (pp. 35–43). Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. (Trabajo original publicado en 1990).

Kubo, D., Kono, R. T. y Kaifu, Y. (2013). Brain size of Homo floresiensis and its evolutionary implications. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1756), Artículo 20130338. https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0338

Kuhn, T. (1962). *The structure of scientific revolutions*. The University of Chicago Press.

Langer, P. y Chivers, D. J. (1994). Classification of foods for comparative analysis of gastro-intestinal tracts. En D. J. Chivers y P. Langer (Eds.), *The digestive system in mammals: Food, form and function* (pp. 74–82). Cambridge University Press.

Lefebvre, G. (1975). *El nacimiento de la historiografía moderna*. Ediciones Martínez Roca.

Manning, P. L. (2004). A new approach to the analysis and interpretation of tracks: examples from the Dinosauria. *Geological Society, London, Special Publications*, *228*(1), 93–123.

Mao, F. y Meng, J. (2020). Making a mammalian ear: Modular decoupling of the mammalian middle ear and jaw discovered in a new species of Cretaceous stem therian mammals. *Zoology*, *140*, Artículo 125767.

Morrone, J. J. (2007). Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural*, *80*, 509–520.

Morrone, J. J. (2021). Croizat's dangerous ideas: practices, prejudices, and politics in contem-

porary biogeography. *History and Philosophy of the Life Sciences*, *43*(2). https://doi.org/10.1007/s40656-021-00436-0

McLean, D. M. (1978). A terminal Mesozoic "Greenhouse": Lessons from the past. *Science*, *201*(4354), 401–406.

McLean, D. M. (1981, Enero). Terminal Cretaceous extinctions and volcanism: a link [Resumen de presentación de la conferencia]. En *Abstracts of Papers of the 147th National Meeting* (p. 128). American Association for the Advancement of Science.

Olson, E. C. (1966). The role of paleontology in the formulation of evolutionary thought. *BioScience*, *16*(1), 37–40.

Owen, R. (1838). Fossil Mammalia. En C. R. Darwin (Ed.), *Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy, during the years 1832 to 1836* (Vol. 1, No. 1, pp. 13–40). Smith, Elder & Co.

Pía Martín, M. (2015). Abducción, método científico e historia: Un acercamiento al pensamiento de Charles Peirce. *Páginas*, *14*, 125–141.

Politis, G. G. y Bonomo, M. (2011). Nuevos datos sobre el "hombre fósil" de Ameghino. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina*, *12*, 101–119.

Popper, K. R. (1967). *La lógica de la investigación científica*. Tecnos.

Salgado, L. (2001). De reptiles extinguidos a ancestros de las aves: Las diferentes imágenes de los dinosaurios a través del tiempo. *Saber y Tiempo*, *12*, 49–63.

Salgado, L. (2009). Charles Darwin y los mamíferos fósiles del viaje del Beagle. *Revista de Educación en Biología*, *12*(2), 44–48.

Salgado, L. (2011). La evolución biológica en el pensamiento y la obra de Florentino Ameghino. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina*, *12*, 121–135.

Salgado, L. y Arcucci, A. B. (2016). *Teorías de la evolución: Notas desde el Sur*. Editorial UNRN.

Thackray, J. C. (2002). Historia de la paleontología antes de Darwin. En P. García, M. Montellano, S. A. Quiroz, F. Sour, S. Ceballos y L. Chávez (Comps.), *Paleobiología: Lecturas seleccionadas* (pp. 9–18). Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. (Trabajo original publicado en 1990).

Thomas, R. D. K. y Olson, E. C. (1980). *A cold look at the warm-blooded dinosaurs*. Westview Press for the American Association for the Advancement of Science.

Tomaselli, M. B., Ortiz David, L. D. y González Riga, B. J. (2021). Paleoenvironmental context of South American Cretaceous sauropod tracks. *Journal of South American Earth Sciences*, *110*, Artículo 103393.

Turner, D. (2009). Beyond detective work: empirical testing in paleontology. En *The paleobiological revolution: Essays on the growth of modern paleontology* (pp. 201–214). University of Chicago Press.

Witmer, L. M. (1995). The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. En J. Thomason (Ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology* (pp. 19–33). Cambridge University Press.

Valentine, J. W. (2002). De la tectónica de placas a la paleobiología. En P. García, M. Montellano, S. A. Quiroz, F. Sour, S. Ceballos y L. Chávez (Comps.), *Paleobiología: Lecturas seleccionadas* (pp. 27–33). Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. (Trabajo original publicado en 1990).

Wallace, A. R. (1858). *On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type*. University of British Columbia. https://www.zoology.ubc.ca/~bio336/Bio336/Readings/DarwinWallace.pdf

Westbury, M., Baleka, S., Barlow, A., Hartmann, S., Paijmans, J. L. A., Kramarz, A., Forasiepi, A. M., Bond, M., Gelfo, J. N., Reguero, M., López-Mendoza, P., Taglioretti, M., Scaglia, F., Rinderknecht, A., Jones, W., Mena, F., Billet, G., de Muizon, C., Aguilar, J. L., McPhee, R. D. E. y Hofreiter, M. (2017). A mitogenomic timetree for Darwin's enigmatic South American mammal Macrauchenia patachonica. *Nature Communications*, *8*, Artículo 15951.

HISTORIA DE LA PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS EN AMÉRICA LATINA

PIONEROS Y PRINCIPALES INVESTIGADORES DESDE EL PERÍODO COLONIAL HASTA LA DÉCADA DE 1950

- Eduardo Pedro Tonni[1]
- Martín Zamorano[1,2]

[1]División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n°, B1900FWA La Plata, Argentina. eptonni@fcnym.unlp.edu.ar
[2]CONICET. marzamorano@fcnym.unlp.edu.ar

INTRODUCCIÓN

La primera noticia sobre la presencia de un vertebrado fósil en América se debe a Bernal Díaz del Castillo (1496-1584), un ex capitán de las fuerzas de Hernán Cortés que habían conquistado México. En su *Historia verdadera de la conquista de la nueva España*, Díaz relataba que, en 1519, los conquistadores habían visto en Tlaxcala, al este de la ciudad de México, unos huesos enormes que los nativos atribuían a humanos gigantes. Como evidencia, Díaz había traído un hueso tan alto como él. En realidad, este hueso era un fémur de un mastodonte, un animal extinto desconocido en esos tiempos. El texto del relato, que figura en la sección que lleva el título *Cómo Cortés preguntó a Maseescasi y a Xicotenga por las cosas de Méjico*, es el siguiente: "Dijeron que les habían dicho sus antecesores, que en los tiempos pasados que había allí entre ellos poblados hombres y mujeres muy altos de cuerpo y de grandes huesos, que porque eran muy malos y de malas maneras los mataron peleando con ellos, y otros que de ellos quedaban se murieron. Y para que viésemos qué tamaños y altos cuerpos tenían, trajeron un hueso y zancarrón de uno de ellos, y era muy grueso, el altor tamaño como un hombre de razonable estatura; y aquel zancarrón era desde la rodilla hasta la cadera. Yo me medí con él y tenía gran altor como yo, puesto que soy de razonable cuerpo. Y trajeron otros pedazos de lienzos como el primero; mas estaban ya comidos y desechos de la tierra. Todos nos espantamos de ver aquellos zancarrones, y tuvimos por cierto haber habido gigantes en aquella tierra. Nuestro capitán Cortés nos dijo que serían bien enviar aquel gran hueso a Castilla para que lo viese Su Majestad, y así lo enviamos por los primeros procuradores que fueron". Los materiales fueron remitidos a Madrid, donde pasaron a formar parte de las colecciones del Real Gabinete de Indias.

Inca Garcilaso de la Vega (1539-1616) escribió la *Historia general del Perú*, publicada en 1617 en Córdoba (España), un año después de su muerte. En esta obra incluía relatos de lo que más tarde el naturalista francés Georges Cuvier (1769-1832) denominó una "*Gigantologie espagnole*". Garcilaso de la Vega murió convencido que en Perú existieron gigantes en una época anterior a la del imperio incaico. La naturaleza de esos "gigantes" fue aclarada por Cuvier quien aplicó los principios de la anatomía comparada al estudio de los restos de vertebrados fósiles. De tal forma demostró en su clásico tratado de cuatro volúmenes *Recherches sur les Ossemens Fossiles* (1812), que muchos de los restos fósiles provenientes de América y atribuidos a "gigantes", pertenecían a proboscídeos extinguidos.

La existencia de esta raza de gigantes fue la explicación para dar cuenta de los grandes huesos fósiles reconocidos desde los inicios de la conquista de América hasta el siglo XVIII, con algunos epígonos en los comienzos del siglo XIX.

Un cambio de paradigma en la interpretación de los fósiles se desarrolla a comienzos de la segunda mitad del siglo XIX. Las observaciones sobre los fósiles en el Río de La Plata y la geología de las pampas; la evolución de las tortugas y pinzones en Galápagos, a la vez que sus observaciones sobre las islas coralinas, despertaron en Charles Robert Darwin (1809-1882) una serie de interrogantes científicos que madurarían posteriormente. Siguiendo los consejos de Charles Lyell (1797-1875), en 1856 se abocó a escribir sus puntos de vista en forma extensa y, dos años más tarde, recibió el

impulso final. En 1858, un joven naturalista galés, Alfred Russel Wallace (1823-1913), le envió un manuscrito titulado *On the tendency of varietes to depart indefinitely from the original type* (Sobre la tendencia de las variedades a apartarse indefinidamente del tipo original). Darwin se sorprendió pues, en ese manuscrito Wallace había expuesto una teoría sobre la *transformación* (evolución) de las especies por selección natural esencialmente similar a la suya. Acuerdan en publicar conjuntamente un resumen y lo hacen en julio de ese año. El trabajo pasó desapercibido. En consecuencia, en septiembre de 1858 Darwin se dio a la tarea de plasmar su teoría en un volumen y a fines de 1859, publicó *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life* (Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural, o la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida). La primera edición de 1.250 ejemplares se agotó en el día. Había cristalizado un nuevo paradigma y la evolución orgánica por medio de la selección natural comenzaba a generar cambios tanto en el entorno científico como en el social.

Sobre la base del nuevo paradigma se desarrollarán mayoritariamente las investigaciones paleontológicas en América latina a partir de la segunda mitad del siglo XIX.

En lo que sigue se resumirá la actividad de los principales pioneros y los más destacados investigadores de la paleontología de los vertebrados en los distintos territorios de América latina, desde la época colonial hasta la década de 1950. En esta última fecha consideramos que queda definitivamente consolidada la actividad en la disciplina, asistiéndose desde entonces al incremento en el número de investigadores y en el de las temáticas abarcadas.

MÉXICO

El actual territorio de México formó parte del Virreinato de Nueva España, creado en marzo de 1535 por el Imperio español; incluía a gran parte de América del Norte y América Central.

La presencia de grandes huesos fósiles no pasó desapercibida para los europeos, quienes ya habían tenido contacto con el mito de los gigantes a partir de la antigüedad clásica, mito acrecentado a través de los viajes por Asia (por ej.: Marco Polo y el ave Roc). Para un detalle de los hallazgos durante el período colonial en el actual territorio de México véase López Luján (2020).

Pedro Cieza de León (1520-1564) relata en su *Crónicas del Perú* (1553) "Este año de mil quinientos y cincuenta oí yo contar, estando en la ciudad de Los Reyes, que siendo el ilustrísimo don Antonio de Mendoza, visorrey y gobernador de la Nueva España, se hallaron ciertos huesos en ella de hombres tan grandes como los de estos gigantes y aún mayores. Y sin esto también he oído antes de ahora, que en un antiquísimo sepulcro, se hallaron en la ciudad de México, o en otra parte de aquel reino ciertos huesos de gigantes. Por donde se puede tener, pues tantos lo vieron, y lo afirman, que hubo estos gigantes, y aun podrían ser todos unos" (Cieza de León, 2005).

Bernal Díaz del Castillo, en *Historia verdadera de la conquista de la Nueva España* (1632), indica en el capítulo LXXVIII "…que había allí entre ellos poblados hombres y mujeres muy altos de cuerpo y de grandes huesos, que porque eran muy malos y de malas maneras, que los mataron peleando con ellos, y otros que quedaban se murieron; e para que viésemos qué tamaños e altos cuerpos tenían, trujeron un hueso o zancarrón de uno dellos, y era muy grueso, el altor del tama-

ño como un hombre de razonable estatura; y aquel zancarrón era desde la rodilla hasta la cadera: yo me medí con él, y tenía tan gran altor como yo, puesto que soy de razonable cuerpo; y trujeron otros pedazos de huesos como el primero, mas estaban ya comidos y deshechos de la tierra; y todos nos espantamos de ver aquellos zancarrones, y tuvimos por cierto haber habido gigantes en esta tierra y nuestro capitán Cortés nos dijo que sería bien enviar aquel gran hueso a Castilla para que lo viese su majestad, y así lo enviamos con los primeros procuradores que fueron". En el capítulo CLIX retoma el tema cuando dice: "…y también enviamos [a España] unos pedazos de huesos de gigantes que se hallaron en un adoratorio en Cuyoacán, que eran según y de la manera de otros grandes zancarrones que nos dieron en Tlascala, los cuales habíamos enviado la primera vez, y eran muy grandes en demasía; y le llevaron tres tigres, y otras cosas que ya no me acuerdo".

Francisco Hernández de Toledo (1517?-1587) fue comisionado por Felipe II para dirigir una expedición científica a Nueva España, motivo por el cual se lo designa como *protomédico general de las Indias, islas y tierra firme del mar Océano*. López Piñero y Glick (1993: 24) señalan que Hernández en su *Historia Natural de Nueva España* refiere que "… también se han descubierto en estos días muchos huesos de gigantes de enorme tamaño, tanto en Tezcoco como en Toluca, de los cuales algunos han sido llevados a España, en tanto que los otros los conservan los virreyes por su maravillosa rareza. Sé que hay entre ellos unos dientes maxilares de cerca de cinco pulgadas de ancho y diez de largo, de donde puede inferirse el tamaño de la cabeza a la que pertenecieron, que apenas podrían abarcar dos hombres con los brazos extendidos. Todo esto es demasiado conocido para que pueda alguien no darle crédito y, sin embargo, sé bien que hay quienes niegan la posibilidad de muchas cosas hasta que las ven realizadas".

El misionero jesuita **Miguel del Barco (1706-1790)**, no hizo referencia a fósiles de vertebrados en el área donde misionó (Baja California). Sin embargo, en su obra *Historia natural y crónica de la antigua California. Adiciones y correcciones a la noticia de Miguel Venegas* (1770?), en el apartado dedicado a *Las conchas y la emersión de California*, realiza una interesante descripción e interpretación de la acumulación pretérita de valvas de moluscos. Dice allí: "Cerca de la misión de San Luis Gonzaga hay un cerro formado de pura concha: cosa que ha dado materia de discurrir a algunos sobre cómo pudo juntarse allí tanta multitud de conchas… Si alguno quisiere decir que acaso los indios antiguamente traían de una y otra costa las conchas cerradas… es del todo inverosímil que los indios, en ningún tiempo, quisiesen tomar el gran trabajo de cargar tanto peso inútil… Otros se inclinan a creer que tanta concha se juntó allí en el tiempo del diluvio universal. Otros discurren, y con más probabilidad, que la California, o toda, o gran parte, estuvo antiguamente sumergida en el mar… Nuestro intento, al presente, es proponer los fundamentos de la opinión que dice que la California estuvo en algún tiempo sumergida en el mar…" (Barco, 1988: 145-146).

En la segunda mitad del siglo XVIII destacó **Joaquín Velázquez de León (1732-1786)**, nacido en julio de 1728 (según Carlos Viesca Treviño) en el pueblo de Tizicapan, México, y murió en la ciudad de México en 1786. Fue uno de los promotores del Real Seminario de Minería de México, y en 1765 fue designado catedrático de Astrología en la Real y Pontificia Universidad de México. Garrido (2016: 40) señala que "…en su inacabada Descripción histórica y topográfica del valle, las la-

gunas y ciudad de México (1775) en base a los fósiles existentes en la región expuso argumentos frente a la tesis de Buffon según la cual la fauna americana estaba «degenerada» por el clima y era inferior a la del Viejo Mundo".

El paleontólogo alemán **Christian Erich Hermann von Meyer (1801–1869)** publica en 1840 las primeras contribuciones sobre vertebrados del valle de México.

Entre las décadas de 1870 y 1890, el estadounidense **Edward Drinker Cope (1840-1897)** publica varios aportes sobre vertebrados fósiles de México. En 1875, los ingenieros mexicanos Santiago Ramírez y J.N. Cuatáparo estudian y describen un gliptodonte de Tequixquiac, fundando la nueva especie "*Glyptodon mexicanus*" (*Brachyostracum cylindricum = Glyptotherium mexicanum*. Figura 2.2.A).

A **Manuel María Villada** (Manuel María Felipe Neri de la Sangre de Cristo de Villada Peimbert) **(1841–1924;** Figura 2.1. A**)** se debe el primer *Catálogo de la colección de fósiles del Museo Nacional de México*, una obra de 79 páginas publicada en 1897. Del mismo autor son *Apuntes acerca de la fauna fósil del Valle de México* (1903) y *Breves apuntes acerca de la Paleobiología del Valle de México* (1910) entre otros muchos aportes sobre paleobotánica, invertebrados fósiles, botánica, zoología, antropología y geología.

El trabajo paleontológico de **Alfredo Dugès (1826-1910;** Figura 2.1. C**)** es contemporáneo con el de Villada. Cuatro de sus publicaciones se refieren a vertebrados fósiles: *Nota sobre un fósil de Arperos* (1882), *Platygonus alemanii*. *Nobis, fósil cuaternario* (1887), *Felis fósil de San Juan de los Lagos* (1894) y *Un Megaterídeo de los E. U. Mexicanos* (1896). Al respecto señalan Quiroz-Barroso *et al.* (2019: 111): "… su visión de la importancia del registro fósil como complemento en el estudio de aspectos muy diversos de la biología de los animales y como herramienta que permite conocer su historia a través del tiempo geológico. Los cuatro artículos en que describe registros fósiles del Altiplano de México son referencias obligadas para estudiosos de vertebrados del Plioceno y Pleistoceno de México…".

El alemán **Wilhelm Freudenberg (1881-1960)** publicó dos trabajos que reflejan los resultados se sus investigaciones sobre faunas pliocénicas y pleistocénicas de México. Ellas son *Die Säugetierfauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexiko. I. Carnivoren* (1910) [La fauna de mamíferos del Plioceno y Post-Plioceno de México] y *Die Säugetierfauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexiko*. II. Teil; Mastodonten und Elefanten (1922).

En 1926 el paleontólogo alemán **Werner Ernst Martin Janensch (1878-1969)** describió elementos fragmentarios del dinosaurio ceratópsido *Monoclonius*, recolectados en rocas del Cretácico Tardío al oeste del estado de Coahuila. Este es el primer registro de dinosaurios en México (Rodríguez de la Rosa, 2007).

Eliseo Palacios Aguilera (1896-1944) realizó, a comienzos de la década de 1940, trabajos sobre mamíferos pleistocénicos en la zona de La Frailesca, en los municipios de Villaflores y Villa Corzo, Chiapas.

Desde comienzos de la década de 1940, la paleontología mexicana –especialmente la de los invertebrados--, recibe un fuerte impulso a partir de la nacionalización de Petróleos Mexicanos. Este impulso se verá poco después reflejado en las otras ramas paleontológicas.

Carreño y Montellano-Ballestero (2005) proporcionan un resumen sobre la historia de la paleontología mexicana, del cual detallamos algunos aspectos vinculados con los vertebrados fósiles.

AMÉRICA CENTRAL

En los territorios de los países que actualmente conforman la América Central (Guatemala, Belice, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica y Panamá), se reportan los hallazgos de vertebrados fósiles desde la época colonial. A estos antiguos reportes debe sumarse el hecho de que América Central fue el escenario de uno de los eventos paleobiogeográficos más significativos del Cenozoico: el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI, por sus siglas en inglés). Sin embargo, a pesar de que desde tiempos coloniales se verifican los hallazgos de mamíferos fósiles, la investigación paleontológica en el área registra escasos antecedentes previos a finales del siglo XX y al presente siglo. En los últimos años se verifica una intensa tarea de investigación en la que participan tanto investigadores extranjeros como locales.

Durante el período colonial, cuando el actual territorio de Guatemala formaba parte del Virreinato de Nueva España, encontramos a **Francisco Antonio Fuentes y Guzmán (1643-1700)** nacido en la ciudad de Santiago de los Caballeros de Guatemala en una familia de la nobleza criolla. En su obra de 1690 *Recordación florida, discurso historial, demostración material, militar y política del Reino de Guatemala*, hace referencia a huesos gigantes hallados en la región oriental, en el actual departamento de Chiquimula. Garrido (2016), citando a Pelayo (1996), refiere que Fuentes y Guzmán describió una de las primeras excavaciones paleontológicas en el Nuevo Mundo.

Lucas *et al.* (2011) brindan una síntesis sobre el hallazgo de los primeros vertebrados fósiles en América Central descriptos por la ciencia. Señalan allí que en 1858, el geólogo y profesor de la Universidad de California en Berkeley, **Joseph Le Conte (1823-1901)** publicó un informe científico sobre mamíferos fósiles procedentes de un sitio ubicado en el antiguo poblado de Tambla (actualmente Humuya), Honduras. En 1859, el periodista y arqueólogo estadounidense **Ephraim George Squier (1821-1888)** mencionó estos mismos fósiles, ilustró alguno de ellos y proporcionó datos precisos sobre la ubicación del yacimiento (Figura 2.2.B) . Posteriormente, el paleontólogo estadounidense **Joseph Leidy (1823-1891)** describió un molar de mastodonte procedente del mismo sitio al que denominó *Mastodon ohioticus.* En su obra *Proboscidea Volume I: Moeritheroidea Deinotheroidea, Mastodontoidea* (publicada en 1936) **Henry Fairfield Osborn (1857-1935)** lo refirió como *Rhynchotherium*. En 1886 Leidy describe restos de toxodonte (*Mixotoxodon*) procedentes de El Bosque, Departamento Estelí, Nicaragua.

En 1941, los paleontólogos estadounidenses **Everett Claire Olson (1910-1993)** y **Paul Orman MacGrew (1909-1983)** dan a conocer un pequeño conjunto de mamíferos del Plioceno inferior del Valle de Mejocote, en las proximidades de Gracias, Honduras.

El paleontólogo estadounidense **Ruben Arthur Stirton (1901-1966)** participó entre 1925 y 1927 de una expedición a El Salvador, país al que regresó a comienzos de la década de 1940. En colaboración con **William Kelso Gealey (1918-1993)** publica en 1949 *Reconnaissance geology and vertebrate paleontology of El Salvador*, donde dan a conocer faunas de mamíferos atribuidas al Plioceno o Pleistoceno temprano en el río Chula, cerca del poblado de Tovos, así como en el sitio Cantera Hormiguero, departamento San Miguel, atribuido al Pleistoceno tardío. Estos autores señalan que en El Salvador "…records 20 localities from 8 of the 14 departments... Five of these finds were made in the Departamento de Usulután" (Stirton y Gealey, 1949:1747).

COLOMBIA

Alexander von Humboldt (1769-1859) recogió durante su viaje de 1799 a 1804 numerosos invertebrados fósiles que fueron estudiados en la década de 1830 por **Leopold von Buch (1774-1853)**, quien definió el Cretácico de Colombia.

Tulio Ospina Vásquez (1857-1921; Figura 2.1.D**)**, en *Reseña Geológica de Antioquía* (segunda edición, 1939) refiere que "…en el Terciario del Chocó, la determinación la hice tanto por los fósiles que yo mismo recogí en los Llanos de Curazamba, y en la Cerrazón de Quiparadó, y que consisten en dientes de tiburón (Carcharis Megalodon)…" (Ospina, 1939: 48). El mismo autor expresa que en "…bajo Magdalena y en los Llanos de Oriente, la edad está determinada por el hallazgo de restos de *Mastodonte* en Magangué, y de *Megatherium* en la prolongación del terreno de los Llanos a Venezuela" (Ospina, 1939:55) "En el mismo riachuelo de San Mateo, (…) he recogido dientes del mismo caballo (…), *Equs Andium* [*Equus andium*] de Branco (…)" (Ospina, 1939:56). (Ospina, 1939:56).

Santiago Cortés Sarmiento (1854-1924), en un informe mecanografiado, sin fecha, titulado *Paleontología de Colombia* cita: "Hay en los Andes de Bogotá, en las areniscas cretácicas, huellas de pisadas de dinosaurios y de grandes mamíferos. En el Terciario, en el horizonte del Megalonix se han encontrado megateridios y otros vertebrados como caballos y mastodontes" (Cortés, s/f: 14).

Gerardo Botero Arango (1911-1986), en su *Bosquejo de Paleontología Colombiana* (segunda edición, 1937) refiere que Cortés menciona la presencia de numerosos xenartros fósiles en los altiplanos de la Cordillera Oriental, además de équidos, camélidos y mastodontes en Cocuy, Mosquera y Guasca, así como en Antioquía y Bolivar en la Cordillera Central.

El geólogo y paleontólogo español **José Royo Gómez (1895-1961)** estuvo activo en Colombia entre los años 1939 y 1951. Algunos de sus aportes sobre vertebrados fósiles son *Filogenia de los caballos americanos* (1941), *Los vertebrados del Terciario continental colombiano* (1946) y *Fósiles del Departamento de Boyacá* (1947). Fue miembro fundador del Museo Geológico de Colombia que actualmente lleva su nombre.

VENEZUELA

El naturalista alemán **Hermann Karsten (1817-1908)** realizó una exploración de 12 años (1844-1856) en los territorios de Ecuador, Colombia y Venezuela que cristalizó, entre otras, en colecciones de invertebrados –estudiados por el mismo Karsten--, y vertebrados fósiles. Estos últimos, procedentes de los actuales territorios de Colombia y Venezuela, permanecieron sin estudiar en el Museo de Historia Natural de Berlín. En 2016, Carrillo Briceño y colaboradores, realizaron una una minuciosa revisión de estos materiales que incluyen una notable diversidad de mamíferos fósiles y determinaron sus procedencias.

Casi contemporáneamente a la labor de Karsten se desarrolló la de otro alemán, **Adolf Ernst (1832-1899)**, quien en 1875 se convirtió en el artífice de la creación del Museo de Ciencias, del que fu su primer director. Este museo reunió significativas colecciones de ciencias naturales, incluyendo las paleontológicas.

Un párrafo especial merece el hermano **Nectario María (1888-1986)** del Instituto La Salle, que debe considerarse como pionero en la investigación paleontológica venezolana. Realizó importantes excavaciones para la recuperación de restos de mamíferos fósiles en San Miguel de Barquisimeto (Estado de Lara). En 1922 junto al hermano Esteban

Basilio fundó el Museo de Ciencias Naturales La Salle en la citada localidad. **George Gaylord Simpson (1902-1984)**, quien en la década de 1930 había estado en Venezuela, participó de las excavaciones del hermano Nectario María. En 1951, a través de un acuerdo entre el Instituto de Geología venezolano y el American Museum of Natural History, Simpson –entonces director del Departamento de Paleontología del citado Museo--, viajó nuevamente a Venezuela con el fin de desarrollar la investigación paleontológica.

En 1947 **Erimar von der Osten**, curador de paleontología de vertebrados del Museo de Ciencias Naturales La Salle publica *Resumen de la paleontología vertebrada de Venezuela*, editado en las Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle. En este artículo, resume los hallazgos de vertebrados fósiles que fueron publicados, enunciando los mismos por grandes grupos sistemáticos y en orden cronológico. Los peces fósiles son muy frecuentes y según el autor el primer hallazgo remite a una carta de un tal Dr. Vargas remitida a su amigo Cruz Limardo en agosto de 1838; allí refiere el hallazgo de peces en la Quebrada de Carora en el Estado Lara. Contrariamente, los restos de reptiles son muy escasos y los primeros reportes remiten a una nota producida por **William Elgin Swinton (1900-1994)** en 1928; allí hace referencia a restos reptilianos recuperados al sur de El Mene, Distrito Buchivacoa, Estado Falcón. Con referencia a los abundantes restos de mamíferos fósiles, los primeros datos remontan a Alexander von Humboldt quien en sus diarios de viaje refiere a fémures de proboscídeos (mastodontes) hallados en la Quebrada de San Jacinto, cerca de Cumanacoa. Señala también Osten, que en 1838 el médico **José María Vargas (1786-1854)** hizo mención al hallazgo de unos huesos fósiles supuestamente de mastodontes o de Megatheriidae en Barbacoas, Lara, y en San Juan de los Morros, Guárico.

La primera información sobre vertebrados fósiles en la región de Urumaco está registrada, a comienzos de la década de 1950, en los mapas geológicos de la *Texas Petroleum Company*, donde se señalada una "*Tortoise bed*" en el tope de la Formación Urumaco (Linares, 2004).

ECUADOR

La expedición de **Charles Marie de La Condamine (1701-1774)** al Virreinato del Perú (1735-1744), tuvo como objetivo primordial medir un arco del meridiano terrestre. En esa expedición figuraron como científicos los guardiamarinas españoles **Jorge Juan y Santacillia (1713-1773**) y **Antonio de Ulloa y de la Torre-Giral (1716-1795)**, y el francés **Joseph de Jussieu (1704-1779)**. Jorge Juan y Antonio de Ulloa enviaron muestras de flora, fauna, minerales y fósiles y citaron en *Relación histórica del viage a la América meridional* (1748) una serie de observaciones sobre las "petrificaciones" de estructuras vegetales cerca de Quito. Antonio de Ulloa volvió a las colonias como gobernador de Huancavelica y superintendente de sus minas de mercurio, entre los años 1758 y 1763. Describió diversos fósiles (maderas y conchas petrificadas) en sus *Noticias americanas* (1771), relacionándolas con el Diluvio y cambios climáticos sucedidos en la antigüedad.

El Padre **Juan de Velasco** (1727-1792), en su *Historia Natural del Ecuador* (1788), se refiere a la presencia en varias localidades de huesos gigantescos enterrados en diferentes niveles del suelo, los mismos que habrían engendrado las leyendas de gigantes y extraños seres que poblaron el territorio en épocas pasadas (Román Carrión, 2011).

En 1802 **Alexander von Humboldt** llegó hasta la quebrada de Chalán, en donde pudo

observar la abundancia de huesos fósiles, lo que le indujo a decir que "será la Meca de los sabios del porvenir" (citado por Reinoso Hermida, 1974).

Ya en el período independiente, el alemán **Andreas Wagner (1797-1861)** da a conocer el primer estudio detallado de los fósiles del Ecuador en su obra de 1860 *Über fossile Säugthierknochen am Chimborasso* (*Sobre huesos fósiles de mamíferos en el Chimborazo*) (Montellano-Ballesteros y Román-Carrión, 2011). **Manuel Villavicencio (1804-1871)** se convierte en 1864 en el primer ecuatoriano en mencionar los fósiles por él colectados en dos importantes yacimientos paleontológicos de Ecuador: Punín – Chimborazo y Alangasí – Pichincha. En estos mismos yacimientos **Wilhelm Reiss (1838-1908)** y **Alphons Stübel (1835-1904)** coleccionaron fósiles para el Museo Mineralógico de la Universidad de Berlín; estos geólogos visitaron Colombia y Ecuador entre 1868 y 1874.

Franz Theodor Wolf (1841-1924; Figura 2.1.B), profesor de Geología y de Mineralogía en la Escuela Politécnica Nacional de Quito desde su fundación en 1870, realizó en 1875 estudios geológicos en los yacimientos paleontológicos de Punín y Alangasí; entre sus obras se destaca su *Geografía y Geología del Ecuador* (1892).

El alemán **Carl Wilhelm Franz von Branca (¿-1928)**, también conocido como Wilhelm Branco, publica en 1883 su obra clásica *Uber eine fossile Säugethier-Fauna von Punin bei Riobamba in Ecuador (Acerca de una fauna de mamíferos fósiles de Punin cerca de Riobamba en Ecuador*), en la que realiza una descripción detallada de varias especies de mamíferos fósiles presentes en ese yacimiento; este aporte se basa en parte en la colección de Reiss y Stübel.

En 1894, el sacerdote **Juan Félix Proaño (1850-1938)** excavó un esqueleto prácticamente completo de un mastodonte en la quebrada de Chalán, cercanías de la ciudad de Riobamba – Chimborazo; el esqueleto fue trasladado a la Universidad Central en Quito, donde se perdió luego de un gran incendio (Aucancela Chimbolema, 2018). Tiempo después, la Quebrada de Chalán recibió la atención de científicos como Spillmann y especialmente del paleontólogo francés **Robert Hoffstetter (1908-1999)**, quien había llegado a Ecuador en 1946; gran parte de su notable obra *Les mammifères pléistocènes de la République de l'Equateur* (1952) se basó en los materiales provenientes de esta quebrada (véase también Román Carrión, 2010).

En 1922, el paleontólogo estadounidense **Harold Elmer Anthony (1890-1970)** –que trabajó en varias regiones de América Central y del norte de América del Sur--, describió a *Drytomomys aequatorialis,* un roedor dinómido del valle de Nabón, al sur de la ciudad de Cuenca.

En 1927, el geólogo británico **Errol Ivor White (1901-1985)** describe la especie de pez *Carrionellus diumortuus*, un ciprinodóntido Orestiini, procedente del Mioceno temprano del valle de Loja.

En 1928 el austríaco **Franz Spillmann (1901-1988)** exhumó en la región de Alangasí, el esqueleto casi completo de un mastodonte que fue llevado a la Universidad Central; los restos estaban asociados a industria humana (Reinoso Hermida, 1974). Spillmann trabajó en Ecuador a cargo del gabinete científico de la Universidad Central de Ecuador (1927 a 1937) y como profesor en la citada universidad desde 1938 a 1942.

En Ecuador, una de las instituciones pioneras es la Escuela Politécnica Nacional con su Instituto de Ciencias Biológicas donde se encuentra la primera colección científica de paleontología del país. El Museo de Historia Natural "Gustavo Orcés V." cuenta con

la más importante colección de fósiles del Ecuador, en la cual están depositados los colectados por Humboldt, Theodor Wolf, Walther Sauer, Franz Spillmann y Robert Hoffstetter (Aucancela Chimbolema, 2018).

PERÚ

El actual territorio del Perú registra una extensa información sobre el registro paleontológico desde el período colonial, especialmente vinculada con el hallazgo y estudio de invertebrados fósiles (Rey Clarke, 2015).

El italiano **Antonio Raimondi (1824-1890)**, radicado en Perú a partir de 1850, dejó una obra trascendente: *El Perú*, la que fue editada en seis tomos entre 1875 y 1913. El Tomo VI de la serie se tituló *Paleontología Peruana* y estuvo a cargo de Carlos Lissón, presentándose allí los resultados del análisis de parte de la colección de fósiles de Raimondi. El progreso de la minería en esos años, despertó en el país el interés acerca de la constitución geológica del Perú que a través de los constantes esfuerzos de Carlos I. Lissón y **Jorge Broggi (1888-1966)** llevaron el año 1924 a la fundación de la Sociedad Geológica del Perú, y el año 1926, a formar la Comisión para la confección del Primer Mapa Paleontológico del Perú. (Chacaltana, 2018).

El geólogo y paleontólogo alemán **Gustav Steinmann** (Johann Heinrich Conrad Gottfried Gustav Steinmann) **(1856-1929**; Figura 2.4. A) contribuye de manera decisiva con su *Geologie von Peru* (1929). Esta obra—base para entender los fundamentos de la geología y la paleontología peruana--, incluye aportes de **Richard Stappenbeck (1880-1963)**, **August Heinrich Sieberg (1875-1945)** y de **Carlos Ismael Lissón (1868-1947)** en diversos aspectos de las Ciencias de la Tierra. Igualmente, encontramos notables naturalistas peruanos entre finales del S. XIX y primera mitad el S. XX, tales como el citado Carlos I. Lissón, **José Balta (1866-1939)**, **J. Bravo**, **Bernardo Boit Gaillour (1890-¿)** y **Rosalvina Rivera (1914-2011)** (Tapia y Apolín, 2014).

Franz Spillmann viajó a Perú en 1948, desempeñándose entonces como profesor de Geología Histórica y Micropaleontología. En la región selvática del río Utoquinéa, afluente del Alto Ucayali, descubrió una variada fauna de vertebrados, incluyendo mamíferos, reptiles y peces, a lo que debe sumarse el hallazgo de la mandíbula de un enorme caimán en Quebrada Grasa, sobre el río Inuya, también afluente del Ucayali. Parte de estos materiales fueron descriptos en su obra *Contribución a la paleontología del Perú: una mamifauna fósil de la región del Río Ucayali* (1949).

Robert Hoffstetter en su publicación *Vertebrados cenozoicos y mamíferos cretácicos del Perú* manifiesta "Los estudios relativos a los vertebrados fósiles del Perú son todavía muy fragmentarios, de manera que es aún imposible formarse una idea sintética del conjunto. Sin embargo, algunos datos presentan un interés notable y varios yacimientos se revelan muy prometedores. Se puede asegurar que, para la paleontología de vertebrados, el Perú representa un campo de estudio privilegiado" (Hoffstetter, 1973: 971).

BOLIVIA

Diego D'Avalos y Figueroa (ca. 1550-ca. 1608), en la primera parte de su Miscelánea Austral publicada en Lima en 1602, refiere la presencia de huesos de gigantes hallados en los alrededores de Tarija. Una explicación sobre el origen de estos huesos gigantes –no relacionada con una "raza de gigantes racionales--, se encuentra en el periódico *Telégrafo Mercantil Rural, Político, Económico, e*

Historiógrafo del Río de la Plata del 15 de agosto de 1802. Bajo el título *Fenómeno*, se da una explicación al tamaño agigantado de los huesos hallados en esa localidad: "El terreno de la Villa de Tarija, tiene la virtud de acrecentar excesivamente los huesos. Enterrado un cadáver de regular estatura, si se saca después de algún tiempo se encuentran los huesos sumamente crecidos, por lo cual están algunos creídos que en aquella tierra hubo Gigantes y bajo este propio concepto D. Matías Baulen, vecino de dicha Villa, y natural de Canarias, llevó a Lima el año de 768 un esqueleto en 4 cajones grandes, que le presentó al Exmo. Señor Virrey de aquel Reino D. Manuel de Amat, y obtuvo en premio el Corregimiento del Cuzco. Pero examinados bien por varios facultativos, es visto que tales Gigantes nunca los produjeron estos países, y que la magnitud de los huesos proviene de que aquella tierra tiene la secreta virtud de dilatarlos y engrosarlos hasta aquel grado en que conservan su intrínseca sustancia, pues acabada ésta, como ya no tiene en que obrarla de la tierra, se reducen en polvo".

Según Suárez Riglos *et al.* (2018), el destacado naturalista francés, especialista en invertebrados y foraminíferos actuales y fósiles **Alcide Dessalines d'Orbigny (1802-1857)** fue invitado a visitar Bolivia por el Mariscal Andrés de Santa Cruz. De esta visita resultó importante información incluida en la obra *Voyage dans l'Amérique Méridionale*, cuyos 9 volúmenes se publicaron entre 1834 y 1847; la parte dedicada a aspectos paleontológicos se encuentra en la sección cuarta del tercer volumen, publicado en 1842. Con referencia a Tarija, dice allí d'Orbigny: *"J'étais à Santa-Cruz de la Sierra…lorsque M. Mat son y arriva de Tarija, apportant beaucoup d'ossemens, qu'il m'assurait appartenir à des géans. Je reconnus de suite, parmi ceux qu'il e présentait, une belle mâchoire inférieure de mastodonte et un grand nombre de molaires. J'obtins de ce voyageur la per mission de dessiner cespièces importantes, qui, depuis 1838, figurent dans les planches de la partie paléontologique de mon voyage. Il n'y a donc plus à douter qu'il n'existe à Tarija beaucoup d'ossemens fossils"* (d'Orbigny, 1842: 12) [Estuve en Santa-Cruz de la Sierra…cuando el Sr.Matson llegó desde Tarija, trayendo muchos huesos, que él me aseguró que pertenecía a los gigantes. Reconocí de inmediato, entre los que él me presentó una hermosa mandíbula inferior de mastodonte y una gran cantidad de molares. Obtuve permiso de este viajero para dibujar estas importantes piezas, que, desde 1838, aparecen en las láminas de la sección Paleontología de mi viaje. Por tanto, ya no hay ninguna duda de que existen en Tarija muchos huesos fósiles].

Siempre con relación a d'Orbigny, Suárez Riglos *et al.* (2018) señalan que "Marshall y Hoffstetter relatan la pérdida, por naufragio, de una colección de huesos fósiles del Río Grande (Santa Cruz), en una barranca cercana al límite Beni con Santa Cruz" (Suárez Riglos *et al.*, 2018:10).

La primera colección de vertebrados fósiles de Tarija la realiza **Hugh Algernon Weddell (1819-1877),** como integrante de la expedición de **François-Louis de Laporte**, conde de Castelnau **(1812-1880)** realizada entre 1843 y 1847. Esta colección fue estudiada por **Paul Gervais (1816-1879)** en 1855 y por **Henri Gervais (1845-1915)** y **Florentino Ameghino (1853-1911;** con relación al año de nacimiento véase Boscaini *et al.*, 2021) en 1880.

La *Mission Scientifique en Amérique du Sud* de 1903 del marqués de Courtivron, **Georges de Créqui-Montford (1877-1966)** y **Eugène Sénéchal de La Grange**, realizó numerosas observaciones en los de los Andes Centrales de Perú, Chile, Bolivia y la Argentina. Si bien no coleccionaron fósiles en Bolivia, compra-

ron una excelente colección procedente de Tarija luego donada al Museo de Historia Natural de París. Esta colección fue publicada en 1920 por **Marcellin Boule (1861-1942)** con la colaboración de **Armand Thevenin (1870-1918)** en la monografía *Mammifères fossiles de Tarija* (véase Figueroa *et al.*, 2013).

En 1949, Robert Hoffstetter visita Bolivia por primera vez; a sus trabajos de campo y estudios de laboratorio se deben –entre otros--,el conocimiento de la fauna oligocena de Salla- Luribay.

BRASIL

El naturalista francés **Aimé Jacques Alexandre Goujaud Bonpland (1773-1858)** acompañó a Humboldt en su travesía americana, realizada entre los años 1799 y 1804, junto a él adquirió conocimientos sobre las Ciencias de la Tierra y compartieron el modo sobre cómo observar la naturaleza. Bonpland era un médico francés, quien estaba dedicado a la botánica sistemática y aplicada. Luego de pasar nueve años en cautiverio en tierras paraguayas, en 1831 se dirigió a Río Grande do Sul y estuvo deambulando por el sur de Brasil.

También recorrió el sur de Brasil, junto con los llanos de Paraguay y el Río de la Plata, el militar y explorador naturalista **Félix de Azara (1746-1821)**, quien viajó con la misión de contribuir a la demarcación de las posesiones españolas, entonces en litigio con Portugal. Durante sus viajes realizó numerosas observaciones geográficas, geológicas, botánicas, zoológicas y etnográficas que dio a conocer en distintas publicaciones.

El Padre **Manuel Ayres de Cazal (después de 1750-antes de 1850)** fue un destacado geógrafo portugués. Se dedicó al estudio geográfico y exploración del Brasil, por lo que es llamado "el padre de la geografía brasileña". Sus publicaciones fueron valoradas por Alexander von Humboldt en *Geografía Brasílica* (1817), donde hizo referencia a las colecciones de mamíferos pleistocenos de Brasil (di Pasquo *et al.*, 2008).

En los últimos 50 años de su vida, el naturalista danés, **Peter Wilhem Lund (1801-1880)** realizó viajes por diversas regiones brasileñas, coleccionando gran cantidad de mamíferos pleistocenos, por lo que es considerado el padre de la Paleontología brasileña. A él se deben las primeras citas de caballos fósiles del Brasil (Lund, 1840, 1842, 1846). La primera pieza que describió y figuró consistió en un metacarpo, encontrado en una gruta de la región cárstica de Lagoa Santa (Estado de Minas Gerais). Los materiales coleccionados por Lund fueron enviados a Dinamarca (Alberdi *et al.*, 2003).

De 1836 a 1841, **George Gardner (1812-1849)**, quien fue un médico y botánico británico, estuvo en Brasil. Allí se dedicó, principalmente, a recolectar plantas que llevó a Inglaterra. Durante los años 1838-1839 recorrió la provincia de Ceará recolectando peces fósiles.

François-Louis de Laporte, conde de Castelnau, entre 1843-1847 cruzó desde Brasil a Perú hallando restos fósiles de mamíferos que fueron estudiados por Paul Gervais (véase lo expresado con relación a Bolivia).

En 1863, **Silvia Coutinho** descubrió el Paleozoico fosilífero del río Tapajóz (Camacho, 1966).

Una etapa fundamental en la Geología y Paleontología del Brasil se inició en 1865, con la expedición del naturalista suizo **Luis Agassiz (1807-1873)**, un expedicionario incansable, agudo observador y crítico de las teorías evolucionistas de moda en su época (y en la actual), las cuales en ningún momento aceptó. Entre 1819 y 1820, dos conocidos na-

turalistas, J. B. Spix y C. P. Martius, realizan una expedición a Brasil durante la cual recopilan, entre otras, una colección de peces de agua dulce procedentes principalmente del Amazonas. Con la publicación de este trabajo, Agassiz despertó la atención del gran naturalista francés Cuvier, quien le entregó su colección de peces fósiles, la que incluyó en su obra *Recherches sur les poissons fossiles* en cinco volúmenes (1833-1843). En su expedición a Brasil, llevó como geólogo al canadiense **Charles Frederick Hartt (1840-1877)**, quien dos años más tarde, tras realizar un nuevo viaje publicó su *Geología e geografía física do Brasil* (1870). Hartt ideó la Comisión Geológica del Imperio, junto a **Orville Adalbert Derby** (1851–1915), uno de sus estudiantes, reconocieron sedimentos devónicos y carboníferos en el valle del Amazonas y recolectaron gran cantidad de fósiles de diversas edades. Este último, años más tarde se convirtió en el Director del Servicio Geológico y Mineralógico de Brasil. Tras la muerte de Hartt, las exploraciones fueron continuadas por Derby y como resultado de ellas surgieron las monografías paleontológicas de Charles A. White (1887), R. Rathbun (1878), E.D. Cope (1883) y de John M. Clarke (1885-1913), sobre los fósiles paleozoicos y terciarios del Amazonas inferior.

El médico y naturalista alemán, **Hermann von Ihering (1850-1930)**, quien fue profesor de zoología en Leipzig, viajó a Brasil en 1880, para realizar investigación científica para el gobierno Imperial. Trabajó con invertebrados cenozoicos y se ocupó también del origen y de las relaciones paleobiogeográficas de las faunas de moluscos fósiles y vivientes del Brasil y la Argentina. Fue el fundador y primer director del Museo Paulista, en São Paulo en 1894. En 1922 convocó al también paleontólogo aleman **Friedrich von Huene (1875-1969)**, para hacer las primeras descripciones de reptiles fósiles del Grupo Baurú.

El reconocido paleontólogo inglés, **Arthur Smith Woodward (1864-1944)**, se dedicó al estudio de los peces fósiles; publicó muchos trabajos científicos sobre los peces fósiles de Brasil, describiendo 14 nuevas especies (Brito & Richter, 2016).

El brasilero recibido de geólogo en la Universidad de Oklahoma, **Llewellyn Ivor Price (1905-1980)**, se doctoró orientado por **Alfred Sherwood Romer (1894-1973)** especializándose en paleontología de vertebrados. Publicó más de 50 trabajos científicos sobre paleontología y estratigrafía de Brasil, que contribuyeron al desarrollo de la paleontología de Brasil y el mundo; fue quien descubrió el fósil de *Staurikosaurus pricei*, el primer dinosaurio de Brasil (Cassab & de Melo, 2016).

Carlos de Paula Couto (1910-1982; Figura 2.4. C) es uno de los nombres más destacados en la paleontología brasileña del siglo XX. Se destacó por su trabajo en paleontología de mamíferos al que dedicó numerosos artículos científicos y un Tratado de Paleomastozoología (1979). En varias expediciones por Brasil, recolectó fósiles que hoy componen la colección del Museo Nacional de la Universidad Federal de Río de Janeiro, donde trabajó una buena parte de su vida. Fue el responsable de rescatar el trabajo de paleontólogo danés Peter Wilhelm Lund al que tradujo e incluyó en sus *Memorias sobre a paleontologia brasileira. Revistas e comentadas por Carlos de Paula Couto* (1950).

PARAGUAY

Roberto Beder (1885-1939) publicó *Sobre un hallazgo de fósiles pérmicos en Villarrica* (1923) donde menciona restos bien preservados de un mesosaurio provenientes de una

cantera ubicada a unos 2 km al noroeste de Villarrica.

El francés **Jehan A. Vellard (1901-1996)** realiza entre 1931 y 1932 --en las vísperas de la Guerra del Chaco--, un viaje al Paraguay. En la publicación de 1934 *Sur quelques fossiles du Paraguay* [Sobre algunos fósiles de Paraguay] hace referencia al registro de vertebrados fósiles en las orillas del río Paraguay así como en proximidades de la localidad de Trinidad, al noreste de Asunción

En la primera mitad del siglo XX **Arnaldo de Winkelried Bertoni (1878-1973)** representa a una de las figuras más destacadas de la ciencia en Paraguay. Entre sus numerosas publicaciones, se encuentran aportes sobre la paleontología de los vertebrados. Publica en 1925 *Mamíferos nuevos para el Paraguay. El Toxodon del Pilcomayo. Felis (Catopuma) bracata Cope. Conepatus suffocans III -Dyaguaré. El albinismo en el Aguará-chaí (Canis brasilensis Schinz)*, en 1928 *Noticias Paleontológicas. La Macrauchenia en el Paraguay*, en 1931 *El gliptodonte del Pilcomayo* (*Glyptodon clavipes Ow*.).

URUGUAY

Los fósiles recolectados por el explorador prusiano Alexander von Humboldt durante su expedición por América dieron inicio a la Paleontología sudamericana. Como ya señalamos**, Bonpland** acompañó a Humboldt en su travesía americana. Recolectó invertebrados, huesos de mamíferos y maderas petrificadas y aunque la mayoría de sus hallazgos no se publicaron, una parte de sus colecciones se conservó en el Muséum National d''Histoire Naturelle de París desde 1837 (Ottone, 2002).

El presbítero **Dámaso Antonio Larrañaga (1771-1848**; Figura 2.4. B**)**, quien es considerado como el primer naturalista del Virreinato del Río de la Plata, el mismo que llegó a ser admitido como miembro de la Sociedad de Historia Natural de París. En 1814 halló fósiles de mamíferos, entre los que se encontraba material, que posteriormente serían identificados como pertenecientes a un gliptodonte (Figura 2.2. C), cuya descripción fue recogida por Cuvier (Mones, 1998). En 1819 realizó el primer estudio geológico, estratigráfico y paleontológico anticipándose en varias décadas a sus seguidores rioplatenses (Ramos, 2020).

Por el año 1826, el Museo de Historia Natural de París envió a América del Sur a **d'Orbigny**, con el objetivo de enriquecer las colecciones de la citada institución. El recorrido de este periplo incluyó Uruguay, la Argentina, Brasil, Chile, Bolivia y Perú.

Otro naturalista que hizo escala en Uruguay junto a otros países de América del Sur (Argentina, Brasil, Chile y Perú), fue **Charles Robert Darwin**. El naturalista inglés, a finales del año 1831, partió de Inglaterra en el navío H. M. S. *Beagle* comandado por el capitán Robert Fitz Roy. En Uruguay hizo observaciones de rocas que le permitieron concluir que estas últimas eran similares a las de las sierras Tandilia y Ventania de la región Pampeana argentina. Sobre las orillas del arroyo Sarandí, afluente del río Negro, descubrió el cráneo incompleto de un *Toxodon*.

En 1876, **Florentino Ameghino** lleva a cabo una excursión en Uruguay, la que da lugar en 1877 a la publicación de *Noticias sobre antigüedades indias en la banda oriental*, donde además de ilustrar y describir objetos arqueológicos líticos, hace referencia a los depósitos marinos recientes relacionándolos con "…los que se encuentran en la provincia de Buenos Aires, particularmente en Belgrano y en Puente Chico cerca de Quilmes…" (Ameghino, 1877: 7).

Como consecuencia de los acontecimien-

tos de 1930 en el Museo nacional (ver más adelante) **Lucas Kraglievich** (1886–1932) migró a Montevideo, donde se instaló en enero de 1931. En 1927 ya había estado en ese país como integrante de una Comisión de Estudios Uruguayo-Argentina, oportunidad en la que realizó interesantes observaciones geológicas y paleontológicas que dieron lugar, en 1928, a la publicación *Apuntes para la geología y la paleontología de la República Oriental del Uruguay*. En sus viajes por el Uruguay, Kraglievich contó con la compañía del ingeniero uruguayo –arqueólogo y paleontólogo aficionado--, Mario Fontana Company. Kraglievich regresó a Buenos Aires poco antes de su muerte, en 1932.

En la primera mitad del siglo XX se destacó el paleontólogo y arqueólogo autodidacta **Francisco Lucas Roselli (1902-1987)**, quien en 1932 fundó la "Sociedad Amigos de las Ciencias naturales Kraglievich - Fontana". Entre sus obras se destaca *Apuntes de Geología y Paleontología uruguayas y sobre insectos del Cretáceo del Uruguay o descubrimientos de admirables instintos constructivos de esa época* (1938). Donó su vasta colección para fundar el Museo Municipal de Nueva Palmira, el 2 de octubre de 1984, museo del que fue director sus últimos tres años de vida. Actualmente el museo lleva su nombre.

Otro destacado paleontólogo uruguayo fue **Rodolfo Mendez Alzola (1907-1981)**, quien realizó su tesis doctoral en 1933 con el tema *El Smilodón Bonaërensis, Muñiz: estudio osteológico y osteométrico del gran tigre fósil de la Pampa comparado con otros félidos actuales y fósiles*.

Alfredo Figueiras (1915-1991) se dedicó fundamentalmente al estudio de los moluscos fósiles y actuales, aunque también incursionó en otros temas paleontológicos como *A geo-paleontological synthesis of the Gondwana formations in Uruguay* (1981, en colaboración con A. Mones).

CHILE

Los primeros fósiles colectados en territorio chileno fueron registrados en la expedición Heuland (1795-1800), constituida por los hermanos **Cristián y Conrad Heuland**. La expedición fundamentalmente mineralógica, fue la única que llevó a cabo la corona española en los virreinatos . El recorrido se realizó principalmente en tierras chilenas, donde se han documentado los primeros yacimientos paleontológicos y se hallaron fósiles de moluscos, crustáceos, cetáceos y maderas; los últimos años del viaje fueron en Bolivia y Perú, pero de estos no se conservaron datos (Montero & Diéguez, 1998).

Alcide d'Orbigny y Charles Darwin también recorrieron tierras chilenas. Darwin lo hizo en el sur, donde halló fósiles cretácicos en el Monte Tarn (península Brunswick) y siguió la costa hasta Valparaíso; desde allí, en 1835, cruzó los Andes hasta Mendoza (Argentina), regresando luego a Chile. Durante este recorrido fue trazando la geología apoyado en las muestras petrográficas y los fósiles colectados (di Pasquo *et al.*, 2008).

Si bien no trabajó sobre vertebrados fósiles, en este apartado debe mencionarse al polaco **Ignacio Domeyko (1802-1889)**, una figura destacada de las ciencias de la tierra en Chile. En 1838 fue contratado para enseñar mineralogía en Coquimbo; terminado su contrato es invitado a incorporarse a la Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas de la Universidad de Chile, de la cual fue uno de los fundadores (Hervé y Charrier (2016). Recorrió la cordillera andina recolectando fósiles que fueron descriptos por M. Bayle y H. Coquand en *Memoire sur les fossiles secondaires recuillis dans le Chili, par M. Ignace Domeyko* (1851) [Memoria sobre fósiles secundarios recolectados en Chile, por M. Ignace Domeyko].

Rodolfo Amando Philippi (1808-1904), alemán, fue uno de los primeros en mencionar vertebrados fósiles en el Cretácico de la Formación Quiriquina en las cercanías de Concepción; es autor además de importantes obras como *Fósiles Terciarios y Cuartarios de Chile* (1887) y *Los Fósiles Secundarios de Chile* (1899). El francés **Claude Gay (1800-1873)** llegó a Chile contratado por el gobierno en 1828. Fue el fundador del Museo Nacional de Historia Natural de Chile (di Pasquo *et al*., 2008); en su obra *Historia Física y Política de Chile" (*1844-1871) también hace referencia al yacimiento de Quiriquina

El ya mencionado geólogo y paleontólogo alemán Gustav Steinmann realizó viajes preliminares por Sudamérica, en los años 1882-1884, 1903-1904 y 1908, recorriendo Chile, Bolivia, Perú y la Argentina; estas travesías motivaron la obra *Beiträge zur Geologie und Paleontologie von Südamerika* [Contribuciones a la geología y paleontología de América del Sur] (1893-1925; di Pasquo *et al*., 2008). Steinmann definió, en 1895, el Piso de Navidad (centro-sur de Chile), actualmente considerado Formación Navidad (ver Encinas *et al*., 2009), que había sido descripto en 1846 por Darwin.

El alemán **Walter Wetzel (1887-1978)** con su obra *Die Quiriquina-Schichten als Sediment und Paläontologischen Archiv* [Los estratos de Quiriquina como sedimento y archivo paleontológico] (1930), fue otro de los paleontólogos que trabajó sobre los vertebrados del Cretácico de Quiriquina.

El inglés **Richard Edward Latcham (1869-1943)**, se radicó en Chile en 1888 y poco después desarrolló una extensa labor en el campo de la etnografía. Entre 1928 y 1943 estuvo al frente del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago. En 1929 publica *Los mastodontes chilenos,* un trabajo clásico sobre esta temática.

El uruguayo **Carlos Oliver Schneider (1899-1949)** desarrolló tareas de investigación y administración en el Museo de Concepción, a partir de 1919, primero como conservador y encargado de la sección historia natural y posteriormente como director del museo desde 1925 hasta 1949. Dedicó varias publicaciones a la paleontología de los vertebrados, tales como *Contribución a la paleontología chilena. Sobre el Equus curvidens* (1919*), Las condiciones biológicas de la fauna vertebrada de Chile en la era cenozoica* (1927), *La distribución geográfica de los mastodontes en Chile* (1929), *Datos preliminares sobre el hallazgo de restos de sauroterigios en los alrededores de Concepción* (1936).

El chileno **Humberto Fuenzalida Villegas (1904-1966)**, quien dirigió el Museo Nacional de Historia Natural entre 1948 y 1964, también incursionó en la paleontología de los vertebrados; una de sus publicaciones sobre el tema es *Noticia sobre los fósiles encontrados en la Hacienda Chacabuco, en abril de 1929* (1936).

ARGENTINA

Tal como ocurrió en otras partes del Nuevo Mundo, los hallazgos de vertebrados fósiles de gran tamaño durante este período fueron adjudicados a una antigua raza de humanos gigantes. Tardíamente (1802), una hipótesis alternativa atribuía la presencia de estos enormes restos óseos a la capacidad que poseen ciertos terrenos de "acrecentar excesivamente los huesos" (Pasquali y Tonni, 2008). En el actual territorio de la República Argentina, el jesuita **Thomas Falkner (1702-1784)** descubre a orillas del río Carcarañá (Santa Fe) en 1760, los primeros restos de un gliptodonte (Figura 2.3. A). En enero de 1776 el capitán **Esteban Álvarez del Fierro** interviene en un expediente titulado "Sobre la existencia de sepulcros y esqueletos de jigantes en el partido de Arre-

cifes en las estancias de Luna y de Peñalva cerca de la márjen del rio…", avalado "… En testimonio de verdad—Francisco Javier Conget—escribano público de Su Magestad" (Gutiérrez, 1866). Enviados los restos a España, los académicos de la Real Academia de la Historia los atribuyen a algún "…Quadrúpedo y acaso de la casta del Elefante" (citado por Pasquali y Tonni, 2008: 261) . El hallazgo más significativo durante el período colonial es el del esqueleto de *Megatherium americanum* hallado en Luján en 1787; fue descrito por Cuvier, basándose en un notable estudio inédito del español **Juan Bautista Brú de Ramón (1740-1799).**

D'Orbigny llega a Buenos Aires en 1827. Recoge fósiles principalmente en las barrancas del río Paraná, muchos de los cuales fueron descriptos por **Charles Léopold Laurillard (1783-1853)**; además describió los restos del gliptodonte que había descubierto Thomas Falkner.

Darwin llega al actual territorio de la Argentina en 1833. En el sur de la Patagonia descubrió restos de mamíferos pleistocénicos en San Julián, Santa Cruz. En la provincia de Buenos Aires descubrió el yacimiento fosilífero de Punta Alta, de donde extrajo numerosos restos de mamíferos, los que fueron depositados en el Colegio de Cirujanos de Londres y descriptos por **Richard Owen (1804-1892**; véase Tonni y Pasquali, 2005).

En 1845, **Francisco Javier Muñiz (1795-1871**; Figura 2.4. D**)** describe el esqueleto de un gran felino de dientes de sable al que denomina *Muñifelis bonaeriensis* (=*Smilodon populator*), hallado en las barrancas del río Luján. Muñiz fue miembro fundador de la Asociación Amigos de la Historia Natural del Plata, creada en 1854 para dar al entonces Museo de Historia Natural de Buenos Aires una organización capaz de hacerlo salir del estado de abandono en que se encontraba. La Asociación fue sustituida en 1866 por la Sociedad Paleontológica de Buenos Aires, fundada por el alemán **Karl Hermann Burmeister (1807-1892)**, que desde 1862 se desempeñaba como director del Museo de Buenos Aires.

Florentino Ameghino llevó a cabo un monumental aporte a la paleontología en forma de una importante y voluminosa obra escrita, editada en 24 grandes tomos que comprende las obras completas y la correspondencia científica. No hay otro investigador sudamericano en antropología, geología o paleontología con una obra de esa dimensión y calidad. Sus estudios se iniciaron sobre los mamíferos fósiles de la provincia de Buenos Aires, involucrando luego a todo el territorio argentino. En 1886 fue subdirector y secretario del Museo de La Plata, cargo al que renuncia en 1888. Desde 1902 hasta su muerte en 1911, fue el primer director de nacionalidad argentina del Museo Nacional de Buenos Aires. A Ameghino se debe –entre otros muchos aportes--, el cuadro cronológico del Cenozoico de la Argentina, que George Gaylord Simpson propuso como patrón para toda América del Sur.

En el Museo de La Plata, inmediatamente después de la salida de Ameghino, la paleontología de los vertebrados es desarrollada por los suizos **Alcides Mercerat (?-1934)** y especialmente Kaspar Jakob Roth-Schuetz (**Santiago Roth, 1850-1924)**. Este último realizó aportes significativos a la paleontología de los mamíferos, entre los que destaca *Los ungulados sudamericanos* (1903), donde basándose en el estudio de la región posterior craneana, fundó el orden Notoungulata para incluir en el mismo a los ungulados sudamericanos como *Toxodon*, *Nesodon* y *Mesotherium* que no tienen afinidades con los ungulados de otros continentes (Pasquali *et al*., 2011).

A Florentino le sucedió su hermano **Carlos Ciriaco Ameghino (1865-1936)** al frente de la Sección Paleontología del Museo Nacional, y

luego en la dirección del mismo. Carlos transmitió el legado de Florentino a una nueva generación que trabajó en el Museo desde la década de 1910 hasta 1930. Ellos fueron **Lucas Kraglievich (1886-1932)**, **Alfredo Castellanos (1893-1975)**, **Carlos Rusconi (1898-1969)**, **Lorenzo Julio Parodi (1890-1969)** y parcialmente **Rodolfo Parodi Bustos** (1903-2004), hermano de Lorenzo Julio. La mala relación de ellos con el director del Museo Nacional, **Martín Doello Jurado (1884-1948)** determinó que en 1930 debieran dejar el Museo. Kraglievich creó 21 familias y subfamilias de vertebrados y 74 géneros de mamíferos y aves; este, al igual que Florentino Ameghino, fue por sobre todo un investigador de gabinete, y su trabajo de campo limitado. Castellanos y Rusconi se radicaron en el interior del país donde crearon importantes centros paleontológicos. Lorenzo Julio Parodi se incorporó al Museo de La Plata en 1937 donde realizó una importante obra, especialmente como técnico preparador y en las tareas de campo (véase Tonni, 2021).

En 1925 se incorpora al Museo de La Plata **Ángel Cabrera y Latorre (1879-1960)** como Jefe de la División Paleontología. En sus publicaciones paleontológicas no solamente se ocupó de los mamíferos, sino que describió peces, anfibios, reptiles y aves. Dirigió las primeras tesis doctorales sobre paleontología en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata.

Noemí Violeta Cattoi (1911-1965) y **Alejandro Federico Bordas (1901-1973)** se integraron desde la década de 1930 a la entonces Sección Paleozoología (Vertebrados) del entonces Museo Nacional de Historia Natural (actualmente Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales).

Hacia fines de la década de 1940, en el Museo Argentino de Ciencias Naturales, se retira Bordas y comienzan sus actividades **Jorge Lucas Kraglievich (1928-†?)**, hijo de Lucas, y **Osvaldo Alfredo Reig** (**1929-1992)**. En 1948 Reig se instala en un centro del interior, el Museo de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata, seguido poco después por Jorge L. Kraglievich.

En 1957, **Rosendo Pascual (1925-2012)**, que había actuado como auxiliar docente, se hizo cargo interinamente de la cátedra de Paleontología y en simultáneo de la División Paleontología Vertebrados. En 1959, principalmente a instancias de Pascual y de **Rodolfo Magin Casamiquela (1932-2008)** se crea en Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, la Licenciatura en Paleontología de Vertebrados. En noviembre de 1955, y bajo la presidencia de **Armando Federico Leanza (1919-1975)**, inició sus actividades la Asociación Paleontológica Argentina, que dos años después –el 22 de enero de 1957– comenzó a publicar *Ameghiniana*, revista científica cuyo prestigio es reconocido internacionalmente. Actualmente la mayoría de los investigadores que integran la DPV del Museo de La Plata fueron dirigidos por los primeros discípulos de Rosendo Pascual, **Zulma Nélida Brandoni de Gasparini** (1944-) **Eduardo Pedro Tonni** (1945-), **Gustavo J uan Scillato-Yané** (1948-2019), **Alberto Luis Cione** (1948-) y **María Guiomar Vucetich** (1946-).

El paleontólogo autodidacta **José Fernando Bonaparte (1928-2020)** contribuyó con más de 150 trabajos publicados y 8 libros a la paleontología de América del Sur y fundamentalmente de Argentina. Sus investigaciones se enfocaron sobre el origen de los mamíferos. Describió e interpretó la evolución de grupos tan dispares como dinosaurios, cocodrilos y otros reptiles mesozoicos, así como de los mamíferos mesozoicos.

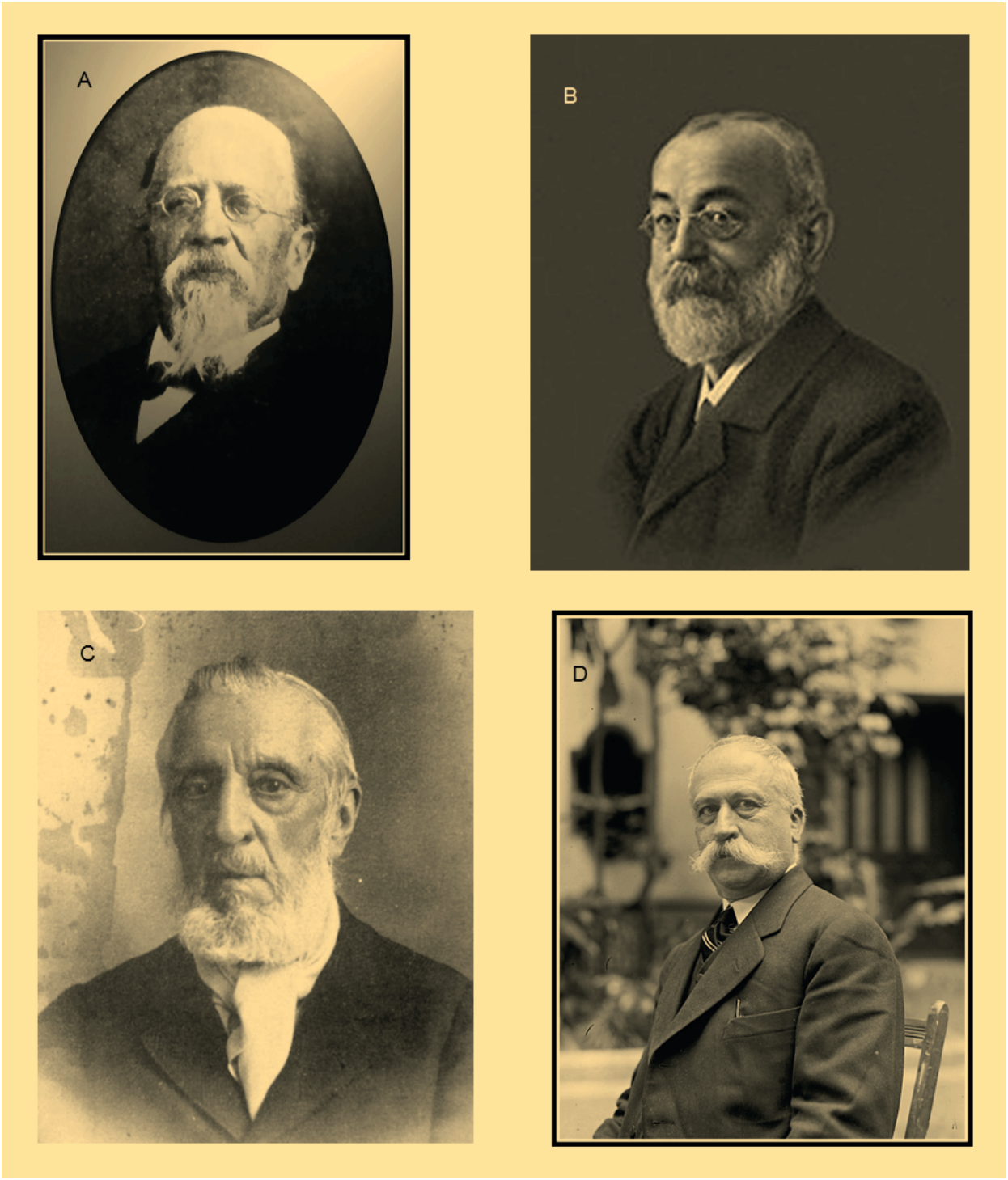


Figura 2.1. A, Manuel M. Villada. **B,** Franz Theodor Wolf. **C,** Alfredo Dugès. **D**, Tulio Ospina.

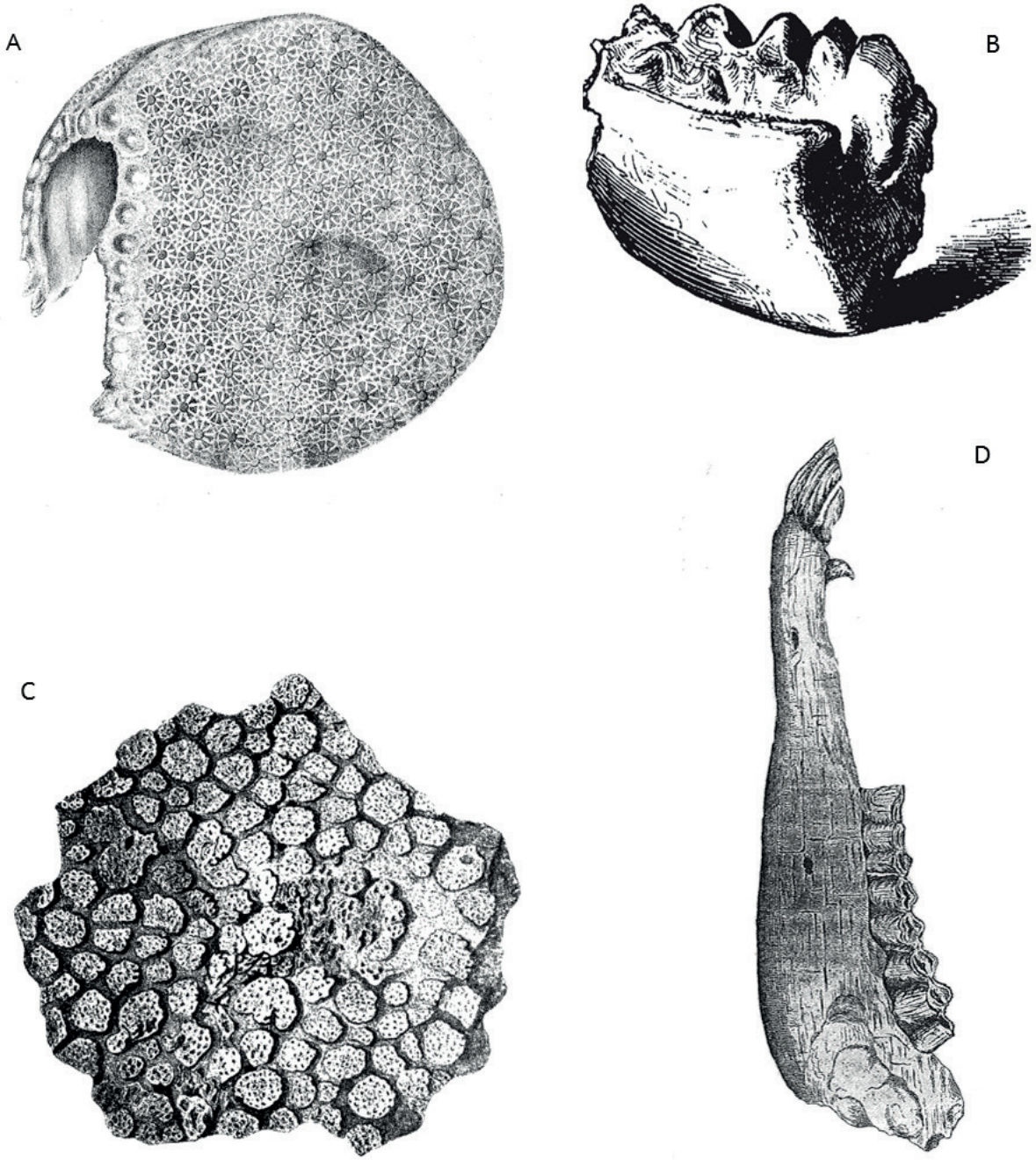


Figura 2.2. A, Caparazón de "*Glyptodon mexicanum" [Glyptotherium mexicanum]* del Lago de Tequixquiac, según Manuel Villada, 1903. **B,**"Mastodon" de Tambla, Honduras, según Ephraim George Squier en *A visit to the Guajiquero Indians*, 1859. **C,** Fragmento de caparazón de *Glyptodon* dibujado por Dámaso Larrañaga, según Méndez Alzola, 1950. **D,** Rama mandibular de un guanaco fósil, según Estanislao Zeballos y Walter Reid en *Una escursión á las cercanías de Luján*, 1876.

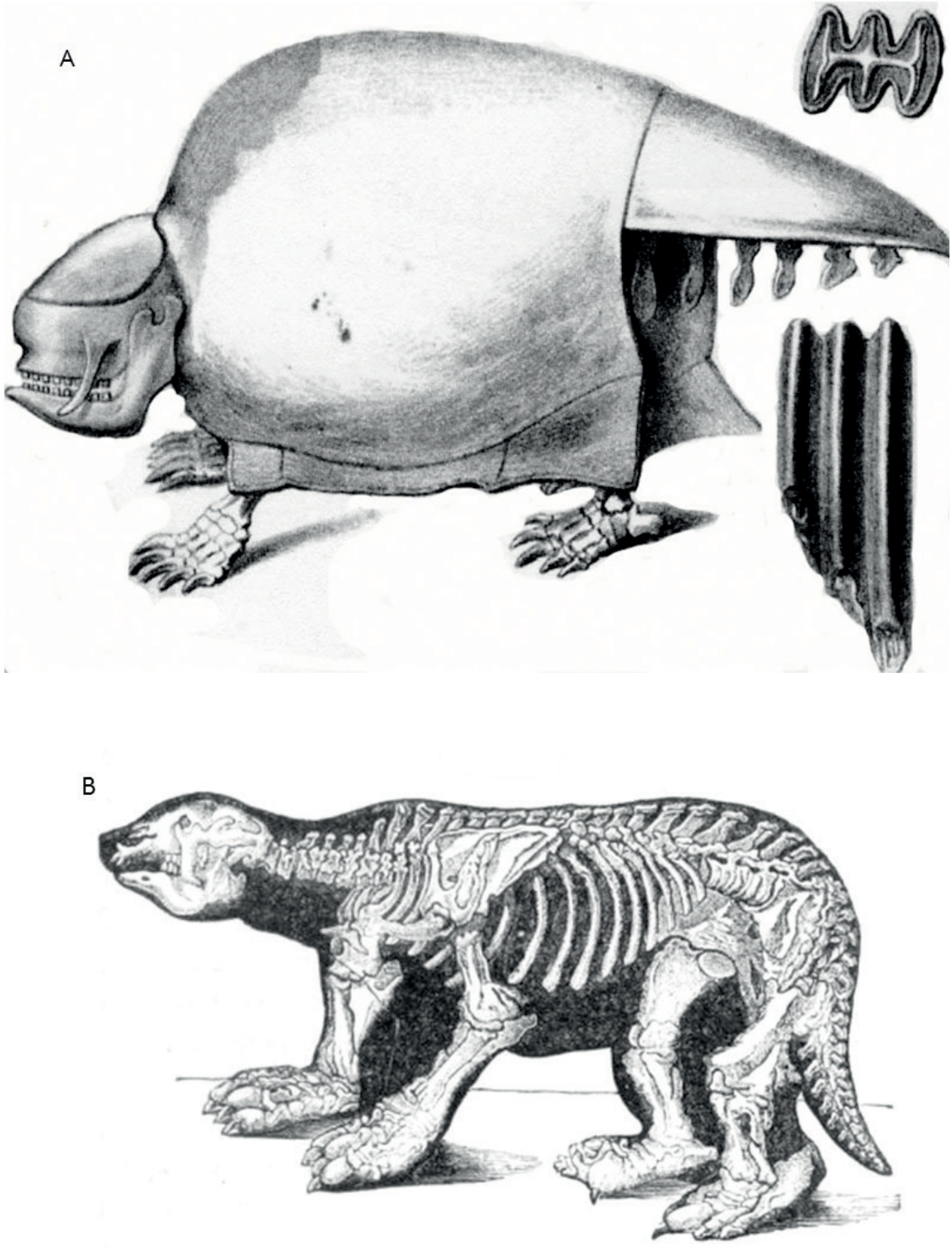


Figura 2.3. A, *Glyptodon* y uno de sus dientes según *Woodbine Parish en Buenos Ayres*, and the provinces of the Rio de La Plata: their present state, trade, and debt, primera edición, 1839. **B**, El megaterio, según Hugh Miller en *The testimony of the rocks*, 1857.



Figura 2.4. A, Gustav Steinmann. **B,** Dámaso Antonio Larrañaga. **C,** Carlos de Paula Couto. **D,** Francisco Javier Muñiz.

CONCLUSIONES

Los hallazgos de huesos de "gigantes racionales" se registran ya en los primeros tiempos de la conquista de América. Sin embargo, también tempranamente en Europa comienzan a poner en dudas la atribución a humanos de tales restos. Tal como señala Pelayo (1994) el historiador alemán **Wilhelm Ernest Tentzel (1659-1707)** y el médico irlandés **Thomas Molyneux (1661-1733)** --entre otros--, determinaron como pertenecientes a elefantes los huesos de los supuestos gigantes en publicaciones de las *Philosophical Transactions* (por ej.: el número 168 de 1684-85) de la *Royal Society* de Londres.

En España, **Benito Jerónimo Feijoó (1676-1764)** ponía en dudas la existencia de los "gigantes racionales", defendida por su compatriota **José Torrubia (1700?-1768)**, especialmente en su obra *Aparato para la historia natural española* (1754), considerada como el primer tratado de paleontología escrito en España (Pelayo, 1994).

Como ya expresamos, los supuestos restos de "gigantes racionales" exhumados en 1766 sobre las márgenes del río Arrecifes –en la provincia de Buenos Aires, Argentina--, fueron atribuidos por académicos de la Real Academia de la Historia de Madrid a algún miembro "de la casta del elefante" (Pasquali y Tonni, 2008).

Vemos entonces que promediando el siglo XVIII en España, y en otras partes de Europa, la "*Gigantologie espagnole*" de Cuvier estaba retrocediendo ante el avance en el tratamiento científico de los grandes restos óseos provenientes del Nuevo Mundo.

Un hecho trascendente se produce en 1787 cuando el fraile dominico **Manuel de Torres (1750-1815 o 1819)** desentierra de las barrancas del río Luján, cerca de la villa del mismo nombre en la Argentina, los restos óseos de un gigantesco mamífero. El virrey Marqués de Loreto designó al teniente del Real Cuerpo de Artillería **Francisco Javier Pizarro (1762-1818)** como la persona indicada para proceder "a sacar puntual dibujo antes que se mueva, y arriesgue la dislocación o fractura de sus partes, sacando también sus dimensiones en detalle" (Trelles, 1882: 445-446). El esqueleto fue enviado a España en marzo de 1788 con una extensa nota del virrey y un dibujo atribuido al portugués al servicio de España, **José Custodio de Saa y Faría (1710/23?-1792)**, posiblemente copia de la lámina del teniente Pizarro (Pasquali y Tonni, 2008). El fósil fue llevado al Real Gabinete de Historia Natural de Madrid, donde se hizo cargo del mismo Juan Bautista Brú de Ramón, quien realizó un estudio anatómico acompañado de excelentes ilustraciones. Sin embargo, a través del oficial de las Indias Occidentales Francesas **Philippe-Rose Roume (1724-1804)**, una copia del trabajo de Brú llegó a manos de Georges Cuvier quien lo da a conocer con el nombre de *Megatherium americanum* en *Notice sur le squelette d'une très-grande espèce de quadrupède inconnue jus qu'à présent, trouvé au Paraguay, et déposé au cabinet d'histoire naturelle de Madrid (1796)*". El megaterio fue el primer vertebrado fósil montado para fines de exhibición y el primer mamífero fósil del nuevo mundo estudiado y nominado científicamente, por lo cual debe considerarse como el hito fundacional de la paleontología de los vertebrados en América latina (Figura 2.3. B).

En la primera mitad del siglo XIX, los estudios paleontológicos en los países latinoamericanos corrieron por cuenta de naturalistas y viajeros extranjeros, tendencia que se mantiene en la segunda mitad, aunque hacia fines del mencionado siglo comienza a registrarse un desarrollo autóctono de la paleontología de los vertebrados. Ello se verifica en Méxi-

co y más específicamente en la Argentina a través de la figura de Florentino Ameghino y varios contemporáneos como Roth, Moreno, Mercerat y personalidades de otras áreas de la cultura, como Estanislao Zeballos (1854-1923; Figura 2.2. D). Con posterioridad a la muerte de Ameghino, la iniciativa en Latinoamérica es tomada por investigadores estadounidenses y europeos a través de importantes expediciones. En México y en los países andinos las prioridades respecto a la investigación paleontológica se volcaron hacia las actividades mineras y especialmente del petróleo, en detrimento de los estudios sobre vertebrados. En la Argentina –y en parte en Uruguay y Brasil--, se mantiene la tradición ameghiniana del estudio de los vertebrados fósiles. Esta tendencia se amplía y diversifica a partir de la década de 1950, influyendo –de manera diversa--, en los restantes países de América Latina.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alberdi, M. T., Cartelle, C. y Prado, J. L. (2003). El registro pleistoceno de *Equus* (*Amerhippus*) e *Hippidion* (Mammalia, Perissodactyla) de Brasil. Consideraciones paleoecológicas y biogeográficas. *Ameghiniana*, *40*(2), 173–196.

Ameghino, F. (1877). *Noticias sobre antigüedades indias en la banda oriental* (pp. 5-9). Imprenta de La Aspiración (Mercedes, Buenos Aires).

Aucancela Chimbolema, R. (2018). *Diseño de un sistema de indicadores de sostenibilidad para la gestión integral del patrimonio paleontológico en la Quebrada de Chalán con fines de uso turístico* (Trabajo de Titulación modalidad: Proyectos de Investigación y Desarrollo, Instituto de Posgrado y Educación Continua, Escuela Superior Politécnica de Chimborazo, Ecuador, pp. 148). Disponible en http://dspace.espoch.edu.ec/bitstream/123456789/8458/1/20T01034.PDF

Barco González, M. del. (1988). *Historia natural y crónica de la antigua California*. En M. León-Portilla (Ed.), pp. 486. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Investigaciones Históricas.

Boscaini, A., Peralta Gavensky, M., De Iuliis, G., y Vizcaíno, S. F. (2021). The origin of *"El hombre en el Plata"*: on the birthdate and birthplace of Florentino Ameghino (1853–1911). *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, *21*(1), 28–43.

Botero Arango, G. (1937). *Bosquejo de Paleontología Colombiana*. Segunda edición (pp. 84). Imprenta Nacional, Bogotá.

Brito, P. M. y Richter, M. (2016). The contribution of Sir Arthur Smith Woodward to the palaeoichthyology of Brazil–Smith Woodward's types from Brazil. *Geological Society, London, Special Publications*, *430*(1), 201–217.

Cassab, R. D. C. T. y de Melo, D. J. (2016). Atividades Paleontológicas de Llewellyn Ivor Price (1905-1980) em Peirópolis, Município de Uberaba (MG), de 1948 a 1960. *Anais 5 eletrônicos do 15º Seminário de História da Ciência e da Tecnologia*.

Carreño, A. L. y Montellano-Ballesteros, M. (2005). La Paleontología mexicana: pasado, presente y futuro. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, volumen conmemorativo del Centenario, Aspectos Históricos de la Geología en México*, *57*(2), 137–147.

Carrillo-Briceño, J. D., Amson, E., Zurita, A. E. y Sánchez-Villagra, M. R. (2016). Hermann Karsten (1817-1908): A German naturalist in the Neotropics and the significance of his paleovertebrate collection. *Fossil Record*, *20*(1), 21–36.

Cieza de León, P. (2005). *Crónica del Perú, el señorío de los Incas*. Biblioteca Ayacucho, selección, prólogo y notas de Franklin Pease, pp. 497, Caracas, Venezuela.

Chacaltana, C. (2018). Paleontología peruana: determinación histórica, regulaciones jurídicas y propuestas de gestión. *Libro de Resúmenes del II Simposio Internacional de Paleontología del Perú* (pp.168–171). Lima.

Di Pasquo, M., Amenábar, C. R., Azcuy, C. L. y Camacho, H. H. (2008). Paleontología. En H. H. Camacho y M. Longobucco (Eds.), *Los Invertebrados Fósiles* (Tomos 1: 1–12). Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Ediciones Vázquez Mancini, Buenos Aires.

Encinas, A., Le Roux, J. P., Buatois, L. A., Nielsen, S., N., Finger, K. L., Fourtanier, E. y Lavenu, A. (2006). New stratigraphic scheme for the Mio-Pliocene marine deposits of the Navidad area (33º00''-34º30''S), central Chile. *Revista Geológica de Chile*, *33*(2), 221–246.

Figueroa, V., Salazar, D., Salinas, H., Núñez-Regueiro, P. y Manríquez, G. (2013). Prehispa-

nic mining ergology of northern Chile: An archaeological perspective. *Chungará (Arica)*, *45*(1), 61–81.

Garrido, M. L. (2016). La contribución del Nuevo Mundo al nacimiento de las ciencias paleontológicas. *Revista de Humanidades*, *28*, 23–48.

Gutiérrez, J. M. (1866). La Paleontología en las colonias españolas a mediados del siglo XVIII. *Revista de Buenos Aires*, *11*, 100–114.

Hervé, F. y Charrier, R. (2016). Legado de Ignacio Domeyko (1802 – 1889) a la geología y a la institucionalidad científica de Chile. *Revista del Museo de La Plata*, *1*, *Número Especial*, 138–148.

Hoffsfetter, R. (1973). Vertebrados cenozoicos y mamíferos cretácicos del Perú. *Actas 2 del 4° Congreso Latinoamericano de Zoología* (pp. 971–983). Caracas.

Laurito, C. A. y Valerio, A. L. (2012). Paleobiogeografía del arribo de mamíferos suramericanos al sur de América Central de previo al gran intercambio biótico americano: un vistazo al GABI en América Central. *Revista Geológica de América Central*, *46*, 123–144.

Linares, O. (2004). Bioestratigrafía de la fauna de mamíferos de las formaciones Socorro, Urumaco y Codore (Mioceno medio-Pliuoceno temprano) de la región de Urumaco, Falcón, Venezuela. *Paleobiología Neotropical*, *1*, 1–26.

López Luján, L. (2020). Mamuts, gigantes y elefantes en la Nueva España: los orígenes mexicanos de la paleontología de vertebrados. *Arqueología Mexicana*, *28*(163), 14–23.

López Piñero, J. M. y Glick, T. (1993). *El megaterio de Bru y el presidente Jefferson: una relación insospechada en los albores de la Paleontología.* Cuadernos Valencianos de Historia de la Medicina y de la Ciencia, 42(serie A), monografías (p. 157). Universitat de València.

Lucas, S., Bonta, M., Rogers, R. y Alvarado, G. E. (2011). The "Tambla" (Humuya) Gomphothere (Honduras): The first report of fossil vertebrates in Central America. *Revista Geológica de América Central*, *44*, 141–151.

Lund, P. W. (1840). Blik paa Brasiliens Dyreverden für Sidste Jordomvaeltning. Tredie Afhandling: Forsaettelse af Pattedyrene. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskbas Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger*, *8*, 217–272.

Lund, P. W. (1846). Meddelelse af det udbytte de 1844 undersogte knoglehuler have avgivet til kundskaben om Brasiliens dyreverden for sidste jordomvaeltning. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige Og Mathematisk Afhandlinger*, *Kjobenhavn*, *12*, 57–94.

Mones, A. (1998). Orígenes de la paleontología de vertebrados en América del Sur. *Ciência y Ambiente*, *16*,15–28.

Montero, A. y Diéguez, C. (1998). Heuland a Chile y Perú (1795–1800). *Asclepio*, *1*, 69.

Montellano-Ballesteros, M. y Román-Carrión, J. L. (2011). Redescubrimiento de material tipo depositado en la colección del Museo de Historia Natural "Gustavo Orcés V." del Instituto de Ciencias Biológicas, Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, *63*(3), 379–392.

Orbigny, A. d'. (1842). Voyage dans l'Amérique Méridionale. T. 3, part 4. *Paléontologie*, p. 188.

Ospina, T. (1939). *Reseña Geológica de Antioquía* (Segunda Edición, con notas inéditas, p. 128), Tipografía Sanson, Medellín.

Pasquali, R. C. y Tonni, E. P. (2008). Los hallazgos de mamíferos fósiles durante el período colonial en el actual territorio de la Argentina. En F. G. Aceñolaza (Coord.-Ed.), *Historia de la Geología Argentina I*, *Serie Correlación Geológica*, *24*, 259–270.

Pasquali, R. C., Bond, M. y Tonni, E. P. (2011). La cambiante clasificación de *Toxodon* Owen, 1837. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, *68*(3), 431–435.

Pelayo, F. (1994). El mito de los gigantes americanos: Un debate de la Paleontología de vertebrados española durante la época colonial. En M.-C. Bénassy, J.-P. Clément, F. Pelayo y M. A. Puig-Samper (Eds.), *Nouveau monde et renouveau de l'histoire naturelle* (Vol. 3, pp. 161–181). Presses de la Sorbonne Nouvelle.

Pelayo, F. (1996). *Del Diluvio al megaterio: los orígenes de la Paleontología en España,* Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid

Quiroz-Barroso, S. A., Guzmán-Gutiérrez, J. R., López-Conde, O. y Sour-Tovar, F. (2019). Alfredo Dugès y la paleontología. En *La Zoología en México en el siglo XIX* (pp. 111–135). Universidad Nacional Autónoma de México.

Ramos, V. A. (2020). El primer estudio geológico de las Provincias Unidas del Río de la Plata: Los aportes de Dámaso A. Larrañaga. *Revista Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, *7*(1), 53–62.

Reinoso Hermida, G. (1974). Punín y Chalán. *Revista de Antropología*, *4*, 1–46.

Rey Clarke, C. (2015). Historia de la trayectoria científica de la Paleontología en el Perú (1866-2003). En *Memoria de la I Jornada de Jóvenes Investigadores en Paleontología* (pp. 35–48). Sociedad Paleontológica del Perú.

Rodríguez de la Rosa, R. A. (2007). El Estudio de los Dinosaurios de México: Historia, Registro y Perspectivas. *Investigación y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes*, *37*, 49–58.

Román Carrión, J. L. (2010). Yacimiento pleistocénico de Quebrada Chalán, provincia de Chimborazo, Ecuador [Resumen de presentación de la conferencia]. En *Libro de Resúmenes Extendidos del XV Congreso Peruano de Geología* (pp. 452–454). Sociedad Geológica del Perú.

Román Carrión, J. L. (2011). La Paleontología en el Ecuador; Historia y Perspectivas. https://bibdigital.epn.edu.ec/bitstream/15000/3849/1/icbio_paleontologia_ecuador.pdf

Stirton, R. A. y Gealey, W. K. (1949). Reconnaissance geology and vertebrate paleontology of El Salvador, Central America. *Geological Society of America Bulletin*, *60*, 1731–1764.

Suárez Riglos, M., Dalenz Farjat, A., y Pérez Leyton, M. (2018). Breve historia de la paleontología y palinología de Bolivia. En: M. Suárez Riglos, A. Dalenz Farjat y M. Pérez Leyton (Eds.), Fósiles y Facies de Bolivia (pp. 9-21). Santa Cruz de la Sierra.

Tapia, P., y Apolín, J. (2014). *Guía para el reconocimiento de bienes paleontológicos. El Perú contra el Tráfico Ilícito de Bienes Culturales*. Ministerio de Cultura, 48 pp., Lima, Perú.

Tonni, E. P. (2021). *Los Parodi: un siglo de protagonismo en la paleontología de los vertebrados*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara.

Tonni, E. P. y Pasquali, R. C. (2005). Mamíferos fósiles. Cuando en las pampas vivían los gigantes. Universitas, Editorial Científica Universitaria, serie Ciencias Naturales, pp. 88, Córdoba. Segunda edición, corregida y actualizada.

Trelles, M. R. (1882). El padre Fray Manuel de Torres. *Revista de la Biblioteca Pública IV*, 439–448.

ÉTICA PROFESIONAL Y ENSEÑANZA DE LA PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS

- Bernardo J. González Riga[1,2,3]
- Rodolfo Coria[4]
- Leonardo Ortiz David[1,2]
- Marianella Talevi[5]

[1] Laboratorio y Museo de Dinosaurios, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo, Av. Padre Jorge Contreras 1300 (M5502JMA), Parque Gral. San Martin, Mendoza, Argentina. briga@mendoza-conicet.gob.ar; lortiz@mendoza-conicet.gob.ar

[2] Instituto Interdisciplinario de Ciencias Básicas (ICB, CONICET-UNCUYO).

[3] Research Associate, Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, United States

[4] Museo Carmen Funes, Av. Córdoba 55, 8318 Plaza Huincul, Neuquén, Argentina. rcoria@unrn.edu.ar

[5] Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología. Universidad Nacional de Río Negro. CONICET. Av. Roca 1242, (R8332EXZ), General Roca, Argentina. mtalevi@unrn.edu.ar

ROL PROFESIONAL Y SOCIAL DE LA ALEONTOLOGÍA

Introducción

La Paleontología es una ciencia apasionante. Nace de una motivación por conocer y sumergirse en un pasado remoto, aquel de hace millones de años, para comprender la vida, la evolución y nuestro propio origen como seres humanos. Comprende una historia extraordinaria —de hecho, la más fascinante de todas—: la historia de la vida y su relación con los permanentes cambios de la Tierra. Por eso los temas paleontológicos atraen a personas de todas las edades, especialmente cuando estas preguntas fundamentales requieren una respuesta desde otras ramas del saber tales como la genética, la neurociencia y la antropología. Incluso los métodos de justificación son temas de análisis de la filosofía de la ciencia, la cual se aplica a cada una de las especialidades (Barker y Kitcher, 2024).

Los paleontólogos/as son profesionales que se dedican a estudiar los restos fósiles de organismos que vivieron en el pasado, su historia evolutiva y sus adaptaciones a los cambios ambientales. Tienen un rol particular en el desarrollo de las ciencias naturales, resaltando la dimensión temporal de los procesos biológicos y geológicos. Asimismo, también participan en la fundamentación de dos teorías paradigmáticas: la evolución de los organismos y la tectónica de placas.

En la actualidad, es difícil definir los campos de acción de cualquier disciplina científica entendida desde un punto de vista tradicional. La Paleontología no escapa a esta situación. Es cada vez mayor la producción de contribuciones científicas sobre campos del conocimiento muy específicos como la esqueletocronología, la biomecánica, la morfometría o la filogenia, los cuales, trabajando con fósiles como objetos de estudio, realizan sus investigaciones dentro de esquemas epistemológicos complejos.

En forma simplificada, se puede afirmar que la paleontología se encuentra vinculada tanto a las ciencias biológicas como a las geológicas. No obstante, posee metodologías y marcos epistemológicos que le son propios. La paleontología reconstruye no sólo los procesos evolutivos sino también los aspectos paleoambientales, paleoclimáticos y paleobiogeográficos, conjugando sus estudios con los de la geología histórica y la biología evolutiva (ver Capitulo 1). Asimismo, también se vincula con otras ciencias como la física, la química, la matemática y la informática.

Desde el punto de vista conceptual se reconocen tres ramas principales: la paleobiología, la tafonomía y la biocronología (Fernández López, 2000). La paleobiología estudia todos los aspectos biológicos de los organismos que se han fosilizado. Por ello posee enfoques similares a los propios de las ciencias biológicas y comprende disciplinas como paleoecología, paleoneurología, paleohistología, paleofisiología, paleopatología, paleobiogeografía, y paleobiomecánica (Figura 3.1).

Por su parte, la tafonomía estudia cómo se han producido los fósiles, sean restos de organismos o indicios de actividad (huellas, marcas de dientes), incluyendo los procesos sedimentarios que entierran los restos de origen biológico o sus indicios de actividad y favorecen su mineralización (fosildiagénesis). Por ello la tafonomía se vincula tanto con paleobiología como con la química y la sedimentología, esta última una disciplina de la geología que estudia cómo se forman los distintos ambientes sedimentarios (véase Capítulo 5 de este Tomo).

Finalmente, la biocronología estudia las relaciones temporales de los fósiles, a fin de

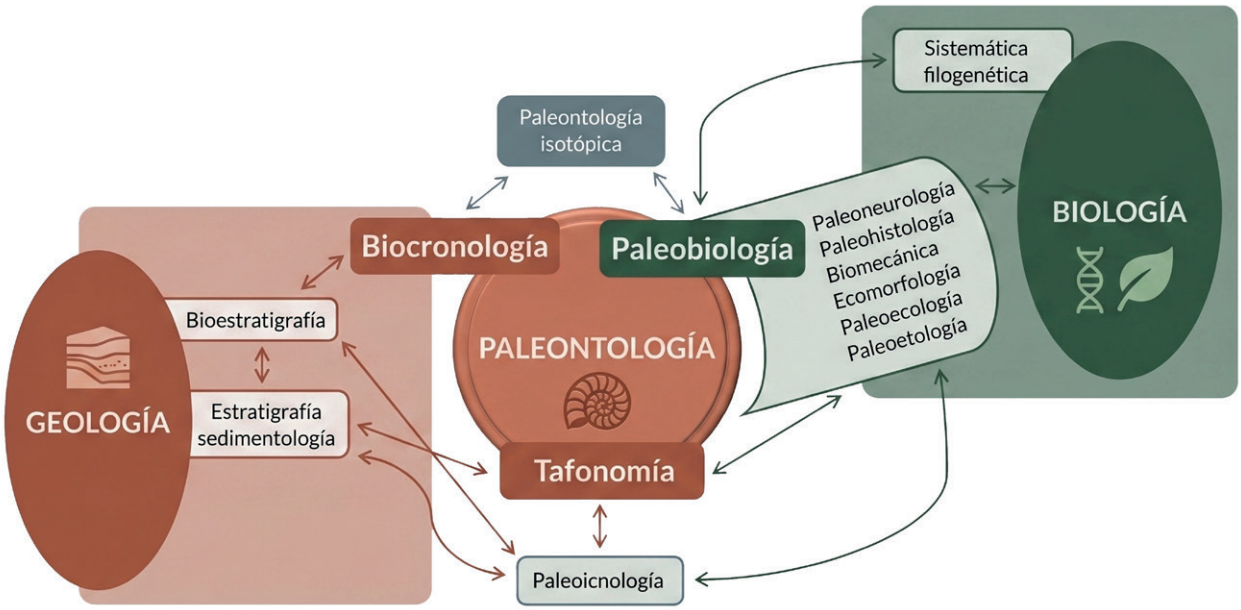


Figura 3.1. La paleontología en relación con sus tres ramas temáticas: Tafonomía, Paleobiología y Biocronología. Se vincula tanto a la Biología como a la Geología mediante distintas especialidades.

reconstruir la sucesión de las faunas y floras a lo largo del tiempo (Benedetto, 2009). Por ello se vincula estrechamente con la bioestratigrafía, la estratigrafía y la geología regional, todas disciplinas geológicas con un fuerte componente temporal. En este contexto se busca documentar y explicar la aparición de tendencias a lo largo del tiempo, las cuales, a su vez, generan cambios en la historia geológica (Turner, 2014).

El ser profesional

Las personas que ejercen la paleontología profesionalmente desarrollan diversas tareas, incluyendo la investigación científica, la formación de recursos humanos y la docencia, la socialización de la ciencia, la protección de los restos fósiles como bienes del patrimonio natural y cultural, y finalmente, la gestión de museos y laboratorios. Asimismo, también realizan rescates paleontológicos durante la ejecución de obras que implican movimientos de terreno, a fin de preservarlos.

El término profesión (del latín *professio*, declarar, ejercitar, profesar) comprende las actividades laborales que una persona ejerce públicamente, luego de acreditar conocimientos específicos a través de una formación disciplinar que otorga un título profesional reconocido por la sociedad. De tal manera, las profesiones universitarias se nutren de una vocación personal y poseen tres características que le son propias: (a) una formación disciplinar lograda en la universidad la cual es acreditada mediante una certificación de valor académico y legal, (b) una actividad específica que le es propia, y (c) una ética vinculada con el ejercicio profesional.

En primer lugar, la vocación es aquello que nos sentimos llamados a ser y hacer. Se genera a partir de talentos, aptitudes, simpatías por determinados temas e historias particulares de vida. En segundo lugar, la formación específica se realiza en las universidades mediante carreras de grado (licenciatura) y posgrado (maestría, doctorado). Las personas que ejercen la Paleontología han obtenido diversos títulos de grado (por ejemplo, licenciatura en

paleontología, en biología o geología) y luego se han especializado en paleontología mediante una maestría o doctorado. En este contexto, usualmente se concibe al paleontólogo/a como un profesional con estudios de posgrado en ese campo disciplinar.

Cada carrera posee "actividades profesionales reservadas al título" tal como se establece en Argentina (Ministerio de Educación; Resolución 1254/2018) y otros países. Por ejemplo, dentro de las actividades reservadas para los títulos de Geólogo, Licenciado en Geología y Licenciado en Ciencias Geológicas se encuentran "estudios paleontológicos".

Asimismo existe, por ejemplo, para la Licenciatura en Paleontología de la Universidad de Buenos Aires un reconocimiento oficial por parte del Ministerio de Educación de la Nación Argentina donde deja claramente establecido que las incumbencias profesionales de los paleontólogos incluyen explícitamente "actividades vinculadas con la preservación, protección y tutela del Patrimonio Paleontológico, tanto en el orden nacional como provincial" (Ministerio de Educación, Resolución N.º 922/2014). De esta manera los paleontólogos quedan comprometidos con la preservación, gestión y asesoramiento para la preservación de los restos fósiles, según las leyes nacionales y provinciales de Argentina.

De esta manera, el servicio a la sociedad y la ética asociada a su quehacer específico se orienta no sólo a la investigación, docencia y extensión social, sino también a la gestión y preservación del patrimonio paleontológico. En este punto, la solicitud de permisos de investigación en ciertas áreas geográficas, la elaboración de informes, sus cuidados en repositorios oficiales (museos, universidades) son actividades específicas de la paleontología. Además, en Argentina sólo profesionales autorizados por las autoridades competentes pueden efectuar prospecciones, excavaciones y rescates de fósiles, y eso queda establecido en las leyes provinciales, las cuales establecen las condiciones para los permisos o "concesiones" de exploración.

En Argentina las carreras de geología y en menor medida de biología se encuentran encuadradas en "Consejos Profesionales" que regulan las actividades que le son propias (denominadas también incumbencias profesionales). En contraste, la paleontología aún no posee este tipo de consejos o colegios profesionales. De esta manera, aquellos aspectos éticos que enmarcan la actividad dependen en gran medida de convenios interinstitucionales confeccionados ad hoc, o normas establecidas por asociaciones civiles, tales como la Asociación Paleontológica Argentina.

Una de las tareas fundamentales de esta profesión es la investigación científica. Investigar (del latín *in*, hacia y *vestigium*, pista) significa etimológicamente "seguir una pista". En la Paleontología, consiste en una actividad orientada a la producción de conocimiento novedoso, que a menudo se expresa en la publicación de un artículo científico sobre el hallazgo de un fósil en particular, en donde se presentan nuevas hipótesis o realizan análisis sobre diversos aspectos.

De hecho, la investigación surge de una curiosidad del ser humano que se pregunta sobre el origen del universo, de la vida, del suyo propio. Dicho de otro modo, "los hombres –escribe Aristóteles– aspiran al saber" (Reale y Antiseri, 2010: 31). En la historia de la ciencia los griegos desempeñaron un rol fundacional, dado que buscaron respuestas estrictamente racionales a estos interrogantes, otorgando las bases de la lógica como instrumento de razonamiento.

La Paleontología, como ciencia fáctica, se expresa a través de hipótesis que, con el tiempo, se verifican o refutan. Esto convierte al conocimiento que produce la Paleontología en per-

fectible y progresivo (Bunge, 2001). Además, al igual que otras ciencias fácticas, no parten de hechos "puros" sino de hechos observados bajo ciertos marcos conceptuales que es preciso conocer en profundidad (Chalmers, 1982). La investigación requiere de un largo proceso de aprendizaje. Allí, el conocimiento se construye mediante afirmaciones que deben estar fundamentadas en evidencias concretas y perceptibles a nuestros sentidos. Además, estas afirmaciones requieren justificaciones que nos indican si esas evidencias son o no pertinentes para ser tomadas en cuenta (Booth *et al.,* 2001).

La investigación debe ser creativa e innovadora, y está especialmente preparada para cuestionar ideas previas. Cuando se realizan descubrimientos o se van confirmando hipótesis, estos deben ser publicados en revistas científicas, preferentemente encuadradas dentro del sistema de revisión de pares. De esta manera se genera un conocimiento que trasciende la vida individual para formar parte de un conocimiento global. No existe ciencia si no hay una socialización de los avances realizados por sus investigadores. Asimismo, a nivel regional este conocimiento colabora con el desarrollo local, posibilitando el reconocimiento de nuevas especies, la construcción de nuevos polos de ciencia, turismo y educación, como son los museos, los parques naturales, y los laboratorios (González Riga *et al.*, 2022).

En toda investigación científica se da por descontado la honestidad intelectual y una independencia de juicio, la cual implica un respeto por la libertad de juicio. Asimismo, hay una creciente relación entre la investigación y la docencia universitaria, tal como expresa Freire (1997). En la mayoría de los países latinoamericanos la investigación paleontológica se efectúa desde las propias universidades y desde los museos. En ciertos casos, como en Argentina, existe un Consejo Nacional de Investigaciones Científicas (CONICET) que promueve la formación de jóvenes en esta disciplina y el propio desarrollo de una carrera de investigación.

Asimismo, las universidades impulsan una interacción de la investigación científica con la docencia universitaria, la extensión social y las actividades de protección y asesoramiento patrimonial paleontológico. En dicha actividad docente, es común que se enriquezca el contenido didáctico con sus respectivas experiencias propias de investigación. En este contexto, "aprender ciencia haciendo ciencia" es una modalidad frecuente de enseñanza universitaria, la cual ofrece becas, pasantías en laboratorios y participación en congresos para estudiantes universitarios (González Riga, 2020) (Figura 3.8).

Los descubrimientos paleontológicos

La investigación científica tiene diferentes objetivos y está orientada según la disciplina, tal como se observa en el esquema de la Figura 3.1. Desde un punto de vista general se pueden distinguir objetivos **(a) sistemáticos y evolutivos**, centrados en la identificación de especies y su evolución (véase capítulo 11, del Tomo II de esta obra), **(b) paleobiológicos**, referidos a su anatomía, locomoción, comportamiento y fisiología véase, por ejemplo, los capítulos 6, 7, 8, 9, y 10 de este Tomo). Además, pueden ser **(c) bioestratigráficos**, centrados en la determinación de edad y correlación de las formaciones geológicas y **(d), tafonómicos**, orientados al estudio de los yacimientos, a fin de interpretar los ambientes y ecosistemas del pasado (véase capítulo 5 de este Tomo).

Asimismo, cada uno de estos estudios pueden incluir etapas de trabajo en el campo, y luego, en el laboratorio y en gabinete. Los trabajos de campo comprenden la ex-



Figura 3.2. Trabajos de prospección y excavación de dinosaurios. La búsqueda de restos fósiles se realiza en afloramientos de rocas sedimentarias, y dentro de ellas, en facies donde podrían preservarse vertebrados fósiles. Por ejemplo, en el caso de dinosaurios, en facies fluviales y lacustres, y en el caso de ictiosaurios, en facies marinas. **A**, Campamento de exploración durante el descubrimiento del gigantesco *Notocolossus* (Mendoza, Argentina). **B**, Trabajo de excavación y preservación mediante cubiertas de yeso, tela y estructuras metálicas.

ploración del terreno, teniendo en cuenta los afloramientos de rocas sedimentarias que podrían contener fósiles. En este contexto es fundamental la experiencia previa y el reconocimiento geológico de formaciones y facies sedimentarias donde podría haber fósiles.

El hallazgo de fósiles es, sin lugar a duda, uno de los momentos más apasionantes de la investigación dado que se pueden encontrar huesos o huellas de un animal nunca visto. Los trabajos en el terreno pueden extenderse durante semanas o meses. En muchas ocasiones los técnicos y paleontólogos deben armar campamento, dado que muchos yacimientos se encuentran en zonas aisladas de centros urbanos. Ello conlleva una experiencia de vida al aire libre y un trabajo en equipo que es disfrutado ampliamente por todo amante de la naturaleza (Figuras 3.2 y 3.3).

Aquí se diferencian dos conceptos claves: hallazgo y descubrimiento (Coria, 2001). El hallazgo es encontrar restos fósiles. En cambio, el descubrimiento es el trabajo racional y analítico que se hace para identificar el fósil, determinar si es una nueva especie o arribar a cualquier otra conclusión en el marco del conocimiento científico. Este proceso es más apasionante que el hallazgo y se suma al saber que tiene la sociedad sobre la vida, la Tierra y su historia (véase GLOSARIO).

Los trabajos de laboratorio pueden centrarse en la preparación de los restos fósiles, es decir su consolidación y extracción de la roca que los contiene (Figura 3.4), o puede consistir en diversos procedimientos, tales como la realización de cortes delgados para su observación al microscopio (véase capítulo 9 de este Tomo).

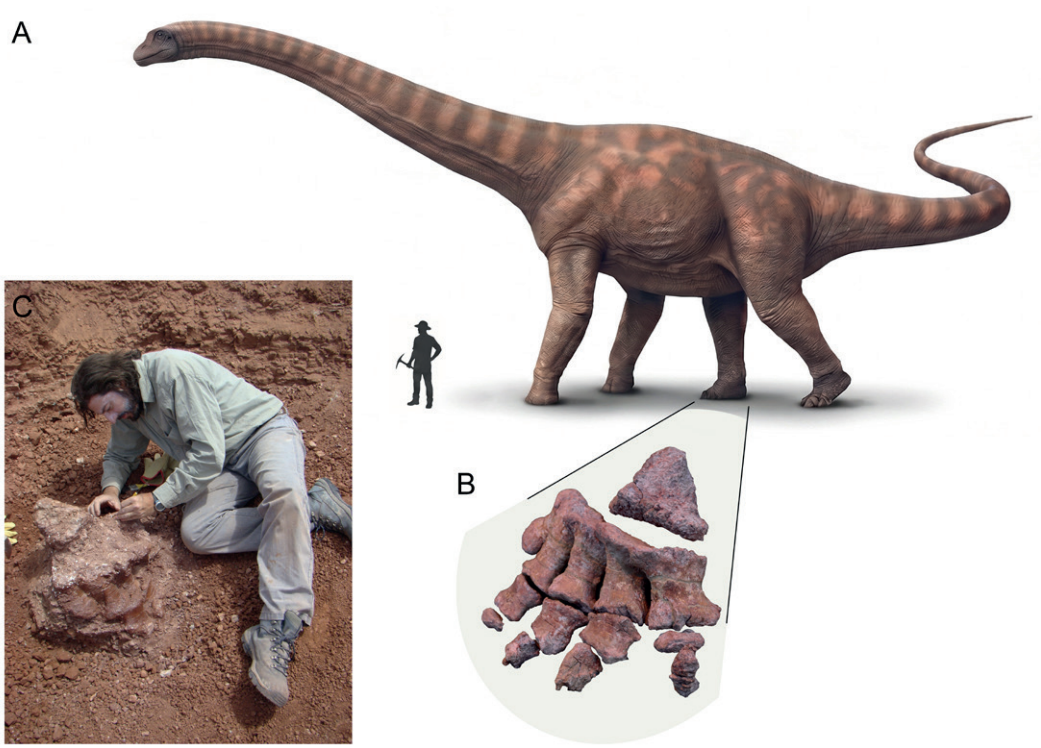


Figura 3.3. Proceso de hallazgo y descubrimiento. **A**, Reconstrucción en vida a escala de *Notocolossus*, uno de los dinosaurios más grande del mundo con un peso estimado de 60 toneladas. **B**, Pie derecho completo y articulado de *Notocolossus*, una parte del esqueleto que usualmente no se preserva en este grupo de dinosaurios. **C**, El Dr. Bernardo González Riga, líder de la expedición, durante el hallazgo de esta especie.



Figura 3.4. Trabajos de laboratorio. La preparación de huesos fósiles en laboratorio requiere instrumentos especiales, tales como percutores manuales que permiten separar la roca del fósil. Asimismo, se usan productos químicos consolidantes. **A**, Trabajo sobre un cráneo de titanosaurio (Téc. Germán Sánchez Tiviroli y Lic. Juan P. Coria). **B**, En muchas ocasiones, se aprovecha uno de los bloques de roca con yeso como base para trabajar sobre la otra cara del fósil, en este caso vértebras de un dinosaurio abelisáurido. **C**, La preparación de grandes huesos, tales como placas esternales de un titanosaurio, demanda varios meses de trabajo (Lic. Claudio Mercado). Las fotografías corresponden a labores en el Laboratorio y Museo de Dinosaurios de la Universidad Nacional de Cuyo.

Los estudios sistemáticos tienen como finalidad identificar el espécimen hallado y definir si pertenece o no a una nueva especie. Esta tarea es fundamental, dado que sienta las bases para estudios posteriores. Para identificarlo se realizan detallados estudios comparativos con los ejemplares existentes en colecciones de museos a fin de definir caracteres que sirvan para fundamentar la diagnosis.

En la descripción de nuevas especies, el ejemplar mejor conservado se denomina holotipo, y los ejemplares asociados, paratipos. Ellos son usados para una permanente comparación anatómica. En efecto, los paleontólogos dedicados a la sistemática son verdaderos anatomistas especializados en un grupo particular de vertebrado.

Para definir los holotipos, nombrar un nuevo taxón y publicar los resultados, se siguen las reglas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999). El nuevo taxón solo será válido si el estudio es publicado en una revista científica, la cual si-

gue estándares a nivel mundial como es la evaluación por pares.

Generalmente el estudio sistemático se acompaña con un análisis cladístico que permite realizar reconstrucciones filogenéticas. Estos permiten ubicar el nuevo taxón dentro del marco evolutivo del grupo al cual pertenece. Las representaciones gráficas de estos análisis son las cladogramas, los cuales muestran las hipótesis filogenéticas, es decir la relación de parentesco entre los diferentes taxones considerados en el análisis. Las cladogramas –llamados popularmente "arboles"– son realizados mediante complejos programas informáticos como TNT (Goloboff *et al.*, 2008) que permiten realizar

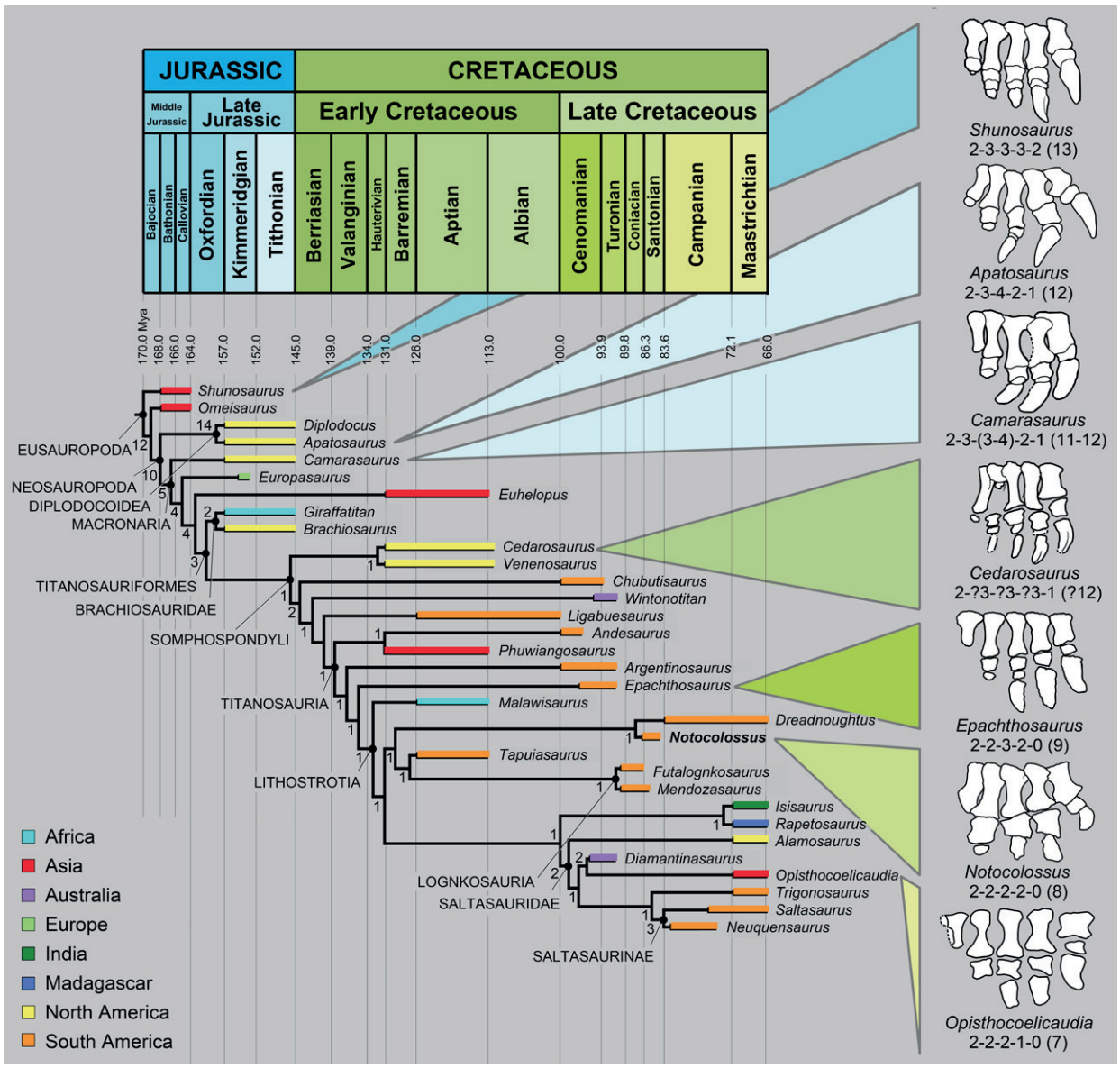


Figura 3.5. Interpretación de cladogramas. Hipótesis filogenética calibrada en el tiempo de las relaciones de parentesco de *Notocolossus* con los taxones más relevantes. La topología del árbol representada es la del único árbol más parsimonioso. Se incluyen dibujos de los pies derechos de saurópodos en vista dorsal, con sus respectivas fórmulas falángicas pedales y el número total de falanges (entre paréntesis). Puede notarse una reducción del número de falanges hacia los taxones más derivados (tomado de González Riga *et al*., 2016).

inferencias filogenéticas basado rígidamente en el criterio de optimización de máxima parsimonia (Figura 3.5). El software se encuentra diseñado para procesar matrices de datos biológicos (morfológicos y moleculares) a gran escala, emplea algoritmos exactos (*branch-and-bound*) y técnicas heurísticas avanzadas (como *parsimony ratchet*, *sectorial searches*, *tree-drifting y tree-fusing*), para minimizar eficientemente la longitud del árbol topológico. Además de la búsqueda heurística de cladogramas óptimos, el software evalúa la evolución de estados de caracteres, calcula árboles de consenso y cuantifica la robustez de los clados mediante remuestreo estadístico (*Jackknife, Bootstrap*) y soporte de robustez de los nodos (*Bremer*).

La ancestralidad común postula que distintos linajes derivan de un ancestro compartido, constituyendo clados sustentados por sinapomorfías. La parsimonia es el criterio de optimización cladística que infiere estas relaciones seleccionando aquella topología de árbol que muestre la mínima cantidad de transformaciones de caracteres, reduciendo estrictamente las hipótesis ad hoc de homoplasia (véase capítulo 11 del Tomo II de esta obra).

Enseñanza de la Paleontología en Argentina: repensando la educación superior

A partir de la reforma universitaria del año 1918, las universidades nacionales cumplen tres funciones esenciales: docencia, investigación y extensión universitaria.

Estas funciones forman un triángulo simbólico y durante mucho tiempo se han llevado adelante desarticuladamente (Talevi, 2022a). Como mencionan Bogado de Scheid y Fedoruk (2017), ante la globalización y el avance de la tecnología la educación superior debe redefinir muchas de sus tareas sustantivas, integrando los tres pilares fundamentales antes mencionados[1].

La universidad como institución social debe involucrarse de manera activa en el desarrollo social, económico y cultural de la propia sociedad (Bogado de Scheid y Fedoruk, 2017). Para cumplir este rol es necesario que entable un diálogo con la comunidad y que identifique las necesidades sociales, económicas, políticas y asistenciales. Asimismo, es importante que planifique políticas de acción para solucionar los problemas identificados. De esta manera, la Universidad puede proveer datos, estudios y acciones que complementan la labor de empresas y otras instituciones públicas o privadas (Martínez, 2005). La extensión es la función que vincula la universidad con la sociedad. Su objetivo es desarrollar proyectos que articulen los conocimientos científicos y técnicos con los saberes y experiencias del entorno.

Hace más de una década que las universidades iberoamericanas vienen trabajando en un marco conceptual y metodológico para la implementación y evaluación de la Responsabilidad Social Universitaria

[1] Coexisten diversos modos de comprender y emprender la extensión por parte de las universidades (Cano Menoni y Castro Vilaboa, 2016). Este apartado adoptará una definición del concepto de extensión universitaria que, de por sí, articula las tres funciones esenciales de la universidad:
"…proceso educativo transformador donde no hay roles estereotipados de educador y educando, donde todos pueden aprender y enseñar. Aun así, en procesos de extensión donde participan docentes y estudiantes, el rol docente debe tener un carácter de orientación permanente […] Un proceso que contribuye a la producción de conocimiento nuevo, que vincula críticamente el saber académico con el saber popular […], que tiende a promover formas asociativas y grupales que aporten a superar problemáticas significativas a nivel social […]. Es una función que permite orientar líneas de investigación y planes de enseñanza, generando compromiso universitario con la sociedad y con la resolución de sus problemas. En su dimensión pedagógica constituye una metodología de aprendizaje integral y humanizadora. La extensión y la investigación deberían ser parte de la metodología de enseñanza universitaria, lo que haría que el proceso formativo fuese integral, con un contacto directo con la realidad social, por lo tanto, humanizadora" (Udelar, 2009: 3).

(RSU)[2]. En este sentido, el aprendizaje-servicio, (siglas, A+S) es una metodología pedagógica que relaciona los contenidos de un curso con el servicio a la comunidad. La primera recibe un servicio de calidad y las/los estudiantes obtienen aprendizajes significativos y formación valórica (Jouannet *et al.*, 2013). A+S es aplicada en una infinidad de asignaturas de diferentes carreras universitarias e incluso a nivel de educación secundaria, pero son escasos los proyectos en el área científica (del Río, 2016). Implementando este tipo de metodología se puede plantear una forma distinta de enseñar paleontología, desde un enfoque interdisciplinar, dejando una visión fragmentada de las distintas disciplinas que la componen.

Por su parte, las actividades de extensión determinan la efectiva inserción de la institución en el entramado social que las contiene. Para ello, deben fortalecer procesos educativos de intercambio de saberes entre los distintos sectores y organizaciones de la comunidad y fomentar la producción de conocimiento. En este sentido, el rol del docente ocupa un lugar relevante que orienta y dirige procesos de enseñanza-aprendizaje, lleva a cabo investigaciones científico-tecnológicas y/o divulgativas, y desarrolla actividades de extensión universitaria. Una acción que permitiría llevar a cabo estas funciones a las/los docentes es integrar la extensión a la formación de todos los/las estudiantes desde el perfil de las carreras y especialmente a través de los Programas de Trabajo Social (PTS) y voluntariado. Este tipo de programas y las asignaturas (cátedras) son ámbitos que permiten reflexionar sobre nuestras prácticas docentes de manera tal de lograr la articulación de las funciones universitarias, propiciar la comunicación, el intercambio y así de esta forma integrar las funciones sustantivas desde un enfoque transdisciplinar.

En algunas Universidades (p. ej., Universidad Nacional de Río Negro, UNRN) una clara política universitaria ha sido transformar el Programa de Trabajo Social (PTS) en una práctica formativa obligatoria, es decir, en un requisito para la titulación y cuyo objetivo fundamental es que el/la estudiante asuma un compromiso social con el entorno. Los PTS pueden surgir de proyectos de extensión, voluntariado, como propuestas de las carreras, cátedras, secretarias de docencia e investigación, o a partir de demandas realizadas desde la propia sociedad (Figura 3.6). Incluso, en algunos casos se puede contemplar la posibilidad de que los integren estudiantes de distintas carreras. De esta manera, se propicia la interdisciplina (tan necesaria en paleontología) y se renuevan los planteos epistemológicos para pensar la integralidad de las funciones universitarias, es decir, investigación, formación y extensión (Bruno, 2016).

A modo de ejemplo se relata una serie de prácticas que implicaron la articulación entre docencia, extensión e investigación realizadas a través de Programas de Trabajo Social (PTS), una asignatura, y un proyecto de extensión financiado por la SPU (Secretaría de Políticas Universitarias) realizados en el marco de la Licenciatura en Paleontología de la UNRN. Estos PTS surgieron por una inquietud manifestada desde un

[2] La siguiente definición realizada por Vallaeys, 2007 proporciona una clara descripción del concepto: "La Responsabilidad Social Universitaria es una política de gestión de la calidad ética de la Universidad que busca alinear sus cuatro procesos (gestión, docencia, investigación, extensión) con la misión universitaria, sus valores y compromiso social, mediante el logro de la congruencia institucional, la transparencia y la participación dialógica de toda la comunidad universitaria (autoridades, estudiantes, docentes, administrativos) con los múltiples actores sociales interesados en el buen desempeño universitario y necesitados de él, para la transformación efectiva de la sociedad hacia la solución de sus problemas de exclusión, inequidad, y sostenibilidad" (Vallaeys, 2007: pág. 11).



Figura 3.6. Programa de Trabajo Social (PTS). **A-C**, Estudiantes de la Licenciatura en Paleontología brindando charlas y realizando actividades en la estación terminal de ómnibus de la ciudad de General Roca. **D-E**, material didáctico y folletería.

museo regional, ante la necesidad de resolver los problemas científico-tecnológicos para establecer un adecuado repositorio de los materiales (Figura 3.6). En este caso, el museo contaba con materiales paleontológicos, geológicos y zoológicos que necesitaban ser correctamente identificados, clasificados y ordenados con criterios científicos para ser reconocidos técnicamente como colecciones. El museo debía ofrecer un adecuado servicio de acceso a las colecciones para los/las investigadores/as. Además, necesita rediseñar la sala de exposición "Ciencias de La Tierra" con objetivos educativos para su exhibición a escolares y público en general. Fue así como los/las estudiantes de las licenciaturas en Paleontología y Geología desarrollaron tareas de identificación y clasificación de material paleontológico, geológico y zoológico, y la reestructuración de salas. Diseñaron diferentes materiales didácticos (gráficas, gigantografías, folletería, banners, caja de arena con réplicas de fósiles, entre otros) para realizar diversas muestras itinerantes con contenidos relacionados con Ciencias de la Tierra (para más detalle ver Talevi, 2022a, 2022b; Talevi *et al*., 2020).

Entre los resultados se logró llevar a la práctica una estrategia didáctica donde al mismo tiempo que se reacondicionaban los materiales, se utilizaron estos recursos para dictar la materia Zoología General, repasar conceptos de paleontología (paleovertebrados, paleoinvertebrados, paleobotánica, taxonomía, evolución, etc.), geología (mineralogía, sedimen-

tología, bioestratigrafía, etc.) y técnicas de conservación y preservación de material. Así, se logró complementar cuestiones teóricas y prácticas a través de problemas en situaciones reales; acentuar competencias que profundizan el pensamiento científico; valorizar y potenciar el patrimonio paleontológico, geológico y zoológico del museo; reactivar las funciones de este y brindar sugerencias pedagógicas a fin de mejorar la propuesta del Museo como ámbito educativo y cultural, entre otras (Figura 3.7).

Se incentivó a la educación y comunicación científica en los/as estudiantes de la carrera, como forma de mejorar la calidad educativa que ayudó a su vez a promover una revalorización social y educativa del patrimonio paleontológico con el fin de generar acciones críticas y responsables para su protección. En este último sentido cabe destacar que la Comunicación Pública de la Ciencia y la Tecnología (CPCT) es una herramienta relevante para promover el trabajo científico y de la ciencia en general. Como plantean Melgar *et al.* (2019), es posible promover una cultura científica desde las diferentes estrategias y propuestas de comunicación pública. Estos autores refieren a la promoción de la cultura científica, a la idea de lograr un entorno social general de apreciación, valoración y apoyo de la ciencia, de manera tal de promover la circulación y comprensión del conocimiento, mejorar la implicación ciudadana donde la sociedad se apropie de la ciencia y la tecnología. En este sentido, y como manifiesta Marioli (2019: 7), *"El incremento de los conocimientos permite el desarrollo*



Figura 3.7. Actividades de extensión en la Universidad Nacional de Rio Negro. Diferentes actividades organizadas por docentes y estudiantes para escuelas primarias.

de los pueblos y, a nivel individual, el de las personas: mientras más circula el conocimiento, más se cultiva el pensamiento. Se enfatiza, además, que el conocimiento debe ser considerado como un derecho humano universal, un bien público y social."

Las universidades y sus políticas públicas son claves y juegan un papel central a la hora de lograr la democratización de la producción del conocimiento y de la información, el empoderamiento de los conocimientos científicos por parte de la sociedad, así como en la democratización de la construcción de conocimientos sociales. Para lograr esto, es condición necesaria que las instituciones productoras de esos conocimientos (universidades, institutos de investigación, entre otras) interactúen con la sociedad, de forma tal que esta última sea un sujeto activo en la cogeneración de ese conocimiento (Melgar *et al*., 2019).

Por todo lo mencionado, la integración extensión-docencia-investigación implica nuevos desafíos. Entre ellos, plantear una nueva enseñanza que permita brindar herramientas para que las/los estudiantes obtengan diversas visiones del mundo, participen en nuevas y variadas formas de las prácticas educativas y adquieran una posición reflexiva frente a la realidad.

Una alternativa para realizar estas prácticas son los PTS y los proyectos de extensión, partiendo de la premisa de transformarlas en prácticas integradoras de las tres funciones esenciales de la Universidad. Este tipo de prácticas debería constituirse en un objetivo esencial de las instituciones de educación superior, donde a la adquisición de conocimientos específicos se sume la capacidad de poder comprender, compartir y producir significados, adoptando una actitud activa frente a la realidad social por medio de una mirada reflexiva, crítica y creativa. Asimismo, ofrecen una oportunidad de formación y puesta en práctica de la comunicación pública de la ciencia, tan necesaria desde la formación de grado, y que notablemente muestra una falta de espacios específicos institucionales para su desarrollo (Murriello, 2019, 2020).

Experiencias parcialmente similares también se vienen desarrollando en otras universidades, lo que marca una tendencia positiva e innovadora. Por ejemplo, en Mendoza, el equipo del Laboratorio y Museo de Dinosaurios ha promovido la participación de estudiantes en tareas de campo y laboratorio, y la colaboración en el montaje de exhibiciones, incluyendo la remodelación completa de la sala de Paleontología del Museo Provincial J. C. Moyano (González Riga et al., 2014; 2022). Lograr este tipo de articulación es un desafío para nuevas experiencias que nos invita ciertamente a la búsqueda creativa y urgente, tanto de posibilidades de intercambio entre cada una de esas funciones universitarias como de espacios de alternativas donde esas actividades logren armonizarse como partes de un todo a partir del trabajo interdisciplinario, intersectorial y participativo, mediante los cuales se aprenden habilidades técnicas, responsabilidad ciudadana, responsabilidad del trabajo, formación ética, entre otros (Figuras 3.8 y 3.9).



Figura 3.8. Actividades que vinculan investigación científica y docencia universitaria en el Laboratorio y Museo de Dinosaurios de la Universidad Nacional de Cuyo. **A**, enseñanza de la paleontología. **B**, tareas de laboratorio donde los estudiantes "aprenden ciencia haciendo ciencia". **C**, capacitación de campo en tareas de preservación patrimonial en el Parque Municipal Huellas de Dinosaurios. **D**, actividades de extensión social, acercando la paleontología a la sociedad.



Figura 3.9. Socialización del conocimiento científico. En muchas ocasiones, museos, laboratorio y universidades montan "reconstrucciones en vida" de vertebrados fósiles. **A**, preparación y montaje de la reconstrucción en vida de *Thanatosdrakon*, un gigantesco pterosaurio. La obra fue realizada por el paleoartista Fernando Cardenas (en la foto el Lic. Juan Pedro Coria y la Dra. María Belén Tomaselli). **B**, el Dr. Leonardo Ortiz David -autor del estudio- en la presentación de *Thanatosdrakon amaru*, el pterosaurio más grande del continente, el día de su publicación científica.

PROTECCIÓN DE RESTOS FÓSILES

Los paleontólogos/as tienen un rol importante en actividades de asesoramiento y gestión vinculadas a la protección de los restos fósiles. Esto se da no sólo en los museos y repositorios de colecciones, sino también en parques naturales y en obras donde determinados emprendimientos productivos o acciones individuales pueden dañar fósiles que se encuentran en subsuelo. En este sentido, la *expertise* sobre el entorno geológico y tafonómico resulta clave para desempeñar este rol en la sociedad.

Además, existe una fuerte lucha contra el tráfico ilegal de bienes culturales. En este contexto, es frecuente la consulta a paleontólogos/as que actúan como peritos en la identificación de fósiles que son trasladados con fines de comercialización (actividad penada legalmente en varios países).

Marco legal en Argentina y otros países de América Latina

En América Latina los restos fósiles y sus yacimientos pertenecen a la sociedad y están resguardados por leyes de cada Estado. Esto significa un largo trabajo de valoración de los bienes naturales y culturales.

Por ejemplo, en Argentina la primera ley sobre la protección de los yacimientos fósiles fue la Ley N.º 9.080 del año 1913. Posteriormente fue promulgada la ley nacional N.º 25743/03 sobre "Protección del Patrimonio Arqueológico y Paleontológico" estableciendo que el Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia fuera la autoridad de aplicación en temas paleontológico a nacional. Son sus competencias llevar el Registro Nacional de Yacimientos, Colecciones y Restos paleontológicos, autorizar el traslado de materiales en préstamo al exterior y gestionar la repatriación de materiales paleontológicos argentinos que se encuentran en el exterior. También se encarga del registro nacional de infractores y reincidentes a la ley nacional.

Por su parte, las provincias argentinas ejercen la tutela del patrimonio paleontológico en sus jurisdicciones mediante leyes provinciales y sus decretos reglamentarios. En estos casos, las Direcciones de Patrimonio Cultural o las Secretarías de Cultura son las autoridades de aplicación a nivel provincial. Tienen como tarea otorgar las concesiones o autorizaciones de investigación, aplicar sanciones, y autorizan préstamos y traslados de una provincia a otra.

De forma similar, los diferentes países latinoamericanos cuentan con leyes que protegen los restos fósiles, tales como: Brasil (Constitución Nacional, Ley N.º 4.146/1942), Chile (Ley N.º 17.288 sobre Monumentos Nacionales), Colombia (Ley N.º 896/2004), Ecuador (Suplemento R.O. N.º 465 Codificación de la Ley de Patrimonio Cultural), Paraguay (Constitución Nacional Ley N.º 946/82 de Protección a los Bienes Culturales), Perú (Ley N.º 28.296 de Patrimonio Cultural de la Nación), Uruguay (Ley N.º 14.040), Bolivia (Ley N.º 530 de 2014 y modificatorias) y Venezuela (Ley de Protección y Defensa del Patrimonio Cultural de 1993, N.º 4623) (véase Capítulo 4).

A nivel internacional existen disposiciones que alientan la protección de los bienes paleontológicos. Por ejemplo, la 16° Reunión de la Conferencia General de la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO) celebrada en París estuvo centrada en impedir la importación, la exportación y la

transferencia de propiedad ilícitas de bienes culturales. Aquí se consideran bienes culturales los objetos que, por razones religiosas o laicas, hayan sido expresamente designados de importancia para la arqueología, la prehistoria, la historia, la literatura, el arte o la ciencia, las colecciones y ejemplares raros de zoología, botánica, mineralogía, anatomía, y los objetos de interés paleontológico. En dicha Convención se destacan diferentes aspectos: (a) que el intercambio de bienes culturales entre las naciones -con fines científicos, culturales y educativos- aumenta los conocimientos sobre la civilización humana, enriquece la vida cultural e inspira el respeto y la estima entre las naciones, (b) que los bienes culturales son uno de los aspectos fundamentales de la civilización y que adquieren su verdadero valor cuando son estudiados y conocidos, (c) que todo Estado tiene el deber de proteger el patrimonio constituido por los bienes culturales existentes en su territorio contra los peligros de robo, excavación clandestina y exportación ilícita. De igual manera, se han realizado convenciones internacionales en Roma (1995) y en San Salvador (1976) que alientan a los países a trabajar contra el tráfico ilícito y el saqueo de bienes paleontológicos.

Procedimientos y experiencias de rescate de fósiles en obras con remoción de suelo

Cuando las rocas sedimentarias quedan expuestas en la superficie, en lo que denominamos "afloramientos", sufren procesos de descompresión, meteorización y erosión. Aquí, los restos fósiles en superficie son objetos vulnerables a cualquier tipo de destrucción, sea natural o antrópica. Las actividades humanas que realizan movimiento de suelo pueden afectar la integridad de los restos fósiles e incluso destruirlos por completo. Por ello, el Estado controla la actividad de las empresas, principalmente mineras, petroleras y viales, las que deben realizar un Informe Preliminar o Línea de Base Patrimonial Paleontológica. Estos estudios guiarán la posterior Evaluación de Impacto Ambiental (EIA).

En Argentina, la EIA es el procedimiento obligatorio que permite identificar, predecir, evaluar y mitigar los potenciales impactos que una obra o actividad puede causar al ambiente en el corto, mediano y largo plazo (Figura 3.10). Es un instrumento que se aplica previamente a la toma de decisiones sobre la ejecución de un proyecto y tiene un carácter preventivo previsto en la Ley General del Ambiente (N.º 25.675). La autoridad se expide a través de una Declaración de Impacto Ambiental (DIA) o Certificado de Aptitud Ambiental (CAA) según la norma particular de cada jurisdicción. Estos documentos son conocidos como "licencia ambiental" en la mayoría de los países.

El documento técnico central de la EIA es el Estudio de Impacto Ambiental (EsIA) que realiza la empresa y contiene una valoración de los potenciales impactos ambientales y sociales que el proyecto puede causar y las medidas de prevención, mitigación y compensación que se proponen[3]. Un procedimiento de EIA tiene distintas etapas (Figura 3.10), que pueden variar de acuerdo con lo previsto en cada marco normativo. Las etapas generales de un EIA son:

- **Aviso de Proyecto**: es el documento por el cual se da inicio al procedimiento.
- **Categorización (*screening*):** permite deter-

[3] Detalles en https://www.argentina.gob.ar/ambiente/desarrollo-sostenible/evaluacion-ambiental/evaluacion-de-impacto-ambiental

minar si un proyecto debe estar o no sujeto a un procedimiento de EIA, según su nivel de complejidad ambiental.

- **Determinación del alcance (*scoping*)**
- **Términos de Referencia (TDR)**: se establecen términos de referencia o especificaciones técnicas para la realización del EsIA.
- **Revisión del Estudio de Impacto Ambiental**: en esta instancia se evalúa el EsIA que ha sido elaborado por el proponente del proyecto, con el objetivo de verificar si la información provista es suficiente para la toma de decisiones. Dependiendo del caso, la autoridad ambiental solicita consultas a organismos sectoriales o entidades con competencia en la materia (Universidades, Instituciones científicas). También puede solicitar información y/o la realización de estudios adicionales.
- **Participación pública**: se efectiviza mediante la realización de una audiencia pública convocada por la autoridad ambiental, conforme lo establece el Acuerdo de Escazú[4].

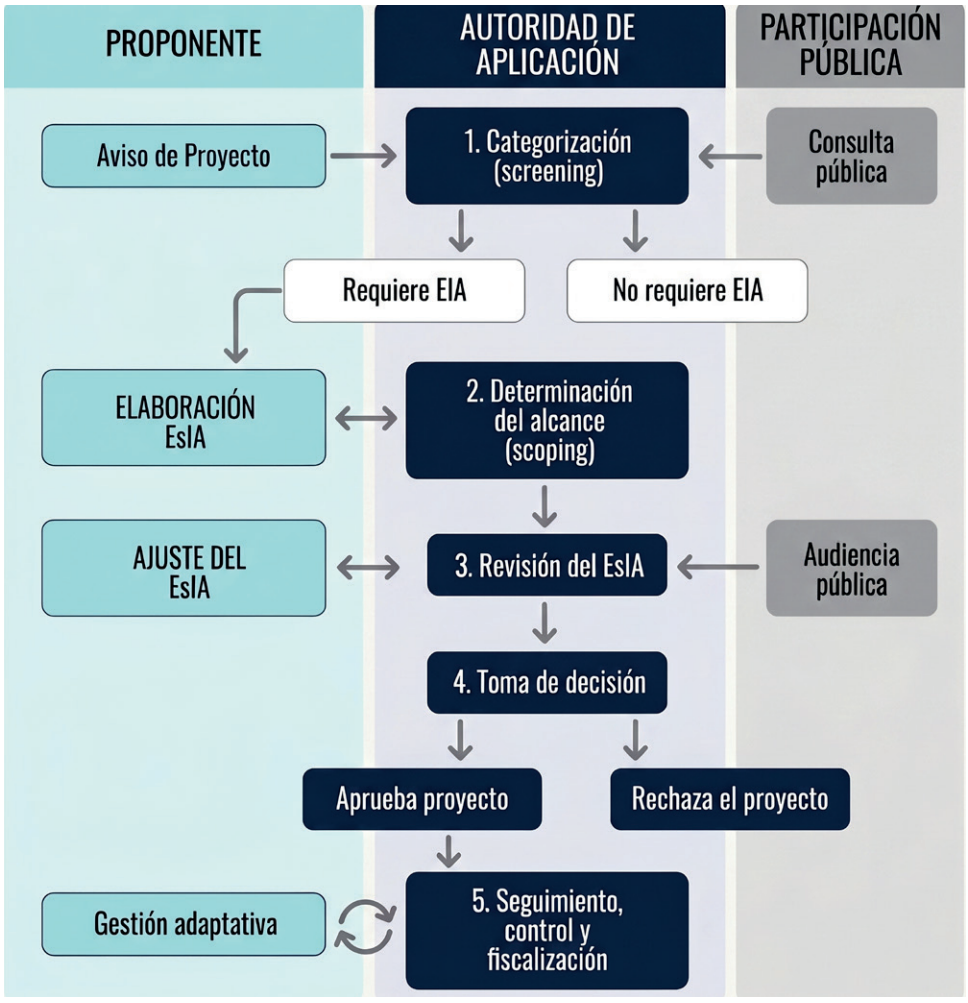


Figura 3.10. Etapas del proceso de EIA para Argentina (modificado de la Guía para la elaboración de Estudios de Impacto Ambiental, 2023[5]).

[4] Detalles en https://www.argentina.gob.ar/ambiente/desarrollo-sostenible/evaluacion-ambiental/evaluacion-de-impacto-ambiental

[5] Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Argentina. https://www.argentina.gob.ar/ambiente/desarrollo-sostenible/evaluacion-ambiental/guias-de-evaluacion-ambiental/esia

- **Toma de decisión**: se confecciona un informe técnico de análisis del EsIA junto al informe de resultados de la participación ciudadana. Estos documentos fundamentan la toma de decisión por parte de la autoridad ambiental, que puede otorgar o no la autorización ambiental para la ejecución del proyecto de obra.

La autoridad se expide a través de una declaración de impacto ambiental (DIA) o Certificado de Aptitud Ambiental (CAA). En caso de que sea favorable, establece las medidas que deben realizarse previo y durante su ejecución. Además, se establecen acciones de seguimiento, control y fiscalización. El no cumplimiento de estos implica la aplicación de sanciones económicas y la paralización de las actividades.

En este marco normativo, las empresas y particulares que realicen actividades que implican remoción de suelo, en los estudios de EIA deben incluir apartados específicos vinculados a la protección de restos fósiles y sus yacimientos. En principio, todos los proponentes deben incluir en su EIA un análisis de potencial o "sensibilidad" paleontológica y sus procedimientos para proteger los restos fósiles.

Dado que los paleontólogos tienen un rol fundamental en estos estudios, es importante incorporar estos conceptos en la enseñanza universitaria.

Caso de estudio: mega-rescate paleontológico en Argentina

En Argentina son frecuentes los trabajos de supervisión de obras y rescates paleontológicos. Aquí se describe un trabajo de gran envergadura y complejidad que incluyó el rescate de más de cien toneladas de restos fósiles en la provincia de Mendoza. Fue efectuado entre los años 2009 y 2013 bajo la dirección del primer autor de este capítulo en el Proyecto Potasio Río Colorado (González Riga *et al.*, 2014; 2022).

El proyecto se desarrolló en la misma región donde González Riga había realizado su tesis doctoral, descubriendo el primer dinosaurio saurópodo de la provincia (*Mendozasaurus neguyelap,* González Riga, 2003; 2005; González Riga *et al.*, 2018). Posteriormente efectuó el descubrimiento de otras especies, tales como *Malarguesaurus florenciae* (González Riga *et al.*, 2009) y *Notocolossus gonzalezparejasi*, este último, uno de los dinosaurios más grandes del mundo (González Riga et al., 2016, Paul, 2019) (Figura 3.3).

El interés de la empresa era extraer sales de potasio (silvinita) del subsuelo, las cuales se usan principalmente como fertilizante agrícola. Para ello realizó caminos, puentes, piletas de evaporación y líneas eléctricas, siguiendo el procedimiento de EIA.

Los estudios paleontológicos se iniciaron con un relevamiento que incluyó un mapeo de "potencial paleontológico", definido específicamente en base a factores geo-paleontológicos. Para cada sector del mapa fueron definidos procedimientos técnicos específicos que garantizaban la preservación de los restos fósiles. En el marco de la DIA, González Riga convocó a profesionales de varias provincias argentinas, conformando un numeroso equipo integrado por 7 paleontólogos y 40 técnicos de campo que se distribuyeron entre labores de monitoreo permanente de cada máquina excavadora y tareas de rescate de fósiles. La labor de coordinación de excavaciones estuvo a cargo de Ortiz David, también coautor de este capítulo (Figura 3.11).

El equipo estableció procedimientos específicos que garantizaron el correcto manejo patrimonial, asegurando la preservación de



Figura 3.11. Caso de estudio: mega-rescate paleontológico en Argentina. Trabajos de preservación patrimonial del equipo paleontológico durante las obras de la empresa VALE S.A. en la provincia de Mendoza, Argentina. **A**, monitoreo de una máquina excavadora, tarea primordial que permite identificar restos fósiles durante el movimiento de suelo en zonas de alto potencial paleontológico. **B**, tareas de rescates de un dinosaurio titanosaurio. **C**, traslado de los restos fósiles rescatados para su preparación técnica, conservación y estudio científico. De esta manera se garantiza la preservación del patrimonio paleontológico.

todos los restos fósiles hallados, totalizando 160 toneladas. Estos trabajos, ejecutados entre los años 2011 y 2013, comprendieron 700 días de trabajo permanente en terreno.

Los procedimientos se resumen mediante la "triada de preservación de restos fósiles", la cual incluye tres pasos bien definidos: zonas-obras-procedimientos (Figura 3.12).

Zona paleontológica. Caracterizada como

"zona paleontológica de alto, bajo y nulo potencial" surge de la identificación de formaciones geológicas con potencial de portar restos fósiles, la identificación de facies sedimentarias vinculadas a modos tafonómicos precisos (ver Capitulo 5 de este Tomo), variaciones laterales de facies a nivel decimétrico a métrico, y la geomorfología (cárcavas y cañones, fallas y pliegues que controlan la extensión de los afloramientos o los enmascaran).

Obras. Comprende el análisis de las obras a realizarse sobre el mapa de potencial paleontológico. Este entrecruzamiento de datos permite diseñar los procedimientos a seguir. El conocimiento de las obras es fundamental dado que en cada región y proyecto éstas tienen características técnicas particulares. Algunas involucran excavaciones de varios metros mientras que otras comprenden nivelaciones de terreno. Un ejemplo claro ocurre cuando las obras son más profundas que los estratos aluviales o basálticos y llegan en subsuelo a estratos con fósiles; en ese caso, se consideran de alto potencial.

Procedimientos. Son específicos de cada región y obra y tienen en cuenta las etapas de construcción y su profundidad. Aquí el monitoreo permanente y las actividades de hallazgos y rescates deben coordinarse adecuadamente.

El trabajo efectuado permitió identificar más de 20 sitios que requirieron rescates, en los cuales se hallaron y recuperaron una gran diversidad de vertebrados incluyendo varios ejemplares articulados y parcialmente articulados de saurópodos titanosaurios aún en estudio (González et al., 2012; González y Lamanna, 2014), una nueva especie de titanosaurio denominado *Quetecsaurus rusconii* (González Riga y Ortiz David, 2014), el pterosaurio gigante *Thanatosdrakon amaru* (Ortiz David *et al*., 2018, 2022, 2024), un nuevo terópodo abelisáurido en estudio (Ortiz David *et al.,* 2023), y diferentes tortu-



Figura 3.12. Gestión de protección del patrimonio paleontológico en obras. Triada de preservación de restos fósiles que incluye tres pasos bien definidos: zonas-obras-procedimientos.

gas y peces, entre otros (Figuras 3.13 y 3.14). Estos procedimientos han sido aplicados posteriormente a diversos proyectos (minería, petróleo y obras civiles) desde el equipo del Laboratorio y Museo de Dinosaurios, sentando antecedentes para su aplicación en obras de gran escala desarrolladas en otras provincias argentinas.



Figura 3.13. Tareas de rescate durante obras. **A**, El equipo paleontológico de Mendoza trabajando con martillo neumático y herramientas manuales sobre una nueva especie de titanosaurio. **B**, realización de megabloques, en primer plano un cuello completo y articulado de titanosaurio cuyo bochón pesó 13.000 kg. **C**, El equipo de rescate con el Dr. Bernardo González Riga (director del equipo), el Dr. Leonardo Ortiz David (coordinador de rescates) en el frente. El ejemplar rescatado se compone de restos craneales, cuello articulado, sacro, vertebras dorsales y caudales, y numerosos huesos apendiculares.



Figura 3.14. La magnitud de los estudios paleontológicos puede apreciarse aquí donde se ha colocado una reconstrucción en vida de uno de los titanosaurios hallados, junto al camión y grúa que cargan sus restos fósiles (Mendoza, Argentina).

Creación y gestión de áreas naturales

Argentina tiene una gran tradición en la creación de Áreas Naturales Protegidas (ANP) ya que en 1903 se convirtió en el tercer país de América en impulsar el desarrollo de áreas protegidas cuando el perito Francisco Moreno cedió a la Nación cerca de 7.500 hectáreas ubicadas en cercanías de Laguna Frías y Puerto Blest, al oeste del lago Nahuel Huapi, con el fin de consagrarlas como "parque público natural". El Sistema Federal de Áreas Protegidas (SiFAP) se constituyó en el año 2003 mediante un acuerdo firmado por la Administración de Parques Nacionales (APN), la entonces Secretaría de Ambiente y Recursos Naturales (hoy Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible) y el Consejo Federal de Medio Ambiente (CoFeMA). El SFAP cuenta con 545 Áreas Protegidas terrestres registradas que representan un 16,17% del territorio nacional los cuales incluyen aquellos de jurisdicción nacional, provincial y de reconocimiento internacional (como reservas de biósfera, sitios Ramsar y patrimonio de la humanidad). Asimismo, existen áreas naturales paleontológicas que no integran el registro del SiFAP, pero forman parte de circuito integrado de áreas protegidas municipales o provinciales.

Existen diferentes Áreas Naturales Paleontológicas en Argentina, entre las cuales pueden mencionarse el Parque Nacional y Monumento Natural Bosques Petrificados de Jaramillo en Santa Cruz; ANP Rocas Coloradas en Comodoro Rivadavia, Chubut; ANP Bosque Petrificado Sarmiento en el Departamento de Sarmiento, Chubut; Parque Paleontológico Bryn Gwyn en el Departamento de Gaiman, Chubut; ANP Paso Córdoba en General Roca, Río Negro; ANP Valle Cretácico en El Cuy, Río Negro; Reserva Provincial Auca Mahuida en Pehuenches y Añelo, Neuquén; Parque Municipal Cretácico Huellas de Dinosaurios en Malargüe, Mendoza; Parque y Reserva Nacional Sierra de las Quijadas en Belgrano y Ayacucho, San Luis; Reserva Geológica, Paleontológica y Arqueológica Pehuen Có en Monte Hermoso, Buenos Aires; Parque Provincial Ischigualasto en Valle Fertil, San Juan; Parque Nacional Talampaya en Coronel Varela e Independencia, La Rioja; Parque Geológico Provincial Sanagasta en Villa Sanagasta, La Rioja; Reserva Paleontológica Toropí en Bella Vista, Corrientes; entre otros.

Uno de los aspectos más destacable de la creación de áreas naturales vinculadas a la preservación de yacimientos fósiles es el rol ético que han tenido los paleontólogos/as y técnicos/as para proponer su creación, gestionar su manejo y coordinar las instituciones. Asimismo, es importante la confección de planes de manejo y la puesta en valor de los bienes naturales, incluyendo no sólo el marco paleontológico sino el geológico, arqueológico, geomorfológico y paisajístico en su conjunto. Este aspecto es fundamental en el campo de la gestión paleontológica o de áreas naturales. En Argentina han actuado en esta gestión personal de CONICET, Universidades Nacionales o Fundaciones, como la Feliz de Azara.

A modo de ejemplo, se puede citar en Mendoza el Parque Provincial Cordón del Plata, ubicado en la alta Cordillera Frontal. Fue creado en el año 2011 por un equipo de investigadores del CONICET integrado por especialistas en paleontología (Dr. Bernardo González Riga), glaciología (Dr. Darío Trombotto, Téc. José Hernández), fauna (Lic. Fernando Videla), flora (Dr. Eduardo Méndez) y arqueología (Dr. Roberto Bárcena), recibiendo la colaboración del andinista Arq. Pablo D. González.

También en Mendoza, el Parque Municipal Huellas de Dinosaurios de Malargüe fue el resultado de investigaciones y gestiones durante 18 años (Figura 3.15). Las primeras huellas fósiles fueron descubiertas y estudiadas por el Dr. Bernardo González Riga, quien con la Dra. Mercedes Prámparo, propusieron su creación y gestionaron los primeros años del plan de manejo (2006-2017). Entre los años 2018 y 2026 los Dres. María Belén Tomaselli y Leonardo Ortiz David coordinaron las tareas de investigación, preservación y apertura del parque. Hoy cuenta con infraestructura, guardaparques, visitas guiadas y permanente mantenimiento, constituyendo un recurso para la comunidad local. En el yacimiento se hicieron descubrimientos de dos nuevos icnotaxones (*Titanopodus* González Riga y Calvo, 2009) y *Teratopodus* (Tomaselli *et al*., 2021). En este proceso fue importante la tesis doctoral de M.B. Tomaselli, quien lideró nuevos descubrimientos de huellas mediante técnicas avanzadas. Asimismo, realizó –junto con el equipo- una gran labor de preservación patrimonial acercando las investigaciones científicas a la sociedad mediante una estrecha vinculación con el gobierno local y provincial (Tomaselli et al., 2023).

Por su parte, el Parque Provincial Ischigualasto (San Juan) es gestionado y asesorado

por investigadores del CONICET y del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de San Juan (Alcober y Martínez, 2022). Finalmente, el Parque Nacional Talampaya (La Rioja) es preservado mediante una coordinación conjunta de la Administración de Parques Nacionales y científicos del CRILAR (Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica de La Rioja - CONICET) (Fiorelli et al., 2022).



Figura 3.15. El Parque Cretácico Huellas de Dinosaurios de Malargüe. **A**, el equipo del Laboratorio y Museo de Dinosaurios, quienes descubrieron e investigaron las huellas, y realizaron tareas de gestión para la creación del parque y su preservación técnica in situ (de izquierda a derecha Juan Pedro Coria, Leonardo Ortiz David, Bernardo González Riga, María Belén Tomaselli y Germán Sánchez). **B**, última campaña de preservación previa a la inauguración del parque. Durante la gestión técnica se realizaron alrededor de 25 campañas durante 18 años. **C**, cientos de visitantes durante la inauguración del parque el día 18 de mayo de 2024.

CONCLUSIONES

La paleontología se sitúa en la intersección entre la biología y la geología, ocupando un lugar privilegiado en el marco de las ciencias naturales. Su impacto trasciende el ámbito académico dado que sus descubrimientos enriquecen el patrimonio cultural, nutren el conocimiento universitario y dinamizan la labor de los museos y parques naturales. Además, al ser considerados bienes de dominio público en numerosas legislaciones del mundo, los restos fósiles están amparados por rigurosos procedimientos de preservación. De este modo, los parques y reservas naturales que atesoran yacimientos de fósiles se consolidan como escenarios clave para la generación de conocimiento científico y nuestras estrategias educativas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos especialmente al Dr. Adrián Giacchino, Fundador y presidente de la Fundación de Historia Natural Félix de Azara, por apoyar y financiar la edición de este libro. También agradecemos al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), a la Universidad Nacional de Cuyo (Mendoza), al Museo Carmen Funes, Plaza Huincul (Neuquén), a la Universidad Nacional de Río Negro (Río Negro) y a otros organismos que subsidiaron y apoyaron el desarrollo de nuestras investigaciones.

GLOSARIO

Bioestratigrafía. Disciplina de la geología que se estudia el ordenamiento, correlación y datación relativa de las rocas sedimentarias mediante el análisis de los fósiles guías y biozonas.

Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Conjunto de reglas y recomendaciones formalmente aceptadas que regulan la aplicación científica de los nombres taxonómicos de los animales (tanto extintos como vivientes), garantizando estabilidad en la nomenclatura.

Descubrimiento: Reconocimiento y descripción del valor científico de un hallazgo fósil. Implica el procesamiento, análisis interpretativo y la contextualización científica del material fósil hallado.

Hallazgo: Acción o resultado de encontrar un fósil, sea de forma fortuita o mediante actividades de exploración y prospección.

Holotipo. Espécimen único (fósil o actual) designado explícitamente por el autor de una especie al publicar su descripción original. Funciona como referente estándar y portador primario del nombre científico.

Paratipo. Cada uno de los especímenes adicionales de la serie tipo citados y estudiados explícitamente en la descripción original junto al holotipo. Sirven para documentar la variación intraespecífica de la nueva entidad taxonómica.

Sistemática filogenética. Es una disciplina biológica dentro de la biología sistemática dedicada a reconstruir la historia evolutiva de los organismos y clasificarlos de manera estricta según su ancestralidad común. Su principio rector exige que la taxonomía refleje con exactitud la filogenia, reconociendo como válidos únicamente a los grupos monofiléticos (clados); es decir, agrupaciones que incluyen a un ancestro común exclusivo y a la totalidad de sus linajes descendientes.

Cladística (o análisis cladístico). Es la metodología cuantitativa utilizada dentro de la sistemática filogenética para inferir relaciones de parentesco. Su núcleo analítico consiste en agrupar taxones basándose de forma exclusiva en el reconocimiento de estados de caracteres derivados compartidos (sinapomorfías). A partir de matrices de datos morfológicos y/o moleculares, y mediante el uso de criterios de optimización matemática (predominantemente la máxima parsimonia), la cladística genera cladogramas: hipótesis topológicas testeables empíricamente que grafican la secuencia relativa de ramificación evolutiva.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alcober, O. A. y Martínez, R. N. (2022). Museo de Ciencias Naturales de San Juan: Historia y aporte a la paleoherpetología del Mesozoico inferior. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, *22*(1), 107–131. https://doi.org/10.5710/PEAPA.27.06.2021.377

Barker, G. y Kitcher, P. (2024). *Filosofía de la ciencia: Una nueva introducción*. Ciencia y Realidad.

Benedetto, L. (2019). *El continente de Gondwana a través del tiempo: Una introducción a la geología histórica* (3.ª ed.). Academia Nacional de Ciencias.

Bogado de Scheid, L. y Fedoruk, S. (2017). *Rol de las universidades. Docencia–investigación y extensión: Una relación imprescindible*. https://www.unl.edu.ar/iberoextension/dvd/archivos/ponencias/mesa3/rol-de-lasuniversidades-doc.pdf

Booth, W. C., Colomb, G. y Williams, J. M. (2001). *Cómo convertirse en un hábil investigador*. Gedisa.

Bruno, D. P. (2016). Curricularizar la extensión para integrar y territorializar la práctica universitaria. *Cuadernos de H Ideas*, *10*(10). http://www.perio.unlp.edu.ar/ojs/index.php/cps/article/view/3727

Bunge, M. (2001). *La ciencia, su método y su filosofía*. Sudamericana.

Cano Menoni, A. y Castro Vilaboa, D. (2016). La extensión universitaria en la transformación de la educación superior: El caso de Uruguay. *Andamios, Revista de Investigación Social*, *13*(31), 313-337.

Chalmers, A. F. (1982). *¿Qué es esa cosa llamada ciencia?* Siglo Veintiuno Editores.

del Río, R. (2016). Aplicación de la metodología aprendizaje servicio en un curso de Química. *RIDAS, Revista Iberoamericana de Aprendizaje y Servicio*, *2*, 172-179. https://doi.org/10.1344/RIDAS2016.2.9

Coria, R. A. (2001). *Dinosaurios en la Patagonia*. Rubo Sur, Editorial Suamericana. Buenos Aires: 190 p. ISBN: 950-07-2095-7

Fernández López, S. (2000). *Temas de tafonomía* [Manuscrito inédito]. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid.

Fiorelli, L. E., Hechenleitner, E. M. y Amelotti, I. (2022). Paleoherpetología riojana desde el CRILAR: una historia de hallazgos y transferencia. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, *22*(1), 88–106.

Freire, P. (1997). *Pedagogía de la autonomía: Saberes necesarios para la práctica educativa*. Siglo XXI Editores.

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, Argentina. *Ameghiniana*, *40*(2), 155-172.

González Riga, B. J. (2005). Nuevos restos fósiles de Mendozasaurus neguyelap (Sauropoda: Titanosauridae) del Cretácico Tardío de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, *42*(3), 535-538.

González Riga, B. J. (2020). Enseñar ciencia haciendo ciencia. En R. Piezzi y M. Tovar (Comps.), *Historia de un proyecto transgeneracional: Las ciencias básicas en la Universidad Nacional de Cuyo* (pp. 81–93). Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo.

González Riga, B. J. y Calvo, J. O. (2009). A new wide-gauge Sauropod track site from the Late Cretaceous of Mendoza, Neuquén Basin, Argentina. *Palaeontology*, *52*(3), 631-640.

González Riga, B. J. y Ortiz David, L. D. (2014). A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous (Cerro Lisandro Formation) of Mendoza Province, Argentina. Ameghiniana, 51(1), 3-25.

González Riga, B. J. y Lamanna, M. (2014). *Exceptionally-preserved titanosaurs from Mendoza Province, Argentina, provide new data on sauropod pedal evolution and diversity* [Actas de congreso]. 4th International Palaeontological Congress, Mendoza, Argentina.

González Riga, B. J., Gutiérrez, P., Sánchez Tiviroli, G., Pascual Tudanca, M. y Pinto, L. (2014). *Aportes para el aprendizaje en ciencias: Experiencia en el laboratorio de dinosaurios (Mendoza, Argentina)* [Actas de congreso]. XIX Congreso Geológico Argentino.

Gonzalez Riga, B. J., Lamanna, M. C., Ortiz David, L. D., Calvo, J. O. y Coria, J. P. (2016). A gigantic new dinosaur from Argentina and the evolution of the sauropod hind foot. Scientific reports, 6(1), 19165.

González Riga, B. J., Mannion, P. D., Poropat, S. F., Ortiz David, L. D. y Coria, J. P. (2018). Osteology of the Late Cretaceous Argentinean sauropod dinosaur Mendozasaurus neguyelap: Implications for basal titanosaur relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *XX*, 1–46.

González Riga, B. J., Monardez, C., Ortiz David, L. y Redonte, G. (2012). *Uso de escaneo laser 3D en el mapeo tafonómico de un titanosaurio articulado (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico de Mendoza, Argentina* [Actas de congreso]. Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina, General Roca, Argentina.

González Riga, B. J., Ortiz David, L. D., Tomaselli, M. B. y Coria, J. P. (2022). Laboratorio y Museo

de Dinosaurios de la Universidad Nacional de Cuyo: Fundación, historia y descubrimientos científicos. En Z. Gasparini, L. Salgado y J. Desojo (Eds.), *Paleoherpetología en la Argentina: 150 años de historia*. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, *22*(1), 132-147.

González Riga, B. J., Previtera, E. y Pirrone, C. (2009). Malarguesaurus florenciae gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Cretaceous Research*, *30*, 135-148.

International Commission on Zoological Nomenclature [ICZN]. (1999). *International code of zoological nomenclature* (4.ª ed.). The International Trust for Zoological Nomenclature.

Jouannet, C., Salas, M. H. y Contreras, M. A. (2013). Modelo de implementación de Aprendizaje Servicio (A+S) en la UC: Una experiencia que impacta positivamente en la formación profesional integral. *Calidad en la Educación*, (39), 197-212. https://doi.org/10.4067/S0718-45652013000200007

Marioli, J. M. (2019). Prólogo. En M. F. Melgar, A. Chiecher, P. Paoloni y J. F. Defendi (Eds.), *Comunicación pública de la ciencia: ¿Cómo lo hacemos nosotros y cómo lo hacen otros?* UniRío Editora.

Martínez, C. (2005). *Lineamientos estratégicos de gestión tecnológica en el proceso de vinculación universidad-sector productivo*. EDILUZ; La Universidad del Zulia.

Melgar, M. F., Chiecher, A., Paoloni, P. y Defendi, J. F. (2019). *Comunicación pública de la ciencia: ¿Cómo lo hacemos nosotros y cómo lo hacen otros?* UniRío Editora.

Murriello, S. (2019). Popularizar la ciencia. *Actualidad Universitaria*, (80), 14.

Murriello, S. (2020). Comunicación pública de la CyT ¿en el fondo del ropero? *Ciencia, Tecnología y Política*, *3*(5). https://revistas.unlp.edu.ar/CTyP/article/download/10755/9671/34949

Ortiz David, L. D, González Riga, B. J. y Kellner, A. W. A. (2018). Discovery of the largest pterosaur from South America. *Cretaceous Research* 83: 40-46.

Ortiz David, L. D, González Riga, B. J. y Kellner, A. W. A. (2022). *Thanatosdrakon amaru*, gen. et sp. nov., a giant azhdarchid pterosaur from the Upper Cretaceous of Argentina. *Cretaceous Research* 137: 105228.

Ortiz David, L. D., González Riga, B. J., Canale, J. I., Tomaselli, M. B., Coria, J. P. y Novas, F. E. (2023). Anatomía axial del espécimen UNCUYO-LD 308 y comentarios sobre las variaciones en las vértebras de los abelisáuridos del cretácico superior sudamericano. *Pe-APA* 24(2): R20.

Ortiz David, L. D., González Riga, B. J., Casal, G., Tomaselli, M. B., Mercado, C. R., Coria, J. P. y Sánchez, G. (2024). De autapomorfías a artefactos tafonómicos: análisis sobre la deformación plástica presente en elementos axiales de *Thanatosdrakon amaru* In*: Actas de la Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina (RCAPA).*

Paul, G. (2019). Determining the largest known land animal: A critical comparison of differing methods for restoring the volume and mass of extinct animals. *Annals of Carnegie Museum*, *85*(4), 335–358.

Reale, G. y Antiseri, D. (2010). *Historia del pensamiento filosófico y científico. Tomo I: Antigüedad y Edad Media*. Herder.

Serra Varela, S. (2020). Prácticas de innovación pedagógica, vinculación científica-tecnológica y extensión universitaria: Experiencias en paleontología y geología en la Universidad Nacional de Río Negro. *Ciencia, Docencia y Tecnología*, *30*(61). *(Nota: Se asume que es el mismo trabajo que Talevi et al., 2020).*

Talevi, M. (2022a). *Un puente entre la docencia, la extensión universitaria y la investigación: Experiencias en el campo de la paleontología* [Trabajo final de posgrado]. Universidad Nacional de Río Negro.

Talevi, M. (en prensa). *Ciencias de la Tierra y comunidad*. Publicación Académica de Extensión Universitaria. Colección Enlaces, Editorial UNRN.

Talevi, M., Diez, M. A. y Serra Varela, S. (2020). Prácticas de innovación pedagógica, vinculación científica-tecnológica y extensión universitaria: Experiencias en paleontología y geología en la Universidad Nacional de Río Negro. *Ciencia, Docencia y Tecnología*, *30*(61).

Tomaselli, M. B., Ortiz David, L. D., González Riga, B. J., Coria, J. P., Mercado, C. R., Guerra, M. y Sánchez Tiviroli, G. (2021). New titanosaurian sauropod tracks with exceptionally well-preserved claw impressions from the Upper Cretaceous of Argentina. *Cretaceous Research*, *129*, 104990. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104990

Tomaselli, M. B., Ortiz David, L. D., González Riga, B. J., Coria, J. P., Mercado, C. R., Sánchez Tiviroli, G., Gutierrez, A. P. y Rivarola, M. (2023). *De la investigación científica a la socialización del conocimiento: Proyecto de un museo a cielo abierto en el Parque Cretácico Huellas de Dinosaurios (Mendoza, Argentina)* [Presentación de congreso]. IV Jornadas Paleontológicas de Cuenca Neuquina, Malargüe, Mendoza, Argentina.

Turner, D. (2014). Causal explanations of histo-

rical trends. En M. Kaiser, A. Hüttemann, D. Plenge y O. Scholz (Eds.), *Explanation in the special sciences: The case of biology and history* (pp. 255-269). Springer.

Universidad de la República [Udelar]. (2009). *Para la renovación de la enseñanza y la curricularización de la extensión y las actividades en el medio* [Resolución del Consejo Directivo Central]. Udelar.

Vallaeys, F. (2007). *Responsabilidad social universitaria: Propuesta para una definición madura y eficiente*. Programa para la Formación en Humanidades, Tecnológico de Monterrey. http://www.bibliotecavirtual.info/wp-content/uploads/2011/12/Responsabilidad_Social_Universitaria_Francois_Vallaeys.pdf *(Nota: Entradas duplicadas de Vallaeys y Udelar fueron unificadas).*

CAPÍTULO 4

EL ROL DE LOS MUSEOS Y LAS COLECCIONES DE VERTEBRADOS FÓSILES EN AMÉRICA LATINA

- Stella Maris Alvarez[1,2]
- Adrián Giacchino[1]
- Adán A. Tauber[3,4]
- Andrés Rinderknecht[5]
- Pablo E. Ortiz[2,6]
- Felisa J. Aguilar Arellano[7]
- Marcelo A. Reguero[2, 8, 9]
- Karina E. Buldrini Oviedo[10]
- Alexander W. A. Kellner[11]

[1]Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Centro de Ciencias Naturales, Ambientales y Antropológicas, Universidad Maimónides. Hidalgo 775, piso 7 (CP 1405), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. stella.alvarez@fundacionazara.org.ar; adrian.giacchino@fundacionazara.org.ar

[2]Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET), Godoy Cruz 2290, (C1425FQB), CABA, Argentina.

[3]Museo de Paleontología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Vélez Sarsfield 249, (CP X5000JJC), Córdoba, Argentina. adan.tauber@unc.edu.ar

[4]Museo Provincial de Ciencias Naturales "Dr. Arturo Umberto Illia", Agencia Córdoba Cultura S. E., Gobierno de la Provincia de Córdoba, Poeta Lugones 395, (CP X5000HZD), Córdoba, Argentina.

[5]Museo Nacional de Historia Natural de Uruguay, Casilla de Correo 399 (CP11.000). Montevideo, Uruguay. andres.rinderknecht@mec.gub.uy

[6]Cátedra de Paleontología e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán; Instituto Superior de Correlación Geológica. Miguel Lillo 205, (CP 4000). San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina. peortizchamb@gmail.com

[7]Consejo de Paleontología, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Moneda#16, col. Centro, alcaldía Cuauhtémoc, (CP 06060), Ciudad de México, México. felisa_aguilar@inah.gob.mx

[8]División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque, s/n, (CP B1900FWA), La Plata, Buenos Aires, Argentina. regui@fcnym.unlp.edu.ar

[9]Instituto Antártico Argentino, 25 de Mayo 1143, (CP B1650HMK), General San Martín, Buenos Aires, Argentina. wrm@mrecic.gov.ar

[10]Área de Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, Interior Parque Quinta Normal s/n., Santiago de Chile, Chile. karina.buldrini@mnhn.gob.cl

[11]Laboratório de Sistemática e Tafonomia de Vertebrados Fósseis, Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista s/n, São Cristóvão, Rio de Janeiro, (CEP 20940-040), Brasil. kellner@mn.ufrj.br

INTRODUCCIÓN

Los museos de historia natural, donde se incluye a la paleontología, sólo exhiben por lo general un porcentaje ínfimo de sus colecciones que bordea el 1% (Yáñez, 2014). Surge, entonces, la pregunta ¿para qué se guarda y protege el resto de los objetos o ejemplares alojados en las colecciones? Lo problemático de este interrogante no es que sea un cuestionamiento de la sociedad, sino que existan autoridades, no pocas y habitualmente insuficientemente o nada vinculadas a la temática científica, que no encuentran respuesta a la pregunta. Este pensamiento es válido desde el lugar de administrar los recursos de un museo o una institución. Sin embargo, este interrogante impacta contra la misión de la institución, es decir, sobre cuál es la finalidad o el propósito y cuáles son los objetivos de su existencia (Cano, 2018; Murphy y Farmer, 2012). Desde luego, las colecciones están fuertemente asociadas a la concepción de un museo por ello su misión también la atraviesa. Desde los grandes museos nacionales hasta los pequeños regionales, todos intentan resguardar parte del pasado, de la historia, de la memoria y ello los hace atractivos, más si proponen contemplar aquello que sale de lo cotidiano, aquello que cuestiona (Falk y Dierking, 1992). Es desde esta fascinación que un origen propuesto para las colecciones de historia natural fueron los "cuartos de maravillas", también llamados "gabinetes de curiosidades", que eran habitaciones o simples muebles, de una residencia donde nobles y burgueses europeos de los siglos XVI, XVII y XVIII, exponían aquellos objetos exóticos que colectaban, compraban o recibían desde todo el mundo conocido (Simmons y Muñoz-Saba, 2005). Otros tipos de coleccionistas que también fomentaron el acopio de objetos fueron (y siguen siendo) los coleccionistas amateurs o aficionados, aquellos cuyo criterio de elección es su propio placer (Hernández y Hernández, 1994). Durante la segunda mitad del siglo XVIII y la primera del XIX se produjeron las primeras consolidaciones de la idea moderna del museo, siendo más diversos en sus contenidos o temas museológicos, aunque manteniendo un vínculo distante con el público y centrándose en el acopio de ejemplares (Hernández, 2012). Actualmente, en varios países, la actividad paleontológica y la extracción de fósiles está regulada por leyes de protección del patrimonio y son los investigadores –autorizados– quienes están habilitados a colectar.

De este modo, las colecciones fueron transitando diferentes perspectivas, desde poseer objetos curiosos en sus inicios, luego almacenando objetos para estudios académicos, y ya comenzando el siglo XX custodiando objetos patrimoniales, idea incipientemente aplicada en paleontología que se afianzó a principios del siglo XXI. La nueva perspectiva influyó en las necesidades e intervenciones sobre las colecciones, las que requirieron una mayor especialización y diversidad de profesionales en el manejo de los fósiles (incorporando administradores de las mismas, conservadores, preparadores, museólogos, digitalizadores, artistas, informáticos, entre otros) incluyendo nuevas tecnologías, informática, robótica, nuevos y mejores materiales para conservación y almacenaje de los fósiles, así como una mayor necesidad de difusión y acceso público (Alvarez, 2021).

Según Cristín y Perrilliat (2011) "*las colecciones científicas tienen como característica común el concentrar archivos del conocimiento en un espacio determinado con el fin de conservarlos y mantenerlos disponibles en el largo plazo*", lo cual nos está indicando que los objetos esconden potenciales saberes a ser descubiertos desde nuevas miradas o conjunto de técnicas, confiriéndoles la condición de ser potencialmente

valiosos. Recordemos que para la paleontología los fósiles son sus pruebas documentales y de naturaleza ambivalente, tanto biológica como geológica (Palmqvist Barrena *et al*., 2010).

Normalmente, las instituciones que poseen colecciones las conservan por su valor científico-cultural, y es desde esa perspectiva que toman decisiones sobre los objetos. Los ejemplares de las colecciones de ciencias naturales llegan allí tras una intención de estudio científico sobre ellos. Al finalizar la investigación, los objetos son guardados. Según el método científico, todo estudio o análisis debe ser contrastable, es decir, cualquier persona tiene que acceder a la posibilidad de repetir un estudio para confirmar o rechazar total o parcialmente los resultados del primer estudio, así como ampliarlos (Palmqvist Barrena *et al*., 2010). Por lo tanto, si al finalizar la primera investigación el espécimen se descarta, ya no habrá posibilidad de recrear el estudio. Es entonces cuando las colecciones cobran un rol fundamental en la investigación científica ya que constituyen la base para realizar estudios, por ejemplo, de taxonomía y sistemática (Yáñez, 2014). Recordemos que, la taxonomía es la ciencia que clasifica a los especímenes y la sistemática es la ciencia que nos permite comprender las relaciones de parentesco, es decir, evolutivas, entre los individuos. Otros estudios que se sustentan en las colecciones científicas son los ecológicos, ambientales, de biodiversidad, biomédicas, bioquímicas, análisis de macromoléculas e isótopos, entre otros (Simmons y Muñoz-Saba, 2005). En definitiva, los especímenes respaldan a la investigación, tanto básica como aplicada, que deriva en el planeamiento y manejo de los recursos naturales, el aporte a los contenidos para la educación y la cultura, incluso la toma de decisiones en actividades como la economía, la farmacéutica, la agricultura, la ganadería, la medicina, la utilización de recursos naturales, el turismo, entre muchas otras. El estudio de los fósiles hace también su aporte a la economía, sobre todo como menciona Palmqvist Barrena *et al.* (2010), puede ser un instrumento para el desarrollo económico de zonas desfavorecidas o el complemento en otras. En estudios geológicos, los palinomorfos y microfósiles (como los foraminíferos) proveen las claves para explorar depósitos de hidrocarburos (Molina, 2004; Rubinstein, 2013). Del mismo modo, en el ámbito turístico, los paleoparques, geoparques, museos y otros, utilizan a los ejemplares fósiles con fines educativos, culturales y económicos mediante su exposición en una sala, una charla de divulgación, visitas a los colegios por parte de especialistas, etc. Para todo ello se hace imprescindible identificar a los fósiles adecuadamente, darles un contexto espacio-temporal en la evolución, un entorno ecológico y ello se logra haciendo comparaciones con el material fósil alojado en otras colecciones locales o del mundo. En consecuencia, el valor de las colecciones se incrementa al estar bien estudiadas taxonómicamente, por tal motivo los investigadores que accedan a una colección deberían tener la confianza de que están trabajando con "buenos" datos, con observaciones rigurosas y con muestras que son una referencia física y verificable. Por derivación, los roles que cumplen el curador, el administrador de las colecciones y el preparador/conservador son fundamentales, por lo cual deben ser personas formadas adecuadamente para sus tareas. Errores en la conservación o en la preparación tienen como consecuencia la pérdida total o parcial de un espécimen fósil, errores en la administración tienen como resultado el ingreso de datos equívocos al catálogo, el extravío del material dentro de la propia colección por falta de orden en la ubicación o por la ausencia de seguimiento de los préstamos a otros in-

vestigadores, la disociación del objeto con su documentación o el intercambio de etiquetas o información (Waller y Cato, 2009), llevando a la irreversible pérdida de valor científico del espécimen. A estas situaciones desfavorables se llega por dos razones, falta de conocimientos sobre el manejo de una colección y/o la ausencia o precariedad de cuidado. Por ejemplo, son susceptibles de sufrir estas situaciones perjudiciales aquellas colecciones que han cambiado varias veces de institución o de depósito sin un registro adecuado, las colecciones grandes que no cuenten con personal o no sea idóneo y, en particular las más antiguas, que justamente suelen ser las más relevantes científicamente y por ende las que tienen mayor volumen de fósiles en movimiento inter e intrainstitucional. Un ejemplo de estas colecciones históricas de paleontología de vertebrados en la Argentina es la Colección Nacional Ameghino, que alberga los ejemplares que Florentino Ameghino estudió y sobre la que construyó su teoría biogeográfica terrestre para explicar el origen y distribución de los mamíferos sudamericanos (Morrone, 2011), entre otras.

En las últimas dos décadas, la visión global de la sociedad y el ámbito científico sobre los fósiles fue cambiando y con ello las necesidades de especialización en su tratamiento y vinculación con la comunidad. En ocasiones la paleontología también actúa en la integración social, como es el caso de provincias, municipios o ciudades que se sienten orgullosos de su patrimonio y de que el mismo represente una de sus señas de identidad particular (Aguilar-Arellano y Polaco-Ramos, 2006; Palmqvist Barrena *et al*., 2010). Cabe citar, por ejemplo, en Villa El Chocón, provincia de Neuquén, Argentina, la reproducción de un dinosaurio sujetando el cartel de bienvenida a esta localidad o, un enorme mural recreando una excavación de dinosaurios que recibe a los viajeros en el Aeropuerto Internacional "Almirante Marcos A. Zar" de la ciudad de Trelew, en la provincia del Chubut, Argentina. En México, particularmente en el estado de Coahuila, por las investigaciones realizadas con restos de dinosaurios, se han autodenominado "Tierra de dinosaurios", aspecto que ha trascendido en el diseño de las placas para identificación de los vehículos, reproducciones de esqueletos colocadas en puntos de entrada a la ciudad capital, Saltillo e, incluso, la representación de los hallazgos más representativos en el mural de la Presidencia del municipio de General Cepeda. También en Brasil hay varios ejemplos de cómo los fósiles se han insertado en la comunidad local. Un ejemplo es la región de Peirópolis, en Minas Gerais, donde los descubrimientos de dinosaurios dieron origen a un museo local, muy visitado (Ribeiro y Carvalho 2009). También hay áreas que han sido designadas como parques de dinosaurios que, con mayor o menor éxito, incrementan el turismo local, como el Parque de los Dinosaurios en Souza, Paraíba. Además, hay casos en los que se intentó llamar la atención sobre la salida irregular de fósiles (por ejemplo, Kellner, 2023a), en particular con la situación del dinosaurio "Ubirajara" (género informal de dinosaurio terópodo compsognátido), que puede considerarse un momento crucial para la situación de preservación del patrimonio paleontológico del Brasil (Kellner, 2023b). La región de donde proviene este dinosaurio se convirtió en el primer geoparque del país (Geoparque Araripe).

Desde las colecciones de paleontología de vertebrados se observó una lenta adaptación a los cambios mundiales en cuestiones curatoriales, y fue recién, cuando los fósiles se convirtieron en bienes patrimoniales que se aceleró el proceso de protección interdisciplinaria en los países latinoamericanos. Esto no fue al azar, a partir del Informe Brundtland (1987) se instala el concepto de desarrollo sostenible y, en 2001 la UNESCO incluye la sostenibilidad cultural

en la Declaración Universal sobre la Diversidad Cultural. Pero para ser sustentable la cultura debió unirse al concepto de patrimonio, lo que conllevó a la aparición de leyes de protección y, en un contexto mundial político-económico de mercado, propiciaron la industria de la cultura (Santamarina Campos y del Mármol, 2017; Molina Neira, 2018).

El impacto de este nuevo paradigma llevó a incluir, en varios países, a los fósiles y sus yacimientos en las listas rojas de bienes culturales en riesgo, ampliando el debate internacional sobre su defensa. Estas listas son medios de difusión para reconocer los bienes más expuestos al saqueo, tráfico ilícito y comercialización, concientizando a la población sobre el cuidado de su patrimonio. Un ejemplo reciente es el Brasil que incorporó los bienes paleontológicos en su lista roja con la colaboración del Consejo Internacional de Museos (ICOM, 2022).

Tabla 1. Orden cronológico de incorporación de los países de América Latina a la Convención (elaborado en base a UNESCO, s.f.1).

Fecha de adhesión	Estado Parte
16 de junio de 1975	Ecuador
4 de octubre de 1976	Bolivia
23 de agosto de 1977	Costa Rica
1 de septiembre de 1977	Brasil
3 de marzo de 1978	Panamá
23 de agosto de 1978	Argentina
16 de enero de 1979	Guatemala
8 de junio de 1979	Honduras
17 de diciembre de 1979	Nicaragua
20 de febrero de 1980	Chile
24 de marzo de 1981	Cuba
24 de febrero de 1982	Perú
24 de mayo de 1983	Colombia
23 de febrero de 1984	México
12 de febrero de 1985	República Dominicana
27 de abril de 1988	Paraguay
9 de marzo de 1989	Uruguay
30 de octubre de 1990	Venezuela
8 de octubre de 1991	El Salvador

PATRIMONIO Y MARCO LEGAL QUE REGULA LAS COLECCIONES PALEONTOLÓGICAS

El 16 de noviembre de 1972 la Conferencia General de la UNESCO en su XVII reunión realizada en París adoptó la Convención para la Protección del Patrimonio Mundial Cultural y Natural, estableciendo que ciertos lugares de la Tierra con un "*valor universal excepcional*" pertenecen al patrimonio común de la humanidad (UNESCO, s.f. 2). Desde entonces, se fueron sumando los países interesados y hasta octubre de 2020 la UNESCO contaba con 194 Estados Partes; los representantes latinoamericanos que adhirieron se detallan en la Tabla 1.

En este contexto los países acuerdan identificar y nominar aquello de interés patrimonial en su territorio y considerar su inscripción en la "Lista del Patrimonio Mundial", proporcionando un plan de gestión y protección a largo plazo (UNESCO, s.f. 3.).

Los conceptos de *patrimonio* y *museo* están en constante cambio en función de adaptarse a las nuevas líneas de pensamiento de las sociedades. Actualmente se define *patrimonio* como "*El conjunto de bienes culturales y naturales, tangibles e intangibles, generados localmente, y que una generación hereda–transmite a la siguiente con el propósito de preservar, continuar y acrecentar dicha herencia.*" (DeCarli, 2006). El patrimonio puede subclasificarse en cultural, natural o mixto y depende de cada país como define la inclusión de sus bienes en cada una de ellas (ICCROM *et al*., 2014). Con respecto a los fósiles, en la Argentina, están incluidos normalmente dentro del patrimonio cultural (Garrido y Gutiérrez, 2009). Por otro lado, en Cuba, Rojas Consuegra y Men-

gana (2008) interpretan a los fósiles como parte del patrimonio natural. La clasificación de los bienes paleontológicos dentro de las definiciones de patrimonio parece generar dudas ya que depende de la perspectiva de análisis. De todos modos, para la inscripción de un bien en la "Lista del Patrimonio Mundial", organismos internacionales competentes en la temática han definido diez criterios (ICCROM *et al*., 2014). Los bienes incluidos en el patrimonio natural deben cumplir uno o varios de los criterios entre (vii) al (x) y para el patrimonio cultural entre (i) al (vi). Para el caso de la clasificación mixta, es más complejo, se recomienda seguir la guía de ICCROM *et al*. (2014). En el caso de los fósiles solo se cumple el criterio (viii), lo que permitiría incluirlos en el patrimonio natural, aun cuando la UNESCO (2014) (uno de los organismos que delineó los criterios), define: "*Por bienes culturales se entienden los bienes, cualquiera que sea su origen y propietario, que las autoridades nacionales, por motivos religiosos o profanos, designen específicamente como importantes para la arqueología, la prehistoria, la historia, la literatura, el arte o la ciencia, y que pertenezcan a las siguientes categorías: a. las colecciones y ejemplares raros de zoología, botánica, mineralogía, anatomía, y los objetos de interés paleontológico; …*". Por su parte, en el Brasil existe un fuerte vínculo entre minería y fósiles por lo que se discute recurrentemente sobre si los fósiles deben ser considerados bienes minerales (Kuhn, 2022) o bienes culturales, sin olvidar que deben ser considerados principalmente bienes científicos (Kellner, 2023a).

En función de asumir su responsabilidad, cada Estado Parte ha confeccionado (o proyecta hacerlo) un marco legal para la protección de los bienes patrimoniales y su información asociada. En el caso del Estado Nacional Argentino, existía la Ley Nacional N°9.080 de 1913 (su decreto reglamentario se aprobó en 1921) que regulaba las investigaciones científicas y protegía los yacimientos y objetos localizados en el suelo del país. Sin embargo, esta ley estaba poco difundida y no era aplicada al caso particular de la paleontología por lo que su implementación en defensa de este tipo de patrimonio era confusa. En 1968, se dicta la Ley 17.711 que establece: "*Las cosas son bienes públicos del Estado general que forma la Nación, o de los Estados particulares de que ella se compone, según la distribución de los poderes hecha por la Constitución Nacional…*" e incluye entre los bienes públicos "*las ruinas y yacimientos arqueológicos y paleontológicos de interés científico*" (INTERPOL, s.f.). Esta ley modifica la ley N°9.080 (2013).

No obstante, aún existía poca divulgación y aplicación de estos marcos legales en paleontología. No fue hasta el 2003 que, a partir de la Ley N°25.743 de Protección del Patrimonio Arqueológico y Paleontológico y su Decreto Reglamentario Nº1.022/2004, se estableció (y aceptó en la comunidad científica) que el patrimonio paleontológico es competencia del Estado (ejerce la tutela jurídica y/o legal del patrimonio arqueológico y paleontológico), que asume la responsabilidad de la protección del patrimonio común, y que la información contenida en este patrimonio sea utilizada social e institucionalmente y su cuidado sea de orden público. El alcance de esta ley, de carácter federal, sobre los fósiles depende de la jurisdicción nacional y esto se entiende como: "*aquellos fósiles que se hallaren en un cuerpo de roca o sedimentos expuestos en la superficie o situados en el subsuelo o bajo las aguas jurisdiccionales*" (Anónimo, s.f. 2). La misma ley establece que el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN) es la Autoridad de Aplicación Nacional (AAN) de la Ley en materia paleon-

tológica. Por su parte, el MACN, mediante la Disposición Nº18/2003 establece la creación del "Registro Nacional de Yacimientos, Colecciones y Restos Paleontológicos", y por la resolución Res.SC Nº1.011/2005 se indica la "*adopción de una nueva versión del Código de Deontología de ICOM para los Museos, aprobada por la 21º Asamblea General de ICOM*", entre otras disposiciones y reglamentaciones (INTERPOL, s.f.).

Los marcos legales que regulan el trabajo en paleontología, y por ende en la administración de colecciones paleontológicas, incluyen no solo la ley nacional por ello es importante destacar que las provincias argentinas cuentan con leyes propias o regímenes de protección del patrimonio paleontológico o cultural que deben ser consideradas en las tareas de colecciones (Berberián, 2009; Tabla 2).

La ley nacional de 2003 intenta crear un marco regulatorio en el accionar científico y privado sobre los fósiles. Establece la necesidad de autorización para la colecta de fósiles, la necesidad de cumplir con guías de tránsito nacional y de exportación/importación expedidos por los organismos competentes, entre otros. De esta forma se establece la responsabilidad sobre el material fósil a quien esté autorizado transitoriamente a poseer la tenencia. Impone que las instituciones y los ciudadanos en general deben inscribir sus colecciones en el Registro Nacional mencio-

Tabla 2. Lista de reglamentaciones por provincia argentina (elaborado en base a Berberián, 2009).

Provincia	Marco legal
Buenos Aires	Ley N° 10.419/1986, Decreto N°4.365/1991
Catamarca	Ley N° 4.218/1984, Ley N°4.452/1987, Ley N°4.831
Chaco	Ley N° 4.076/1994, Ley N°5.556/2005
Chubut	Ley N° 3.559/1990, Decreto N°1.387/1998
Ciudad Autónoma de Buenos Aires	Ley N° 1.227/2003, Decreto N°2.799/2003, Disposición N°2/2006
Córdoba	Ley N° 5.543/1973, Decreto N°484/1983, Resolución N°104/2003
Corrientes	Ley N° 4.047/1985, Ley N°5.260/1998
Entre Ríos	Ley N° 9.686/2006
Formosa	Ley N° 1.455, Ley N°1.490/2006
Jujuy	Ley N° 3.866/1982
La Pampa	Ley provincial N° 3104/2018: Protección del Patrimonio Arqueológico y Paleontológico. Ley N° 2.083/2004
La Rioja	Ley N° 6.589/1999
Mendoza	Ley N° 6.034/1993, Decreto N°1.273/1995
Misiones	Ley N° 1.280/1980, Decreto N°2.530/1993
Neuquén	Ley N° 2.184/1996, Decreto N°2.711/1997
Río Negro	Ley N° 3.041/1996, Ley Nº3.656/2002, Decreto N°1.150/2003
Salta	Ley N° 6.649/1991, Régimen del Patrimonio Cultural y Paleontológico Provincial
San Juan	Ley N° 6.801/1994
San Luis	Ley N° II-0526-2006
Santa Cruz	Ley N° 2.472/1997, Decreto N°1.398/1997
Santa Fe	Ley N° 12.208/2004
Santiago del Estero	Ley N° 4.603/1998, Decreto Reglamentario Serie "E" N°1.933, Ley N°6.739/2005
Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur	Ley N° 370/1997
Tucumán	Ley N° 7.500/2005 y su complemento Ley N° 7.535/2005 de Protección del Patrimonio Cultural Tucumano, aunque en 2013 la Ley N° 8.645 suple a la anterior Ley N° 7.535 y modifica la Ley N° 7.500

nado, aunque a partir de la ley solo se permite retirar fósiles de los yacimientos a quienes cuenten con una autorización formal. Esta ley también contempla la prevención del delito y es la Autoridad de Aplicación Nacional (AAN) (s.f.) quien intervine y recibe las denuncias. Por otro lado, se estimulan las tareas de sensibilización y divulgación sobre el patrimonio paleontológico, siendo hasta el momento un pilar fundamental en la concientización sobre la protección de los fósiles. Los materiales bajo custodia pueden ser requeridos para estudio por parte de investigadores u otras instituciones, así como también ser involucrados en exposiciones permanentes, transitorias e itinerantes. Para cualquiera de estas actividades, la administración de la colección paleontológica responsable debe extender una nota de préstamo (ver apartado "Administración y conservación…") y supervisar la gestión de las guías de tránsito. De esta manera, queda en evidencia que la actividad en las colecciones se encuentra incluida en el marco de esta ley.

Por su parte, otros países latinoamericanos también tomaron el compromiso de cuidar el patrimonio. Aunque no todas las normativas nacionales a continuación mencionadas están vinculadas explícitamente a la paleontología, todas ellas contienen reglamentaciones precursoras y se basan en la Constitución Nacional de cada país (Tabla 3).

En particular el Brasil, por medio de la Ley Principal (Brasil, 1942), establece que los bienes paleontológicos, por ser parte del patrimonio del Estado, requieren de autorización para la recolección de fósiles y debe solicitarse a la entidad federativa, hoy Agencia Nacional de Minería, por medio de la Controle da Pesquisa Paleontológica (COPAL), y exceptúa de ello a los investigadores que trabajan en museos, universidades e instituciones similares brasileñas. Hay varias otras herramientas legales en particular con respecto a la participación de extranjeros no radicados en instituciones brasileñas en actividades de investigación y recolección (Sociedade Brasileira de Paleontologia, 2019).

Es importante entender que son leyes fundamentales, aunque no perfectas (Kellner 2023a) que protegen el patrimonio paleontológico y pueden ser repensadas.

Otras leyes o normativas que intervienen en las actividades científicas y en las colecciones paleontológicas son las políticas e iniciativas para fomentar buenas prácticas de ciencia abierta y promover el acceso a las investigaciones financiadas, en principio, con fondos públicos. El término *ciencia abierta* comenzó a utilizarse a principios del año 2000 para referirse al acceso de los resultados científicos y las relaciones entre la academia y la sociedad promoviendo en la ciencia valores de acceso, transparencia, colaboración y participación (Aguirre-Ligüera *et al*., 2022). En algunos países de América Latina este proceder es obligatorio y en otros es opcional. Algunos de los países que poseen repositorios son: Colombia; Costa Rica; Cuba; la Argentina, que cuenta con la Ley N°26.899/2013 de "Creación de Repositorios Digitales Institucionales de Acceso Abierto", que exige a las instituciones científicas del país poner a disposición las investigaciones a través de "Repositorios Digitales Institucionales" propios o compartidos, que pueden ser distribuidos a través del Sistema Nacional de Repositorios Digitales (SNRD) (s.f.) que tiene como propósito conformar una red interoperable de repositorios digitales en ciencia y tecnología; el Brasil, ha generado iniciativas nacionales como *Portal brasileiro de publicações e dados científicos em acesso aberto* (Oasisbr) (s.f.); Chile, desde el Ministerio de Medio Ambiente están trabajando en un "Plan Nacional de Colecciones Biológicas"

Tabla 3. Lista de reglamentaciones sobre protección del patrimonio por país latinoamericano.

País	Marco Legal
Bolivia	Ley N°530/2014. Ley del Patrimonio Cultural Boliviano
Brasil	Decreto Ley N°4.146/1942, Ley N°13.575/2017, Ordenanza N°375/2018 y Ordenanza DNPM N°155/2016 (Abaide, 2021; Controle da Pesquisa Paleontológica, s.f.).
Chile	Ley N°17.288/1970 y 21.215/2020, Decreto Supremo N°484/1990 Reglamento Sobre Excavaciones y/o Prospecciones Arqueológicas, Antropológicas y Paleontológica (Tratamiento Legislativo de la Paleontología en Perú y el Mundo, s.f.), Ley N°16.441/1966.
Colombia	Ley N°163/1959 y Resolución D-335/2017 (Anónimo, s.f. 1), Decreto N°1353/2018, adiciona lo relacionado a la gestión patrimonio geológico y paleontológico de la Nación (Tratamiento Legislativo de la Paleontología en Perú y el Mundo, s.f.).
Costa Rica	Posee varios servicios de protección del patrimonio dependiendo del área que corresponda (Micheli, 2011), aunque aún no en paleontología.
Cuba	Decreto N°55/1979 Reglamento de la Ley N°2 de los Monumentos Nacionales y Locales, 1977.
Ecuador	Ley Orgánica de Cultura de 2016 y Suplemento R.O. N°465 y Decreto Ejecutivo N°1.428/2017, Registro Oficial Suplemento 8.
El Salvador	Decreto Legislativo Nº513/1993 Ley Especial de Protección al Patrimonio Cultural de El Salvador y su Decreto reglamentario Nº29/1996.
Guatemala	Ley para la protección del Patrimonio Cultural de la Nación Decreto N°26/1997 (Grigsby *et al.*, 2006).
Honduras	Decreto N°81/1984.
México	Ley General de Bienes Nacionales (Aguilar-Arellano y Alvarado-Mendoza, 2020), Ley Federal sobre Monumentos y Zonas Arqueológicos, Artísticos e Históricos, 1972 (Morales-Ortega *et al*., 2021), Ley Orgánica del Instituto Nacional de Antropología e Historia y Reglamento de la Ley Orgánica del Instituto Nacional de Antropología e Historia (Aguilar-Arellano y Alvarado-Mendoza, 2020).
Nicaragua	Decreto Ley N°1.142/1982 (Micheli, 2011).
Panamá	Ley N°58/2003, modifica la Ley N°14 de 1982 (Carta de Alma Montenegro de Fletcher, 2004).
Paraguay	Ley N°946/1982 Ley de Protección a los Bienes Culturales y Ley N°5.621, de Protección del Patrimonio Cultural (Tratamiento Legislativo de la Paleontología en Perú y el Mundo, s.f.).
Perú	Ley N°28.296/2004 Ley General del Patrimonio Cultural de la Nación y Ley Nº31.204/2021 Ley General del Patrimonio Paleontológico de Perú.
República Dominicana	Ley N°41/2000, Ley de Cultura (Tratamiento Legislativo de la Paleontología en Perú y el Mundo, s.f.).
Uruguay	Ley N°14.040/1971. Creación de la Comisión del Patrimonio Histórico, Artístico y Cultural de la Nación
Venezuela	Ley de Protección y Defensa del Patrimonio Cultural de 1993.

y, desde 2022, la Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo (ANID) del Ministerio de Ciencia, Tecnología, Conocimiento e Innovación posee una política de acceso abierto a la información científica y a datos de investigación financiados con fondos públicos (Anónimo, 2022); México, la normativa es de carácter voluntario; Perú, implementa el Decreto Supremo Nº006-2015-PCM (2015), reglamento de la Ley Nº30.035/2013, que regula el Repositorio Nacional Digital de Ciencia, Tecnología e Innovación de Acceso Abierto; y Uruguay, si bien no tienen una ley de acceso abierto, implementan políticas de repositorios institucionales mediante estrategias *soft law* impulsada por la ANII (Agencia Nacional de Investigación e Innovación) y cuentan con el Sistema Nacional de Repositorios de Acceso Abierto de Ciencia y Tecnología SILO (s.f.; Babini y Rovelli, 2020; Anónimo, 2020; Aguirre-Ligüera *et al*., 2019). En América Latina, en general, existe

una actitud positiva hacia el acceso abierto.

En la Argentina, el trabajo en conservación y administración de colecciones paleontológicas, también está condicionado a atender las necesidades de otras leyes. Es el caso de la Ley Nº24.375/1994 de "Convenio sobre la Diversidad Biológica", la Resolución N°410/2019 de "Acceso a recursos genéticos", en particular los trámites para la importación y exportación de material genético y la Resolución SAyDS Nº226/2010 de "Diversidad Biológica, Régimen de Acceso a los Recursos Genéticos"; la Ley N°26.045/2005 sobre el "Uso de Precursores Químicos" (sustancias químicas y productos controlados) donde se establece la obligatoriedad de inscripción de las instituciones ante el Registro Nacional de Precursores Químicos (RENPRE) y Secretaría de Políticas Integrales sobre Drogas de la Nación Argentina (SEDRONAR); y, lógicamente, las leyes laborales.

En el Brasil se establece la Ley N°10.357/2001 (y reglamentaria) y la Ordenanza MJSP 240/2019, siendo necesaria una autorización otorgada por la Policía Federal para quienes deban realizar actividades con productos químicos controlados y cumplan con los requisitos establecidos en la legislación (Obter Cadastramento, 2020).

El marco legal que rodea a las labores paleontológicas permite fortalecer la idea de los fósiles como patrimonio, como un bien heredado que merece cuidados para las generaciones siguientes, potenciar y promover el valor científico, favorecer normas de convivencia y cooperación entre los diversos agentes intervinientes, demandar más recursos económicos y personal capacitado para las tareas de gestión, extracción, preparación y conservación de los fósiles, e incorporar otros puntos de vistas y de expresión como los aportados por los paleoartistas (Giacchino y Alvarez, 2022), museólogos y educadores, que además facilitan el acceso público y difusión de los conocimientos paleontológicos. Este contexto aplica tanto a la comunidad científica como a los ciudadanos y deben atenderse los requerimientos en cada país.

ALGUNOS DE LOS PRINCIPALES MUSEOS LATINOAMERICANOS DE CIENCIAS NATURALES Y SUS COLECCIONES PALEONTOLÓGICAS

En la Asamblea General Extraordinaria (2022) del International Council of Museums (Consejo Internacional de Museos, ICOM) ocurrida en Praga el 24 de agosto de 2022 se ha aprobado la nueva definición de museo: "*Un museo es una institución sin ánimo de lucro, permanente y al servicio de la sociedad, que investiga, colecciona, conserva, interpreta y exhibe el patrimonio material e inmaterial. Abiertos al público, accesibles e inclusivos, los museos fomentan la diversidad y la sostenibilidad. Con la participación de las comunidades, los museos operan y comunican ética y profesionalmente, ofreciendo experiencias variadas para la educación, el disfrute, la reflexión y el intercambio de conocimientos.*" Extendiendo de esta forma su antigua definición, los museos tienen ahora que reinterpretar sus funciones y adaptarse a las nuevas necesidades y demandas sociales lo que implica reorganizar su estructura interna organizada jerárquicamente, establecida de acuerdo con las responsabilidades, funciones y roles a desarrollarse (Hintze, 1999). Dentro de esta estructura organizativa, tradicionalmente, las colecciones de paleontología estaban incluidas en los laboratorios académicos. La ampliación, o el fortalecimiento, de las diversas funciones

de estas llevaron a crear otras colecciones de fósiles que están distribuidas en otros departamentos o áreas que cobraron fuerza en las instituciones. Así, las colecciones científicas estarán incluidas en el departamento de paleontología, las colecciones didácticas en el área educativa, las colecciones de uso para exhibición estarán en museología, etc. Es importante conocer esto porque de ello dependerán la calidad y cantidad de recursos a los que se tenga acceso y las formas de tratar a los fósiles en su conservación y administración frente a la habitual escasez de financiamiento (como se recopila de la comunicación verbal con curadores latinoamericanos) y la fuerte limitación para acceder a elementos importados, al menos en la Argentina actualmente, en algunos casos irremplazables (Devincenzi y Azar, 2019).

En América Latina, según el Instituto Latinoamericano de Museos (ILAM), existen 563 museos de ciencias naturales (Figura 4.1), destacándose el Brasil con el 40% y la Argentina con el 18% (Anónimo, 2023 b). Esto es un indicador del atraso que existe en la región para aceptar a la naturaleza, o parte de ella, como un bien de interés y/o en la dificultad de contar con los recursos para hacerlo.

La creación de un museo surge a partir de contar con una colección, es decir, todo empieza con el acopio de unos pocos objetos de "valor" (definido a partir de diferentes perspectivas), y es lo que le infiere su singularidad al museo (Hernández y Hernández 1994), por ejemplo, los fósiles. Estos han llamado históricamente la atención de las personas y de alguna forma iniciaron su necesidad de almacenarlos. Los pueblos indígenas

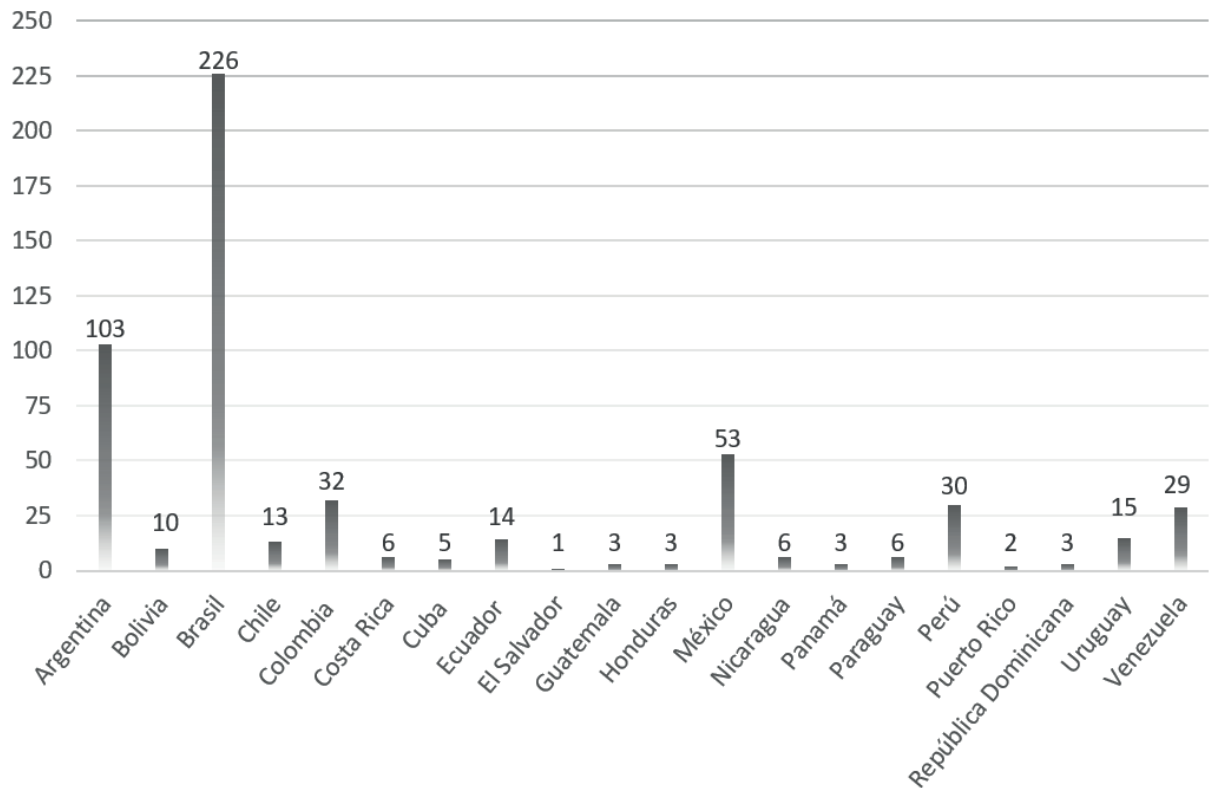


Figura 4.1. Distribución de los museos de ciencias naturales en América Latina (elaborado sobre la base de Anónimo, 2023b, "ILAM: Instituto Latinoamericano de Museos")

ya tenían sus propias ideas sobre los fósiles. Dozo (1997) describe la experiencia de tehuelches y mapuches de la Patagonia, que utilizaron diferentes nombres para referirse a los fósiles, ellos son: *chel foro* (*foro*, hueso y *chel*, gente, persona) o *kollón foro* (*kollón*, el disfrazado, en mapuche). Estos términos están asociados a distintos mitos y leyendas, por ejemplo, para los tehuelches septentrionales, los fósiles corresponderían a los huesos de ciertos seres como el *Elumgassum* o *Elemgassenn*, o *Elei* (en mapuche) de donde proviene el término *elei forò*, también para designar a los fósiles. De los dichos tehuelches se desprende que este protagonista es un animal parecido a un hombre de gran tamaño, es bípedo y posee un enorme caparazón duro semejante al de la mulita. Aparentemente, esos seres tal vez estén relacionados con los restos de gliptodontes y milodontes. Algunas de sus creencias mencionan que los fósiles tendrían poderes curativos si se raspan los huesos del *Elumgassum* (un fósil) y se lo bebe con agua.

Más adelante, durante la primera mitad del siglo XVI se desencadena una serie de búsquedas por el nuevo mundo motivadas por los descubrimientos de grandes huesos que contribuyeron a generar el mito de la existencia de "gigantes" (Tauber, 2014). Los primeros hallazgos se sucedieron en Perú (1543), en México (1590) y en Tarija (1602), en el actual territorio de Bolivia. Para la ciudad de Córdoba (Argentina) hay menciones de mamíferos fósiles en la segunda mitad del siglo XVI por el fray Reginaldo de Lizárraga (Pasquali y Tonni, 2008). En la segunda mitad del siglo XVIII, se enviaron a España grandes huesos para ser estudiados y el más destacado fue el de 1787, correspondiente al conocido hallazgo de un esqueleto completo de *Megatherium americanum* en Luján (Buenos Aires, Argentina) que fue analizado por Georges Cuvier (para ampliar los eventos históricos ver Tauber, 2014). Un halo de misterio siempre envolvió a los fósiles, en todas las épocas, incrementando el interés por su colecta. En América Latina, durante la época de la colonia, era frecuente el traslado de material fósil a Europa para su estudio, aunque rara vez regresaba. La transferencia de material disminuyó la cantidad de ejemplares en las colecciones latinoamericanas y varias de las más importantes se encuentran en museos extranjeros (Román-Carrión, 2011). Ya comenzado el siglo XX las expediciones norteamericanas continuaron con esta metodología.

Para la provincia de Córdoba (Argentina), Tauber (2014) describe una reseña histórica de la paleontología desde la llegada de los jesuitas, quienes crearon el Colegio Máximo en 1610, hasta la actualidad donde existen poco más de una decena de instituciones formales y de gran valor científico-académico, destacando, además, el reciente crecimiento de los museos regionales que conservan restos fósiles (más de 20) del interior de la provincia.

Hacia la zona central del país, en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires, el Museo Argentino de Ciencia Naturales "Bernardino Rivadavia" (Figura 4.2) surge como un museo tradicional, ideado por Bernardino Rivadavia. En 1812, el Primer Triunvirato instruyó a las provincias en suministrar materiales para dar principio al establecimiento en Buenos Aires de un museo de historia natural, el "Museo del País" (Tauber, 2014; Penchaszadeh *et al*., 2012; Storni, 1987). En 1823 se consolidó la idea mediante una resolución firmada por Rivadavia, aunque el nombre utilizado fue "Museo Público de Buenos Aires". El 11 de junio de 1814 el gobierno de Buenos Aires acepta oficialmente la donación de la colección personal del

Presbítero Bartolomé D. Muñoz que incluía "*objetos de Historia Natural e instrumentos para empezar a formar un gabinete*", siendo estos los primeros materiales ingresados a la institución. El mismo mantenía un nutrido intercambio epistolar y de materiales de historia natural con Dámaso Antonio Larrañaga de Uruguay, robusteciendo su colección. Debido al pedido de Rivadavia de colectar elementos "importantes" de todo el país, las colecciones estuvieron integradas por objetos heterogéneos. A partir de febrero de 1862, cuando Hermann Burmeister se hace cargo de la dirección y añade sus colecciones, es que el museo adopta un carácter científico (Tablado, 2002; Penchaszadeh *et al*., 2012). Los materiales recibidos se almacenaron primero en las celdas del Convento de Santo Domingo, en la Manzana de las Luces y algunos edificios de la plazoleta de Monserrat, hasta instalarse definitivamente en 1937 en el edificio que hoy ocupa en el Parque Centenario (Storni, 1987) (Figuras 4.3 y 4.4). Cabe destacar que es uno de los pocos museos argentinos que cuenta con un edificio concebido para esa función específica. Desde 1996, se incorporó como una de las Unidades Ejecutoras al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) (Anónimo, s.f. 5) otorgándole al museo una función de investigación mucho más fuerte que la museológica. Es importante remarcar que un museo se caracteriza por el objetivo para el que fue creado y el que persigue, ya que las decisiones administrativas, de recursos, de vínculo con la sociedad, etc., serán evaluadas desde allí. Por ello definir una misión y una visión es el punto de partida para gestionar la institución y, claramente, impactará en las colecciones (Cano, 2018).

La misión del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" es "*integrar la investigación, la conservación, la exhibición, y la educación para que toda la comunidad pueda descubrir, comprender, valorar y disfrutar la naturaleza (que incluye al hombre), sus procesos y diversidad, con énfasis en nuestro territorio*". (Anónimo, s.f. 3; para más detalles ver Penchaszadeh *et al*., 2012).

El museo cuenta con seis grandes áreas de las ciencias naturales, cada una con sus colecciones según sus especialidades: Ecología (Ecología marina y Limnología), Botánica (Plantas vasculares y Plantas celulares), Geología (Geología e Icnología), Paleontología (Paleobotánica, Paleoinvertebrados y Paleovertebrados), Zoología de invertebrados (Aracnología, Entomología e Invertebrados) y Zoología de vertebrados (Herpetología, Ictiología, Mastozoología y Ornitología), custodiando más de 1,5 millones de especímenes. La dirección del MACN mediante la Disposición N°07/2002 establece los nombres y acrónimos de las colecciones que la institución reconocerá como válidos (Tablado, 2002). Dentro del Área de Paleontología en la Sección de Paleontología de Vertebrados, se custodian los fósiles de vertebrados de la Colección Nacional Ameghino (MACN-A) con alrededor de 12.000 piezas. Allí se encuentran los fósiles de referencia para todo el sistema bioestratigráfico terrestre de la Era Cenozoica sudamericana. Está representada por restos de vertebrados de procedencia mayoritaria de la Argentina y también cuenta con ejemplares de Bolivia, Brasil, Francia y Paraguay. El material proviene de las exploraciones de, por ejemplo, Carlos Ameghino, Florentino Ameghino y Leontine Poirier de Ameghino, y de otras personas que donaban o prestaban a Florentino Ameghino los ejemplares colectados por ellos, por ejemplo: Juan Bautista Ambrossetti, Manuel Eguía, Ángel Fiorini, Christian Heusser, Eduardo L. Holmberg, Hermann V. Ihering

(con material del Brasil), León Lelong Thevenet, Julio Migoya, Francisco P. Moreno, Morguillot, Teniente de Navío Carlos M. Moyano, Toribio E. Ortiz, Santiago Pozzi, Capitán Antonio Romero, Santiago Roth, Pedro Scalabrini, Carlos Spegazzini y André Tournouër (con material de Francia) (Ameghino, 1889, prólogo). El periodo de obtención de los materiales registrados fue entre 1887 y 1908. Además, dentro de la colección se hallan numerosos calcos de fósiles que le fueron dados a Florentino y provenían de las provincias de Buenos Aires, Catamarca, Chubut, Córdoba, Entre Ríos y Santa Cruz. Las piezas arqueológicas y antropológicas aquí contenidas, dieron sustento a algunas de las más controvertidas teorías sobre el origen del género *Homo* (Politis y Bonomo, 2011). La Colección Ameghino es estudiada y analizada constantemente por lo que el grado de manipulación es altísimo y el deterioro del fósil, así como sus etiquetas, manifiestan el daño que, además, ejercen el tiempo y las condiciones de almacenaje. Debido a su continuo uso, los trabajos de conservación en esta colección habitualmente vienen en consonancia con el desarrollo de alguna tesis doctoral (Alvarez y Fernández, 2021) minimizando los eventos de manipulación y agilizando el monitoreo de conservación. La Colección Nacional de Paleontología de Vertebrados (MACN-Pv) (Figura 4.5) cuenta con más de 30.000 ejemplares, principalmente de la Argentina y América del Sur, aunque hay varios canjes a otros países y donaciones. En ella están representadas todas las clases de vertebrados fósiles. Estas colecciones se incrementaron mediante campañas paleontológicas conformadas por expedicionarios como: Alejandro Berro, José Berrondo, José Bonaparte, Alejandro Bordas, Hermann Burmeister, Alberto Carcelles, Alfredo Castellanos, Noemí Cattoi, Osvaldo Coronel, Juan B. Daguerre, Federico Daus, Martín Doello Jurado, Enrique de Cárles, N. Díaz, Guillermo del Corro, José María Dupuy, Egidio Feruglio, Joaquín Frenguelli, José M. Di Giusto, Orlando Gutiérrez, Lucas Kraglievich y su hijo Jorge, Juan Carlos Leal, Ignacio Lista, Elena Martinez Fontes, Larry Marshall, J. Méndez, Julio Migoya, Francisco J. Muñiz, Lorenzo Parodi, Alejandro Piatnitzky, Jaime Powell, Pablo Puerta, Osvaldo Reig, Santiago Roth, Guillermo Rougier, Roberto Rovere, Cayetano Rovereto, B. San Martín, Pedro Serié, George Simpson, Miguel Soria, Pedro Stipanicic, Martín Vince, entre muchos otros. Otra forma de incrementar su acervo fue por las donaciones, compras o canjes de material obtenidos por centenares de ciudadanos, naturalistas y profesionales, incluyendo colecciones enteras como las de August Bravard, A. de Caixo, Enrique de Cárles, Roberto Dabbene, F. Eguileta, Rodolfo Faggioli, Héctor Greslebin, León Lelong Thevenet, Pedro Scalabrini, Pedro Serié, Antonio Serrano, José Sors Cirera y otros. Asimismo, eran frecuentes algunos canjes o donaciones con otras instituciones nacionales, principalmente producto de obras de construcción u obra pública, como: Administración General de Obras Sanitarias, YPF, Compañía Argentina de Electricidad, Colegio Nacional de Buenos Aires, Compañía E.T.I.A (Administración Nacional del Agua), Compañía General de Obras Públicas S.A. (GEOPÉ), Dirección de Irrigación M.O.P.N., Dirección de Obras de Salubridad del Rosario, Dirección General de Minas y Geología de la Nación, Dirección General de Vialidad, Dirección Obras del Puerto, Ejército Argentino (Dirección General de Ingenieros), Empresa Constructora del Subterráneo, Hospital Militar, Hospital Nacional de Alienados, La Papelera Argentina S.A. y Pinasco Raffo Cía. El canje y/o donación de

fósiles originales o sus calcos con instituciones académicas nacionales e internacionales, también contribuyeron al acervo, algunas de ellos fueron: Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino" de Santa Fe, Museo de La Plata, Museo Real de Ontario, American Museum of Natural History, Australian Museum, Field Museum of Natural History, Museo de Paleontología de Berkeley, Museum National D'Histoire Naturelle, Museum of Coperative Zoology at Harvard y John Hopkins University.

Estas colecciones nacionales y la exhibición de paleontología estuvieron durante el periodo de dirección de Hermann Burmeister, e incluso posteriormente por los aportes de otros colectores, dominadas por los mamíferos pleistocénicos, hasta que a fines de la década de 1970, José F. Bonaparte colectó y estudió una extensa fauna de dinosaurios, reptiles y mamíferos mesozoicos cambiando el balance de grupos fósiles tanto en las colecciones como en las salas (Penchaszadeh *et al*., 2012; Apesteguía *et al*., 2022). Hasta la llegada de la Ley N°25.743/2003 el MACN concentraba fósiles de todas las provincias, y su acervo solo dependía de la asiduidad con la que los paleontólogos recolectaban fósiles. Posteriormente, estas colecciones solo pueden incrementar su

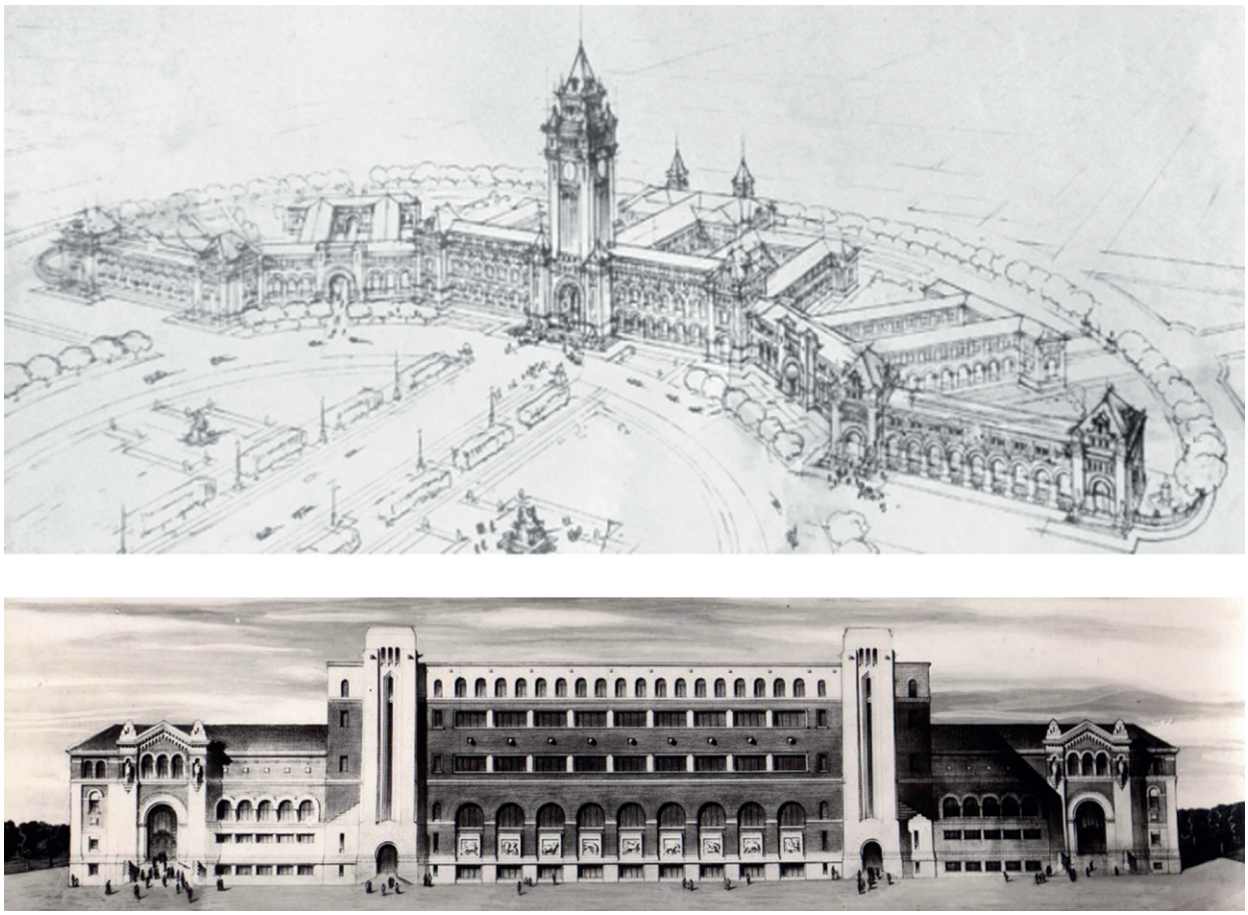


Figura 4.2. Arriba, ilustración del primer anteproyecto edilicio para el Museo Argentino de Ciencias Naturales en el Parque Centenario, 1924-1925. La entrada principal se orientó hacia el interior del Parque Centenario (tomada de Penchaszadeh *et al*., 2012, "El Museo Argentino de Ciencias Naturales, 200 años"). Abajo, boceto del edificio en el comienzo de su construcción en 1925. Vista de la parte posterior del museo, sobre la Avenida Ángel Gallardo (tomado de Pinedo, 2016, "Un museo perdido en la ciudad porteña")

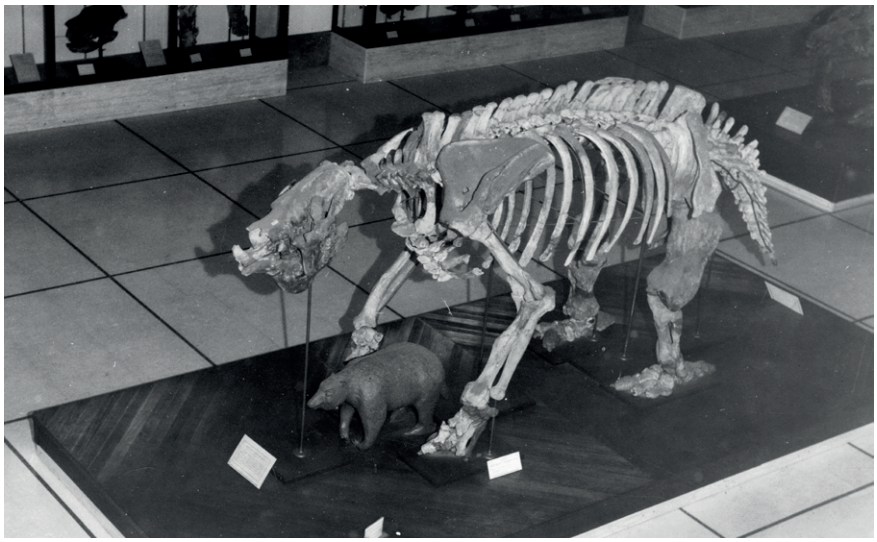


Figura 4.3. Esqueleto de *Megatherium americanum* acompañado por una reconstrucción miniatura, en la sala de paleontología del MACN (Archivo General de la Nación, N°1.486)



Figura 4.4. Miembro posterior de *Antarctosaurus wichmannianus* junto a una reconstrucción a escala del animal, 10 de junio de 1948 (Archivo General de la Nación, N°174.918)



Figura 4.5. A la izquierda, vitrina con cráneos de mamíferos fósiles en sus soportes de hierro originales creados en la herrería propia del museo a principios del siglo XX; a la derecha, estanterías de madera albergando diversos restos fósiles de mamíferos confeccionadas en la carpintería propia del museo para el mismo periodo (Stella Maris Alvarez)

contenido por medio de donaciones, canjes, copias, la asignación judicial de algún decomiso y/o que los materiales hayan sido recolectados en zonas de exclusiva jurisdicción nacional. De esta forma, el crecimiento de las colecciones que supo tener esta área en el museo se vio limitado.

Otra de las colecciones más importantes de paleovertebrados en la Argentina es la Colección Paleontología de Vertebrados Lillo, perteneciente a la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, de la Universidad Nacional de Tucumán (Abdala *et al*., 2022; Ortiz *et al*., 2025). Esta colección es la de mayor relevancia en el norte de la Argentina y cuenta con unos 7.900 ejemplares, incluyendo unos 132 holotipos, la mayoría, fósiles de distintas regiones del país. La colección se formalizó en 1957 por iniciativa del biólogo evolutivo Osvaldo A. Reig, quien fue reemplazado en 1959 por el paleontólogo José F. Bonaparte (Apesteguía *et al*., 2022). La colección es conocida mundialmente por los excepcionales fósiles del Triásico sudamericano que alberga, en particular sus arcosaurios y terápsidos, muchos de ellos representados por holotipos. También se destaca por sus dinosaurios del Cretácico y un importante conjunto de mamíferos paleógenos, neógenos y cuaternarios. Un aspecto particular en cuanto a lo administrativo es que, si bien la "Co-

lección Lillo" pertenece a la Universidad Nacional de Tucumán, la sala de exhibición al público de los materiales más relevantes y completos corresponden al "Museo Lillo de Ciencias Naturales" (Figura 4.6), dependiente de otra institución, la Fundación Miguel Lillo. Tanto la colección como el museo comparten el mismo predio e incluso el mismo edificio en la ciudad de San Miguel de Tucumán. El Museo Lillo de Ciencias Naturales cuenta con varias salas y una de ellas está dedicada a la paleontología, en la cual se exhiben principalmente fósiles de vertebrados. Estos materiales en exhibición (Figura 4.7) están representados en su amplia mayoría por copias de fósiles originales resguardados en la Colección Paleontología de Vertebrados Lillo que son cedidas al museo mediante préstamos. La colección es visitada asiduamente por investigadores de todo el mundo, en particular por aquellos que estudian arcosaurios y terápsidos del Mesozoico sudamericano (Abdala *et al*., 2022; Ortiz *et al*., 2025).

En la provincia de Buenos Aires (Argentina), el Museo de La Plata (Figura 4.8), perteneciente a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, está emplazado en el Paseo del Bosque de la ciudad, en un edificio monumental de estilo arquitectónico neoclásico y está ornamentado con motivos de la América Precolombina. La construcción del edificio comenzó en 1884, dos años después de la fundación de la ciudad de La Plata, y se inauguró el 19 de noviembre de 1888 (Figu-



Figura 4.6. Parte del frente del edificio actual en donde funciona el Museo Miguel Lillo de Ciencias Naturales, perteneciente a la Fundación homónima. Alberga la Colección de Paleontología de Vertebrados Lillo, perteneciente a la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina (Adrián Giacchino)



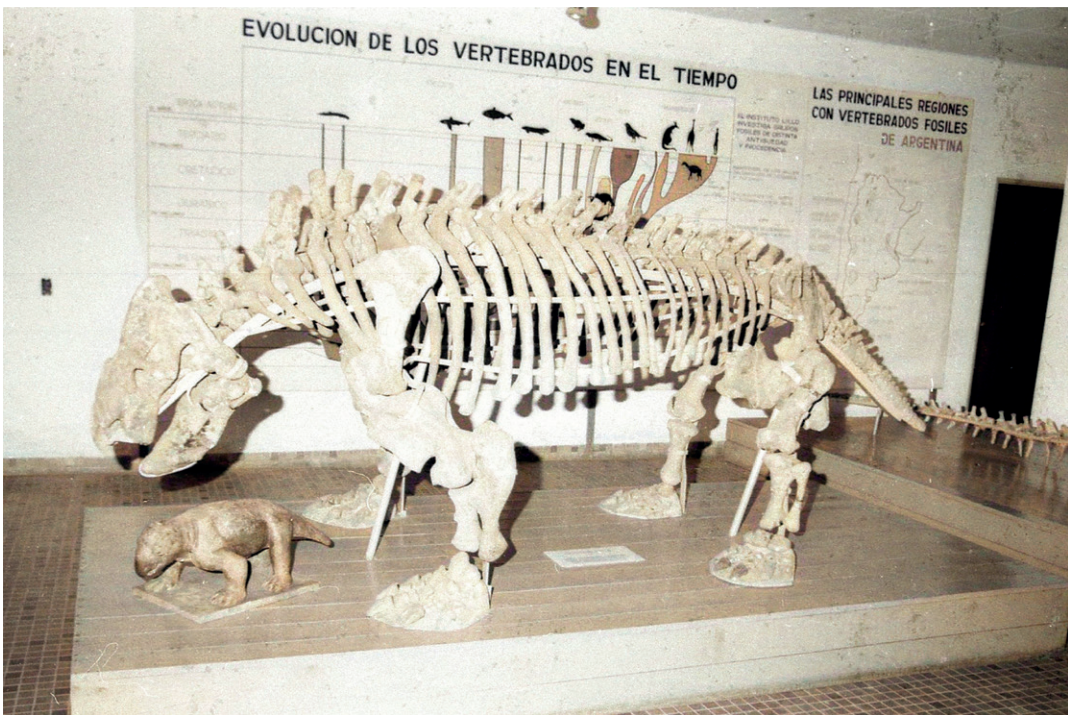


Figura 4.7. Arriba, esqueleto casi completo del dinosaurio basal *Herrerasaurus ischigualastensis*, proveniente del Triásico Superior de San Juan, Argentina, década de 1980; abajo, esqueleto de un ejemplar del terápsido anomodonto *Ischigualastia jenseni*, Triásico Superior de San Juan, Argentina, década de 1970. Fotografías del Dr. J. Powell tomadas en el Museo de Ciencias Naturales de la Fundación Miguel Lillo (Tucumán).

ras 4.9, 4.10 y 4.11). El 24 de octubre de 1997 fue declarado Monumento Histórico Nacional (decreto N°1119/1997 del Poder Ejecutivo). Su misión es contribuir al conocimiento de la naturaleza, el ser humano y su cultura, y difundir ese conocimiento por medio de tareas de investigación y divulgación científica, exhibiciones, actividades educativas y visitas, en un marco de respeto por el patrimonio natural y cultural de todos los pueblos (Anónimo, s.f. 4).

La creación del Museo de La Plata fue promovida por Francisco Pascasio Moreno, quien no solo aportó el proyecto sino también sus colecciones en 1886 para dar fundamento al nuevo museo, a la vez que dirigió las dos primeras décadas de la institución. Estas colecciones fundacionales donadas por Moreno formaban parte del Museo Antropológico y Arqueológico de Buenos Aires que él había creado en 1877. Estas colecciones se incrementaron gracias a los viajes de exploración realizados por naturalistas viajeros convocados a trabajar en la institución; a compras, donaciones e intercambios con otras instituciones; y a los viajes de campaña que realizan sus investigadores y técnicos. La División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata alberga numerosas colecciones producidas por naturalistas en la segunda mitad del siglo XIX y principios del XX destacándose Florentino y Carlos Ameghino, Rodolfo Hauthal, Alcides Mercerat, Francisco P. Moreno y Santiago Roth, entre otros (Vizcaíno *et al*., s.f.).

En la actualidad alcanzan alrededor de 120.000 especímenes, la mayoría procedentes de la Argentina y de otros países sudamericanos. En las últimas décadas, a la colección general se han incorporado otras colecciones importantes entre las que se destacan -por variedad y número de ejemplares- las provenientes de la Antártida con 30.000 especímenes (Reguero, 2019).

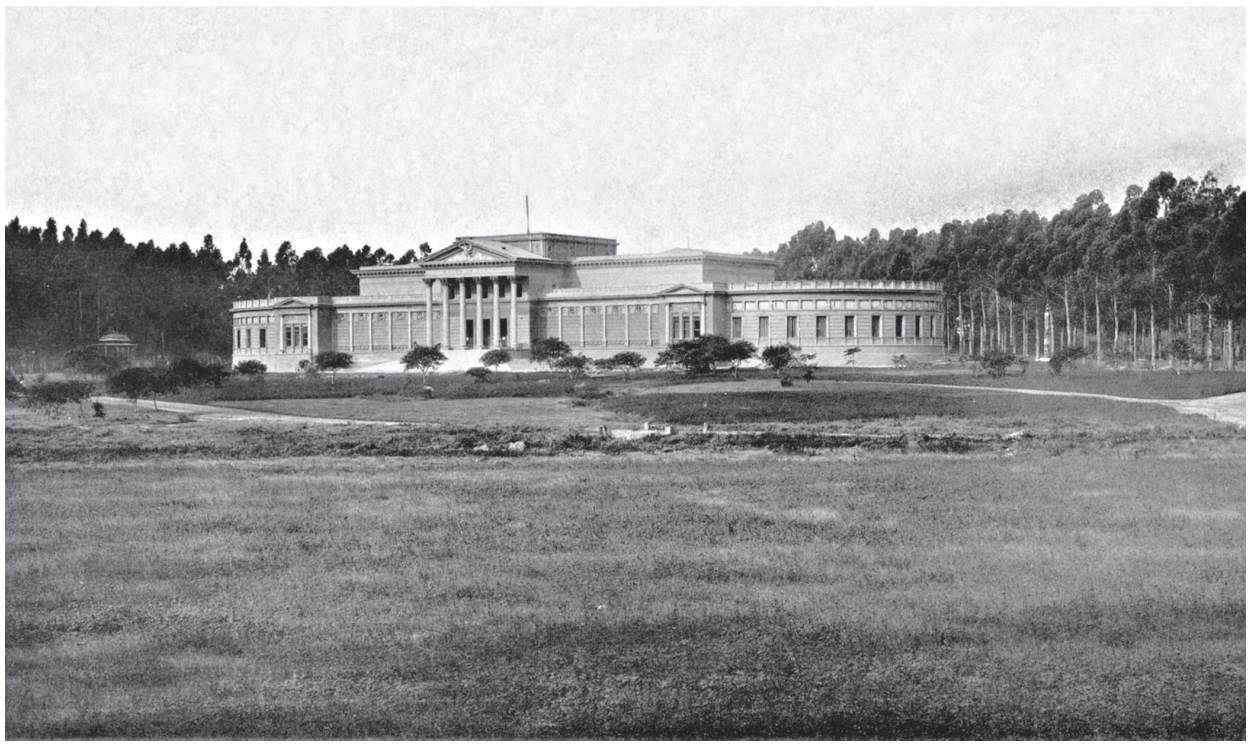


Figura 4.8. Museo de La Plata, año 1903 (Archivo Fotográfico del Museo de La Plata)



Figura 4.9. Exhibición del calco del esqueleto de *Diplodocus carnegii* en el Museo de La Plata en su ubicación original en la sala III, año 1912 (Archivo Fotográfico del Museo de La Plata)



Figura 4.10. Restos de dinosaurios saurópodos en la sala de paleontología del Museo de La Plata (Archivo General de la Nación, N°130.449)



Figura 4.11. Mamíferos pleistocénicos en la sala de paleontología del Museo de La Plata (Archivo General de la Nación, N°181.962)

Extendiendo el recorrido por América del Sur, en Uruguay se crea el 4 de septiembre de 1837 el Museo Nacional de Historia Natural (Figura 4.12), gracias al trabajo de varios naturalistas y destacados intelectuales de la época, entre ellos Bernardo Berro, Dámaso Antonio Larrañaga y Teodoro Vilardebó. Durante la gestión del segundo presidente constitucional de Uruguay, Manuel Oribe, se forma una comisión cuya tarea es la de crear un museo de ciencias naturales, que se sumara a la ya existente biblioteca pública. Estamos hablando, por lo tanto, no solamente del primer museo del Uruguay, sino que también de la primera institución científica del país (Mones, 1977; 2011). Unido en sus comienzos con la biblioteca pública, a poco de su fundación ingresa en un período de declive que lo termina transformando en "*un cuarto de trastos apenas digno de ser mencionado. La biblioteca es igualmente insignificante*" (Tschudi, 1984, publicado originalmente en alemán en 1868). Un mojón fundamental en la recuperación institucional se dio con la llegada de Carlos Berg, quien, si bien se ocuparía de la dirección del museo por menos de dos años (desde julio de 1890 hasta abril de 1892), igualmente dejaría una serie de directivas, tanto científicas como educativas, que florecieron en la tarea de su sucesor, el botánico español José Arechavaleta (Klappenbach, 1977; Goicoetxea Marcaida, 1993). De hecho, Arechavaleta ya se había ocupado del museo como director interino en 1890, y debe considerarse como un verdadero refundador institucional, ya que durante su



Figura 4.12. Foto del Museo Nacional de Historia Natural de Uruguay (alrededor de 1904). El local del museo es el que se muestra más cerca del espectador, sobre la derecha, y que se corresponde con el ala oeste del edificio en cuyo centro se puede ver al Teatro Solís (Intendencia de Montevideo, de dominio público)

gestión como director (desde 1892 hasta su muerte en 1912) se comenzaron a formar muchas de las colecciones, además de su notable biblioteca científica. Por otra parte, durante el período mencionado el museo, que hasta ese entonces tenía una sección de bellas artes y otra de historia, reduce su campo de acción, dedicándose únicamente a las ciencias naturales (tal como lo estipulaba su misión original), la antropología y la arqueología, cambiando su nombre de Museo Nacional de Montevideo a Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo (Figuras 4.13 y 4.14). Esto último ha llevado a algunos investigadores a creer erróneamente que su fundación ocurrió en 1911 y no en 1837. (Laroche, 1936; Aguerre, 2011; Porley, 2019).

La historia más reciente de esta institución no ha sido muy alentadora, ya que la peor crisis institucional de los últimos 100 años ocurrió entre 1999 y 2000, cuando una reforma en el teatro que compartía edificio con el museo (Teatro Solís) obligó a las autoridades nacionales a mudarlo. Lamentablemente, en ese período dos gobiernos democráticamente electos decidieron clausurar el museo llevando sus colecciones a un ruinoso edificio conocido como ex Librería Barreiro y Ramos, y a su gran biblioteca a otro local igualmente inadecuado. Así pues, en unos pocos meses el museo más grande del Uruguay cerraría sus puertas al público y, en una serie de acciones funestas, gran parte de su acervo quedaría sin posibilidades de ser curado ni consultado adecuadamente. Por cierto, que estas decisiones despertaron, no solamente la indignación dentro de fronteras, sino que también a lo largo del mundo entero. Esto es lo

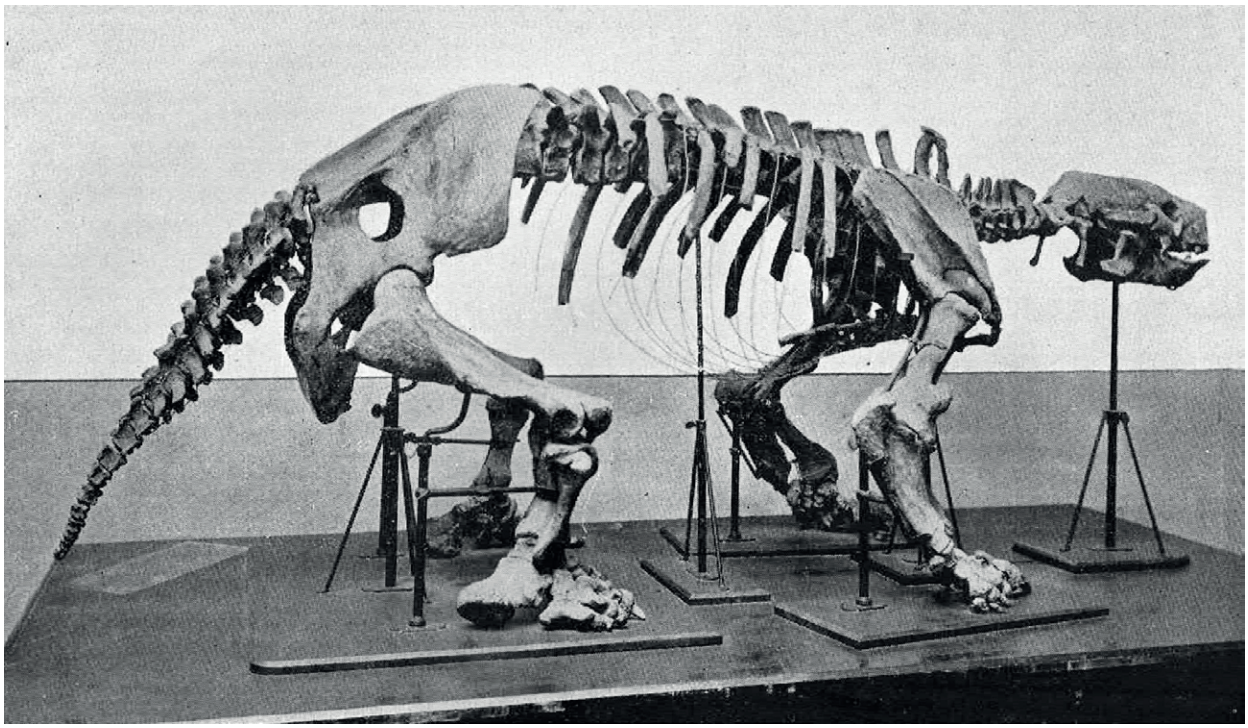


Figura 4.13. Espécimen de *Glossotherium* (perezoso gigante) montado en el Museo Nacional de Historia Natural de Uruguay (tomada de Devincenzi, 1927, "Notas paleontológicas")



Figura 4.14. Fotografía del principal salón expositivo del Museo Nacional de Historia Natural de Uruguay (por entonces llamado "Museo Nacional de Montevideo"). La foto fue tomada hacia finales del siglo XIX o principios de 1900 (gentileza de Álvaro Mones)

que publicaba el diario uruguayo *El Observador* un jueves 11 de mayo del año 2000: "*Entre los expertos que hicieron oír su voz de queja al ministro de Educación y Cultura de Uruguay, Antonio Mercader, se encuentran especialistas del Museo de Historia Nacional de Estados Unidos, Museo de Historia Natural de Perú, Museo Nacional de Ciencias Naturales de España, la Academia Natural de Ciencias de Filadelfia, el Centro de Conservación Ambiental de Columbia, Museo de Historia Natural de Illinois, Royal Ontario Museum de Canadá, Museo de Historia Natural de Colombia, Museo de Historia Natural de Paraguay, The New York Botanical Garden y las universidades de Columbia, Louisville, Carleton, Nebraska, Cornell, Kansas, Nueva York, Texas, Buenos Aires, Mar del Plata, Venezuela, España, Brasil, Paraguay, Australia, Bolivia, Chile, París, Colombia. Una carta fue escrita y firmada por 108 científicos. Otros prefirieron enviar mails y cartas personales*".

Actualmente, el museo se ha unificado con su biblioteca científica, y se encuentra en un lugar provisorio esperando el reciclaje de un local definitivo ubicado en una antigua cárcel de Montevideo. Custodio de algunas de las más importantes colecciones geológicas y paleontológicas nacionales, el museo cuenta, además, con colecciones de zoología, un herbario destacado internacionalmente, y una biblioteca de ciencias naturales considerada como de las más importantes en América del Sur. Además, alberga colecciones numerosas, como las de ornitológica, mastozoológica, aracnológica, herpetológica y, en particular, la colección de paleontología de vertebrados con unos 4.000 ejemplares. Entre sus colaboradores y funcionarios más destacados de la sección paleontológica debemos mencionar a Florentino Ameghino y a Lucas Kraglievich (Mones, 2021).

Hacia el oeste sudamericano, en Chile, surge como idea de Bernardo O'Higgins en 1822 el Museo Nacional de Historia Natural de Chile (MNHN) (Figura 4.15), no obstante, no fue hasta 1830 que se formaliza su conformación (Philippi, 1908). O'Higgins nombra a Juan José Dauxión como director del museo. Con fecha 14 de septiembre de ese mismo año se le encomendó al naturalista francés Claudio Gay la misión de formar un gabinete de historia natural que incluyera las principales producciones vegetales y minerales del territorio con sus nombres vulgares y científicos, los usos y utilidades de dichos objetos y los lugares donde se encuentran. Durante 12 años, Gay recorrió el territorio de Chile con el objetivo de estudiar su historia natural, recolectando elementos que iniciarían las vastas colecciones que hoy en día alberga el museo. El trabajo de Gay está resumido en los tomos de su gran obra "*Historia Física y Política de Chile*", y los objetos recolectados fueron custodiados inicialmente en una sala en el palacio que posteriormente utilizarían los Tribunales de Justicia (Philippi, 1908). A los aportes de Gay le siguen los realizados por el naturalista Rodulfo Amando Philippi, quien asume como director del museo en 1853, y de cuya mano se incrementaron notablemente las colecciones, trasladándolas al Palacio de la Exposición en 1896, edificio donde ha funcionado el museo hasta la actualidad. La primera planta de funcionarios comenzó en 1889, con la creación oficial de las secciones de botánica, zoología y mineralogía, las cuales se irían transformando a lo largo del tiempo, hasta conformar las seis áreas curatoriales que operan en la actualidad: Antropología, Botánica, Entomología, Zoología de Invertebrados, Zoología de Vertebrados y Paleontología. Se estima que las colecciones del MNHN albergan más de 1,1 millones de especímenes entre todas estas áreas. En particular, el Área de Paleontología del MNHN custodia cerca de 50.000 especí-



Figura 4.15. Museo Nacional de Historia Natural de Chile, entre 1920 y 1930 (Archivo Fotográfico MNHN, ©MNHN)

menes, reunidos en seis grandes colecciones de investigación, y una de docencia. Las colecciones corresponden a: Paleontología de Vertebrados, Paleontología de Invertebrados, Paleobotánica, Icnofósiles, Calcos y Minerales. Las colecciones de esta área del MNHN tienen sus orígenes en los trabajos de los primeros naturalistas, con un notable incremento producto del aporte de Philippi en esta disciplina, lo que queda reflejado en su obra "*Los fósiles Terciarios y Cuartarios de Chile*", publicado en 1881. Ya a mediados del siglo XX, el museo cuenta con una significativa muestra de vertebrados fósiles, entonces montada en exhibición. Fuenzalida (1961) destaca los restos de "*caballos, mastodontes, megaterios del Pleistoceno, cetáceos del Terciario y reptiles del Mesozoico*", los cuales habrían sido descubiertos, en su mayoría, durante el desarrollo de obras públicas o excavaciones particulares. Por esas fechas, se incorpora al museo el paleontólogo argentino Rodolfo Casamiquela, primer especialista en paleontología de vertebrados con que contaría la institución. En su paso por el museo, Casamiquela aportó tanto en el ordenamiento y catalogación de las colecciones como en la sistematización de la información disponible a la fecha, sobre los vertebrados fósiles de Chile y sus huellas. Durante los años ochenta, Daniel Frassinetti y Patricia Salinas llevarían a cabo una serie de campañas sistemáticas de recolección de vertebrados fósiles en territorio nacional, que incrementarían significativamente los grupos taxonómicos representados en la colección. Actualmente, la colección de paleontología de vertebrados del Museo Nacional de Historia Natural (SGO.PV) está conformada en su mayoría por ejemplares de Chile y América del Sur, con representación de todas las clases de vertebrados. Sobresalen en número y volumen aquellas correspondientes a mamíferos del Pleistoceno tardío, como perezosos, caballos y proboscídeos, así como las de reptiles marinos del Mesozoico. A su vez, destacan las colecciones de ejemplares tipo de peces jurásicos del norte de Chile y las de mamíferos terciarios de los Andes centrales y norte del país. Las piezas albergadas en

la colección del Museo Nacional de Historia Natural de Chile constituyen un valioso aporte al entendimiento de la biodiversidad pasada de América del Sur y el mundo, siendo una fuente inagotable de conocimiento. En los últimos años estas colecciones han permitido realizar diversas investigaciones, fortaleciendo el desarrollo de la disciplina en el país.

Continuando camino hacia el noreste, en el Brasil, el Museu Nacional/UFRJ fue fundado el 6 de junio de 1818 por decreto del Rey de Portugal, D. João VI (1767-1826) ya que el Museo Real tenía como misión "*propagar el conocimiento y los estudios de ciencias naturales en el Reino de Brasil, que contiene miles de objetos dignos de observación y examen, y que pueden ser utilizados en beneficio del comercio, la industria y las artes*". La misión actual de esta institución museística se presenta como: descubrir e interpretar los fenómenos del mundo natural y de las culturas humanas, difundir el conocimiento a partir de la realización de investigaciones, la organización de colecciones, la formación de recursos humanos y la educación científica, así como actuar en la preservación del patrimonio científico, histórico, natural y cultural en beneficio de la sociedad (Museo Nacional, 2023). Es importante destacar el énfasis que se da al "en beneficio de la sociedad" en la nueva definición de la misión institucional, especialmente después del incendio de 2018 (Guedes y Kellner, 2022). Su sede original estaba en el Campo de Santana, en la Praça da República, en el centro de Río de Janeiro. Con la declaración de independencia del Brasil por D. Pedro I (1798-1834), el nombre cambió a Museo Imperial y, posteriormente con la Proclamación de la República, a su denominación actual. En 1892, luego de finalizada la Primera Asamblea Constituyente Republicana, el Museo Nacional fue trasladado a su ubicación actual. Esta acción fue coordinada por el entonces director de la institución, el botánico Ladislau de Souza Mello Netto (1838-1894). Es importante resaltar que el palacio siempre fue considerado un templo de la ciencia por la acción de la familia imperial, que mantuvo allí una rica colección de historia natural y antropología. También cabe destacar la biblioteca de la emperatriz María Leopoldina Carolina Josefa de Habsburgo-Lothringen (1797-1826), las piezas arqueológicas de la emperatriz Teresa Cristina de Borbón-Duas Sicilias (1822-1889) y los elementos de historia natural adquiridos por el Emperador D. Pedro II (1825-1891). De este modo, existía en el palacio lo que se denominaba Museo del Emperador (Dantas, 2008), albergando la colección de D. Pedro II que donó al Museo Nacional tras su exilio (Schwarcz y Dantas, 2008). Debido a su importancia histórica, el palacio fue catalogado por el Instituto del Patrimonio Histórico y Artístico (IPHAN) en 1938. En 1946, el museo fue incorporado a la Universidad del Brasil, actualmente denominada Universidad Federal de Río de Janeiro (UFRJ) por lo que el Museu Nacional/UFRJ es técnicamente considerado un museo universitario (Kellner, 2022). Actualmente, el Museu Nacional/UFRJ está dividido en seis departamentos: Geología y Paleontología, Botánica, Entomología, Invertebrados, Vertebrados y Antropología. El tamaño de la colección se estimó en alrededor de 20 millones de especímenes divididos en 36 colecciones diferentes (Annual Report 2020-Museu Nacional, 2021). De este número, se estima que el 85% se perdió o se vio muy afectado por el incendio que tuvo lugar el 2 de septiembre de 2018. Afortunadamente, la colección de paleovertebrados fue rescatada de las ruinas incluyendo la de ejemplares de holotipos de vertebrados fósiles (Nitahara, 2019). Es importante destacar el gran esfuerzo de re-

cuperación del material bajo los escombros que está en proceso de inventariado (Rodrigues-Carvalho, 2021; Kellner, 2022). El Sector de Paleovertebrados es una división del Departamento de Geología y Paleontología y su colección alberga alrededor de 10.000 especímenes cuya principal importancia radica en la distribución geográfica de sus ejemplares y por tener materiales de valor histórico (Setor de Paleovertebrados, 2023). Entre 1818 a 1875 se produjeron las primeras adquisiciones y el inicio de las actividades de investigación paleontológica (Sequeira Fernandes *et al*., 2007). La colección alberga varios ejemplares tipo, además de importantes colecciones, como la de "Cope" compuesta por especímenes de peces recolectados principalmente en los estados de Sergipe, Pernambuco y Bahía durante el siglo XIX; "Desirée" albergando fósiles del Grupo Santana (Formaciones Crato y Romualdo), conteniendo un número representativo de holotipos, así como una considerable diversidad de paleofauna y paleoflora; y "Rocha" con su colección paleoictiológica proveniente de la Cuenca de Araripe (Henriques *et al*., 2002). Otros personajes que contribuyeron a la abundancia y diversidad de la colección fósil de los mamíferos brasileños fueron Fausto Luiz de Souza Cunha, Nei Vidal, y, principalmente, Carlos de Paula Couto. Actualmente, Sergio Alex Kugland de Azevedo y Alexander WilhelmArmin Kellner, aportan sobre reptiles, y Deise Dias Rêgo Henriques, sobre mamíferos (Sequeira Fernandes *et al*., 2007; Henriques *et al*., 2002). Con la jubilación de su colega Deise Henriques, las técnicas Luciana Carvalho y Uiara Gomes Cabral asumieron las funciones y trabajan directamente en todas las colecciones de vertebrados fósiles de la institución. Marina Bento Soares también se encarga de la curaduría de las colecciones desde 2019. Cabe destacar que, aunque se perdió mucho, fue posible recuperar cientos de ejemplares, incluidos holotipos.

En América del Norte, la evolución del Museo de Historia Natural de México (Figura 4.16) inicia con la independencia cuando se recuperan los materiales de historia natural, arqueológicos e históricos ubicados durante la época colonial en el Gabinete de Historia Natural, inaugurado el 27 de abril de 1790 (Maldonado-Koerdell, 1948). Dentro de estos ejemplares representantes de la naturaleza, se tiene registro de una osamenta de "elefante" fósil (Anónimo, 1799). De esta forma, en 1825 se funda el Museo Nacional Mexicano, el cual se instaló en un salón de la Universidad Nacional y Pontificia, y cuyo objetivo era contar con un espacio, para la apreciación del público, tanto de los objetos más importantes de las ciencias naturales como de la arqueología y la historia del país (Azuela y Vega y Ortega 2011; González Zamora, 2018).

Isidro Ignacio Icaza fue su primer conservador, y como parte de sus funciones elaboró el primer reglamento, en donde se establecía que el Museo Nacional debía contener los documentos, pinturas, máquinas científicas y colecciones de historia natural que fueran un reflejo de la riqueza y potencial del país, reafirmando su carácter público (Casanova, 2008; Azuela y Vega y Ortega, 2011). Su primera tarea fue hacer el inventario de las colecciones y, tras dos años, se contó con los objetos clasificados según realizados por el ser humano y los de origen natural (González Zamora, 2018).

Las colecciones de este primer museo, se incrementaron con las donaciones realizadas por las élites, así como con los materiales recolectados durante las expediciones científicas enviadas por el gobierno, por lo que pronto el espacio fue rebasado, iniciando la

constante lucha para la asignación de más y mejores áreas que permitieran cumplir su objetivo (Azuela y Vega y Ortega, 2011). Aunque, nunca llegó a cumplirse dadas las situaciones en las que estuvo inmerso el país, sumado al desinterés por desarrollar proyectos para su reubicación o incluso mejorar sus condiciones dentro del edificio universitario.

Durante mediados del siglo XIX, y como parte de los procesos en consolidarse como nación, México, tuvo inestabilidad política, derivada de los conflictos internos entre los partidos (Conservador y Liberal) que se disputaban el gobierno, así como de intervención por parte de estados extranjeros (Estados Unidos y Francia). Esto generó la preocupación de los científicos mexicanos del saqueo del patrimonio, dando como resultado las primeras propuestas para impedir la destrucción y la salida del país de estos bienes, al menos para los monumentos prehispánicos (Azuela y Vega y Ortega, 2011). Sin embargo, es durante la etapa en la cual se establece el imperio de Maximiliano de Habs-



Figura 4.16. Fachada del Museo Nacional de México (José María Lupercio, ciudad de México, ca. 1918. © (Inv. 361835), SINAFO-INAH. Secretaría de Cultura)

burgo (1865), y como parte de la construcción del Imperio Mexicano, que se concibe la creación de un museo que proteja los objetos científicos, la naturaleza y las antigüedades prehispánicas. Se designó un edificio propio y contiguo al Palacio Nacional con el nombre de Museo Público de Historia Natural, Arqueología e Historia, cerrándose la Universidad y ordenando la entrega de todo lo que ésta poseía (Azuela y Vega y Ortega, 2011).

A través del "Decreto sobre establecimiento del Museo Público de Historia Natural, Arqueología e Historia" del 4 de diciembre de 1865, se estableció que éste quedaría bajo la tutela de un director general organizando sus acervos en tres departamentos: Historia Natural, Arqueología e Historia y la Biblioteca, los cuales tendrían su propio conservador (Azuela y Vega y Ortega, 2011). Las colecciones se incrementaron derivado de las exploraciones realizadas por investigadores extranjeros como, por ejemplo, la *Commision Scientifique du Mexique*, y las mismas colectas realizadas por los conservadores, además de las donaciones. Este museo se inaugura en julio de 1866 y si bien en la reseña de su inauguración en el *Diario del Imperio* se resalta la importancia como espacio público, informando sobre los días y horas en las que se podía visitar, y de augurar que sus acervos se irían enriqueciendo, esto no sucedería ante la caída del Imperio y el restablecimiento de la República en 1867.

Ante esta situación, se pensaría que se perdería esta nueva figura y espacio de resguardo de las colecciones. Sin embargo, con el gobierno de Benito Juárez se restituye el *Museo Nacional de México*, conservando su sede independiente tanto para el cuidado como exhibición de los acervos, e incluso continuar con las actividades de investigación. Para ello, a partir de agosto de 1867 se cuenta con presupuesto para proteger las colecciones y continuar con el estudio y limpiezas de los acervos, no sólo de lo ya existente, sino de las futuras piezas, e incluso el mantenimiento del edificio (González Zamora, 2008).

Debe resaltarse que el acervo de las colecciones naturales (mineralogía, fósiles, plantas y animales) fueron de las primeras organizadas ya con un espacio fijo para su exhibición, quedando abiertas para la visita pública el 5 de febrero de 1871; el resto de los acervos fue consolidándose e incluso ganando espacio, pero en todo momento manteniendo el orden y clasificación, tarea que fue realizada por Gumesindo Mendoza con apoyo de Jesús Sánchez. En dicho periodo, se confirmó la vocación del museo como centro de investigación, en donde los científicos reunían, ordenaban, estudiaban y mostraban lo más representativo de los recursos que se tenían del país; además, a partir de 1877, se inicia la publicación de los *Anales del Museo Nacional*, dando a conocer los catálogos de las piezas con las que contaba el recinto, así como los resultados de los estudios de investigación (González Zamora, 2008).

Como todo espacio público, en cualquier lugar del mundo, depende de los intereses políticos y sociales, y de quien se encuentre en el gobierno y quien lo dirija. Entonces, el Museo Nacional inicia una nueva transformación, en donde las colecciones de historia natural fueron minimizadas e invisibilizadas, mientras que el acervo arqueológico e histórico es impulsado y engrandecido, se le da más espacio, dinero y atención tanto por el director del Museo como del gobierno actuante, Porfirio Díaz. Esta importancia, además, impulsa la generación de medidas de protección de las piezas arqueológicas (se crea en 1885 el área de Inspección y Conservación de Monumentos Arqueológicos), y en

donde el Museo Nacional se convierte en la institución que lo resguarda (González Zamora, 2008).

Finalmente, este esfuerzo por contar con espacio único para las colecciones de historia natural y de arqueología e historia, nuevamente sufre una transformación al separarlas, en 1909, cuando se crea, por un lado, el *Museo Nacional de Arqueología, Historia y Etnografía* y por otro el *Museo Nacional de Historia Natural* (Cuevas-Cardona y Cabral-Perdomo, 2018) (Figura 4.17). Se discontinúan las labores de investigación e incremento en sus bienes patrimoniales, derivando en una entidad dependiente del gobierno nacional al integrarse a la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) en 1929, y cerrando sus puertas en 1964, desintegrando sus acervos, así dispersos o perdidos entre las colecciones de la UNAM, el Museo Nacional de las Culturas del Mundo del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH), y el Museo de Historia Natural y Cultura Ambiental de la Ciudad de México.

Si bien, al hablar del proceso histórico de creación y transformación del Museo Nacional y sus acervos, parecería que el desarrollo histórico del estudio sería el mismo, no es así, tiene diferentes etapas e influencias. Particularmente, para el registro fósil durante la Colonia y hasta el siglo XVIII, se tienen reportes inéditos como resultado de las exploraciones mineras realizadas por compañías extranjeras, sólo mencionando su existencia sin hacer estudio detallado de ello, por no estar asociados con lo que se estaba explorando (Carreño y Montellano-Ballesteros, 2005). Es hasta el siglo XIX, cuando los estudios de los fósiles adquieren un carácter científico, principalmente realizado por extranjeros y en donde los materiales, una gran parte, son depositados en las colecciones de los países de origen del investigador, otra parte, en las sedes de los naturalistas radicados en México, en las instituciones educativas, y, finalmente, también en los acervos del Museo Nacional.

A partir de la creación del Instituto Geológico Nacional en 1888, cuyo objetivo, además de la generación de la Carta Geológica y Minera de la República Mexicana, fue formar y conservar un Museo Geológico donde se resguarde la evidencia que permita la construcción de cartografía, se tiene una primera etapa del estudio sistemático de los fósiles, aunque más como herramienta para los estudios geológicos. Ahora bien, esta institución como parte de los procesos posrevolución, en 1929, también se integra a la Universidad Nacional Autónoma de México, tomando el nombre de Instituto de Geología, y conservando sus colecciones (Alvarado Ortega, 2021).

El desarrollo de la investigación de los fósiles durante el siglo XX, tiene diferentes pulsos, por un lado, la búsqueda y la explotación de los hidrocarburos, que, tras la nacionalización en 1938, permite la creación del Instituto Mexicano del Petróleo, incluyendo un departamento de paleontología, y por supuesto en el ámbito universitario. Este aspecto se descentraliza en el siglo XXI, cuando otras universidades en el interior de la República Mexicana, comienzan con el desarrollo de grupos de investigación, y espacios en donde se resguarda lo colectado en proyectos de investigación. Esta situación genera que no todo esté vinculado a la figura de "museo", e incluso la creación de museos no necesariamente consideran el contar con espacios de resguardo para las colecciones fósiles y menos un área ni personal de investigación (Oñate-Ángulo y Aguilar-Arellano, 2021).

Un aspecto a considerar, es que sumado a ser el Museo Nacional un área de resguardo de los acervos arqueológicos e históricos, estos son reconocidos como bienes patrimonia-

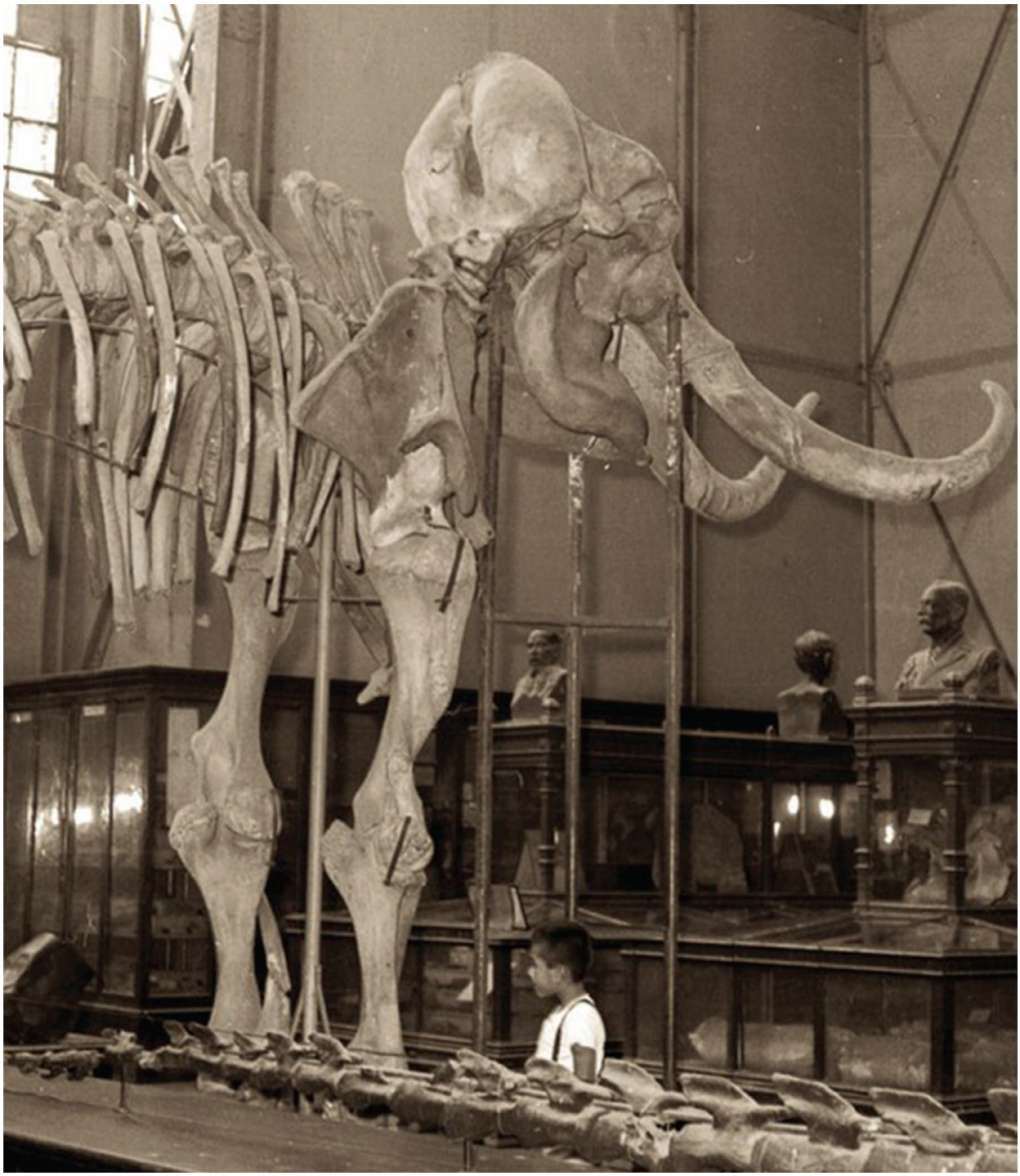


Figura 4.17. Representación de un mamut en el Museo de Historia Natural del Chopo (tomada de Cuevas-Cardona y Cabral-Perdomo, 2018, "El misterio del "colmillo" de mamut gigante y la historia de dos museos de historia natural entre el porfiriato y la posrevolución")

les contando con la creación de marcos legales que aseguren su protección y conservación, mientras que los objetos de historia natural tienen otro tratamiento. Para el caso de los fósiles, se inicia en 1969, cuando son enlistados como bienes nacionales juanto a las colecciones científicas y técnicas, hasta 1986 que con las modificaciones de la Ley Federal Sobre

Monumentos y Zonas Arqueológicos, Artísticos e Históricos y la Ley Orgánica del INAH, se establece una regulación jurídica para los fósiles de interés paleontológico, aunque, la generación de lineamientos que permitan su aplicación apenas comienza (Aguilar-Arellano y Alvarado-Mendoza, 2020; Guzmán, 2021). Uno de los objetivos, que busca esta normatividad es regularizar las diferentes colecciones que existen en el país y que, en el caso de las reconocidas como científicas, cumplan con los procedimientos curatoriales mínimos (Romero Mayén, 2017), para evitar la pérdida, destrucción y depósito en colecciones extranjeras, de las evidencias que hablen de la historia geológica y biológica del país, y que se reconocen como patrimonio paleontológico.

Evidentemente, tras más de doscientos años de historia, con sus contratiempos y resurgimientos, los museos latinoamericanos de ciencias naturales se han convertido en un lugar de formación y expansión de futuras generaciones de paleontólogos/as y, recientemente, de conservadores/as y preparadores/as de fósiles, que sin duda continuarán incrementándose y poniendo en valor las colecciones de paleovertebrados y a ellos mismos.

DIVERSIDAD DE COLECCIONES DE VERTEBRADOS FÓSILES

Las colecciones de ciencias naturales están integradas por objetos de origen natural que constituyen la documentación física de una investigación y, el valor científico queda definido por la cualidad de los ejemplares, la clase de información asociada y las condiciones de conservación, organización y posibilidad de acceso a su consulta o estudio (Del Fueyo y Scafati, 2018). En paleontología de vertebrados estos objetos corresponden a fósiles de restos óseos, dientes, placas óseas, pieles, restos queratinizados (como pelos, pezuñas, fundas de garras), lajas con improntas corporales, dérmicas o huellas, cáscaras de huevos, osteodermos, coprolitos, cuernos, astas, ámbar con restos de vertebrados en su interior, momificaciones, bromatolitos, egagrópilas o regurgitaciones, gastrolitos, cololitos y bezoares, formando la *colección académica*. Además, es posible que incluya la *colección histológica* conformada por cortes histológicos o delgados de los restos paleontológicos (Burga-Castillo *et al*., 2019). Estrechamente vinculado a esto, se pueden generar *colecciones de imágenes* en soporte papel o digitales, imágenes obtenidas a partir de tomografías computarizadas, radiografías, escaneos de restos fósiles de la colección, diapositivas, etc., todo lo cual forma parte de la documentación asociada a cada material analizado (López Mendoza *et al*., 2013; Montero y Diéguez, 1991). Pueden crearse *colecciones de copias o calcos* de algunos fósiles, tanto como réplica de estudio como para exhibición, utilizando los métodos tradicionales de copiado (Reuil y Muzzopappa, 2019; Zampatti y Moly, 2013) e incluso mediante impresiones 3D obtenidas de reconstrucciones tridimensionales digitales (López Mendoza *et al*., 2013). Finalmente, también se encuentran las *colecciones didácticas* o *educativas*, muy útiles para actividades docentes en las universidades, en tareas de divulgación en reuniones científicas o charlas para alumnos de colegios, o para acciones pedagógicas dentro del mismo museo, entre otros. Por ejemplo, en la década de 1990, mediante un proyecto conjunto entre el Museo de La Plata y el Ministerio de Educación de la Nación, se confeccionaron valijas didácticas (incluían calcos, un fósil real y fichas con la información de cada fósil) que se distribuyeron en numerosos colegios de todo el país. En el Museo de Paleontología de la Universidad Nacional de Córdoba se conser-

va una de esas valijas. Otro ejemplo es el Museo Geológico y Paleontológico de la Escuela de Geología de la Universidad de Costa Rica, que cuenta con colecciones principalmente didácticas (Aguilar Alvarez, 2013).

De todas las clases de colecciones paleontológicas, la más importante es la que aúna a los materiales definidos dentro de las diversas clasificaciones de ejemplares tipo, la *colección de tipos* (Devincenzi, 2014), que comprende a aquellos especímenes a partir de los cuales se obtuvieron las características morfológicas distintivas para describir una nueva especie y cuyo estudio fue publicado en revistas científicas nacionales y/o internacionales de reconocido rigor científico (Del Fueyo y Scafati, 2018). Para que la descripción de una especie se considere válida, este ejemplar tipo debe conservarse en una colección de acceso libre y público, estar a disposición para las consultas por los especialistas y en condiciones especiales de almacenamiento y conservación. Es tan importante esta colección que en su documentación suele indicarse esta condición marcando una figura geométrica roja (normalmente un círculo) y así prestar especial atención al momento de tomar decisiones administrativas o de procedimientos de estudios. Inevitablemente, constituyen los especímenes más requeridos por los investigadores y los que mayor demanda de atención en conservación y gestión poseen.

Las colecciones no deben subestimarse y la diversidad en paleontología de vertebrados debe ser atendida con rigurosidad y especificidad porque constituyen la base de nuevas investigaciones. Ello implica que tanto el fósil como sus datos asociados deben ser atendidos, desde el trabajo de campo hasta el ingreso a la colección y su posterior uso, con métodos adecuados para evitar complicaciones en su futura conservación.

ADMINISTRACIÓN Y CONSERVACIÓN DE UNA COLECCIÓN PALEONTOLÓGICA

Llevar adelante una colección paleontológica implica considerar aspectos de conservación sobre el material fósil, su documentación asociada, las condiciones edilicias del repositorio, así como prever su crecimiento, el financiamiento y, fundamentalmente, el personal idóneo de acuerdo con la política y las estrategias establecidas. La conciliación de estos aspectos se plasma en lo que se denomina un *plan de conservación o estratégico* (Simmons y Muñoz-Saba, 2005; Ladkin, 2007; Ogden y Adams, 1997; Montero y Diéguez, 1991) y se deben considerar las leyes del país, las reglamentaciones institucionales, las propias de las colecciones, las normas de seguridad e higiene y las recomendaciones de la UNESCO y otros organismos relacionados a museos. Este plan no es universal debido a las particularidades de cada colección paleontológica y debe adaptarse a las necesidades y recursos de cada institución, para ello se realiza un diagnóstico determinando la situación y utilizando esta información como punto de partida. En la Argentina, el Instituto Argentino de Normalización y Certificación (IRAM) ofrece la norma IRAM 30801 (2016) "Sistema de gestión de colecciones de objetos culturales y naturales", que orienta en la planificación, implementación, mantenimiento y mejora continua de un sistema de gestión de colecciones, siendo muy útil como guía al momento de diseñar el plan (Anónimo, 2018).

La distribución de responsabilidades constituye el eje fundamental de las buenas prácticas en una colección. La correcta determinación de las competencias en los roles de las personas que trabajan en la colección permite ordenar el trabajo, asumir riesgos,

planificar acciones, capacitar al personal adquiriendo mayor especificidad y alcanzar la cooperación conjunta. Dentro de estos requisitos básicos, es crucial determinar el grado de acceso a las colecciones según las responsabilidades otorgadas. Esto permite mantener un monitoreo apropiado (acción que permite ampliar la vida útil de las colecciones) y la factibilidad de acceso a los fósiles, minimizando la pérdida de los mismos por diferentes motivos, por ejemplo, la gestión inadecuada de un préstamo o devolución del material, una ubicación equivocada dentro de las mismas colecciones, la falta de registro del traslado al laboratorio de preparación, entre otros (Montero y Diéguez, 1991). Por otro lado, esta distribución de responsabilidades facilita la toma de decisiones sobre intervenciones críticas sobre el fósil, tales como la aplicación de técnicas semi-destructivas y destructivas (que implica extraer fragmentos de huesos, pelos, polvo de dientes y huesos, etc.) para realizar cortes histológicos, isótopos y análisis de biomoléculas, por ejemplo, ADN, proteínas y lípidos (Wiemann *et al*., 2022; Bobrovskiy *et al*., 2018; Buckley *et al*., 2015). En este sentido, es importante crear protocolos de trabajo, incluyendo el traslado y la propiedad intelectual de muestras fósiles siguiendo las leyes que regulan el transporte de material genético y biomoléculas en cada país.

Por otro lado, la administración de la colección incluye gestionar la compra de insumos, herramientas y equipamiento para las tareas de extracción, preparación y conservación de los fósiles. Se entiende por conservación a la "*acción de mantener y preservar un objeto para que su integridad no cambie ni se altere de modo de asegurar su disponibilidad en el tiempo*" y demanda la incorporación de pautas y rutinas técnicas en la tarea (Anónimo, 2018). Dentro de estos procedimientos técnicos se utilizan productos químicos como la acetona, que es el disolvente más utilizado para preparar el consolidante (sustancia fundamental en la preparación de fósiles en la paleontología de vertebrados) (Pozo Canales *et al*., 2023). En aquellos países latinoamericanos donde existe algún marco legal para controlar los productos químicos por parte del Estado Nacional y conlleva cumplir con una serie de obligaciones institucionales (sobre todo económicas) puede traducirse en una fuerte limitación de acceso al disolvente, impactando en la conservación de los fósiles. Por otro lado, no debe faltar dentro del plan de conservación o estratégico considerar los requerimientos que obligan las leyes nacionales del trabajo sobre seguridad e higiene en el laboratorio de preparación de fósiles, en las tareas extractivas de campo y en las actividades en colecciones paleontológicas (Melendi *et al*., 2009; Alvarez y Cárdenas, 2021).

La *documentación de la colección* es fundamental para la planificación y una gestión interna ágil y eficaz. Estos son los diferentes reglamentos internos (Salazar *et al*., 2020; Montero y Diéguez, 1991): *protocolo de visitas*, por ejemplo el creado por el Área de Paleontología del MACN (Anónimo, 2013; Alvarez, 2012) que posibilita ordenar el acceso a las colecciones y administrar el tiempo y el espacio para los consultores; *protocolo de préstamos* que permite mantener un control de la dispersión de los fósiles fuera de la colección y asegurar el acceso a otros interesados en un tiempo prudencial; *protocolo de muestreos* para atender necesidades legales y establecer criterios de prioridades sobre extracciones parciales de la anatomía de los fósiles; y *protocolo de tránsito* en cumplimento de las leyes de protección de bienes paleontológicos o culturales, un ejemplo son los detallados por la Autoridad de Aplicación Nacional (AAN) (s.f.). La existencia de un *libro de visitas* es fundamental al momento de planificar recursos para una óp-

tima consulta y estimar la frecuencia de monitoreo de los fósiles con mayor manipulación, o sea, que presentan una mayor exposición a posibles deterioros (Alvarez, 2012). También son necesarios un *catálogo o libro de ingreso* de fósiles a la colección para documentar oficialmente la pertenencia de ese ejemplar a la institución, así como un *libro de bajas* para desvincular formalmente los fósiles que ya no formaran parte del acervo por aplicación de técnicas destructivas para algún estudio, por extravío definitivo y/o hurto, por catástrofes, etc. (Alvarez, 2012). Las *fichas* en formato papel permiten un respaldo físico en caso de inconvenientes con el formato digital para la información del registro académico. Por otro lado, es imprescindible la documentación propia de la conservación, así como *planillas para el seguimiento de las intervenciones* (Nagel Vega, 2008; Alvarez, 2012), *reporte de condición*, la *fotografía* (Roubillard Escudero, 2008) y establecer el *índice de salud* de las colecciones (Simmons y Muñoz-Saba, 2005), que permiten tener acceso al historial de acciones curatoriales sobre la pieza y sus estados previos, así como establecer las prioridades de intervenciones sobre el fósil (Alvarez y Fernández, 2021). Finalmente, otros documentos esenciales son las *normativas internas* del sector dentro de la institución, el *reglamento institucional* y aquellos vinculados a las leyes vigentes, que enmarcan los protocolos particulares.

Es conveniente, además, diagramar las actividades en las colecciones paleontológicas desde la noción de conservación preventiva teniendo en cuenta los criterios actuales que van a determinar qué elementos son adecuados para seleccionar los contenedores de almacenaje y marcaje a utilizar con o sobre el material fósil (Seguel Quiroga, 2008; Davidson *et al*., 2006), así como los productos químicos para su conservación y estabilización (Devincenzi y Azar, 2019). Por ejemplo, en el MACN, en 2011, se inició un nuevo proyecto de conservación integral de las colecciones de Paleontología de Vertebrados y entre 2011-2012 se realizaron las evaluaciones diagnósticas y se resolvieron las necesidades urgentes de la colección (Alvarez, 2012 y 2020). En base a ello, se establecieron tres etapas de trabajo según la estructura de contención de los fósiles: grandes cajas de madera, estanterías y armarios. En la Figura 4.18 pueden verse el acondicionamiento en dos soportes distintos, a la izquierda el fósil incluido en una base de espuma de polietileno y a la derecha con guata termo fusionada (libre de pegamentos) (Alvarez y Riguetti, 2021; Alvarez y Fernández, 2021). Estos soportes de materiales no orgánicos son, además, efectivos en su capacidad de amortiguación ambiental, así como lo demostraron Rojas *et al*. (2020) donde, además, sugieren sustituir los tradicionales envases de cartón por los de plástico cerrados.

Dentro del plan de conservación/estratégico también es imperativo detallar la metodología para el diagnóstico, monitoreo y tratamiento de los agentes de deterioro tanto físicos, químicos, biológicos como antrópicos, identificando indicadores críticos (Devincenzi, 2018, 2021; Amor, 2013).

Los planes de conservación de los espacios de reserva y exhibición no deben ser excluidos de la planificación de las colecciones ya que, en las salas de exhibición se pueden exponer ejemplares originales que pertenecen a la colección paleontológica y también las copias de especímenes fósiles originales (Zampatti y Moly, 2013) que pueden ser parte de una colección independiente.

El edificio es la primera "envoltura" que rodea y distancia a los bienes patrimoniales del ambiente exterior y de otros factores de riesgo por lo que hay que prestar especial atención en su mantenimiento. Los lugares de los repositorios también deben poseer ambientes



Figura 4.18. Fósiles intervenidos en sus contendores. A la izquierda, cráneo y mandíbula de *Macrauchenia patachonica* hallados por Auguste Bravard en 1856 con número de colección MACN-Pv 2; a la derecha, fósiles de *Alligator ameghinoi*, material sintipo (Stella Maris Alvarez)

adecuados por lo que es necesario considerar algunos puntos críticos. Uno de ellos es la ubicación de las colecciones (Amor, 2013), en la que, se debe evitar el subsuelo o el último piso del edificio, y se recomienda una posición central evitando, sustancialmente, la proximidad a las paredes que contacten con el exterior. La sala del repositorio no debe tener vínculo con el ambiente externo, pero sí debe contar con flujo de aire. Otros factores sumamente importantes a tener en cuenta en las salas de repositorio y exhibición, son la luz, la humedad relativa y la temperatura debiéndose evitar intensidades o valores inadecuados y/o fluctuantes que pueden afectar a los pegamentos en los ejemplares intervenidos, inducir la proliferación de hongos, provocar la contracción y dilatación del fósil generando roturas mecánicas, recristalización de sales o descomposición mineral (Michalski, 2009a, b y c; Rojas *et al*., 2020). Las colecciones deben mantener constante estos parámetros a lo largo del año y los valores estables para los fósiles dependerán de la región en la que se halle la colección. Para ello pueden utilizarse equipos de medición de humedad y temperatura que permiten conocer las variaciones anuales dentro del depósito y a partir de allí comenzar a definir una humedad y temperatura que mantengan estabilizados a los fósiles y facilitar la elección de un equipo de acondicionamiento ambiental. En la colección de paleovertebrados del MACN, se realizó este test inicial durante 2011 y 2012 (Figura 4.19) aunque no fue posible la ambientación controlada posteriormente (Alvarez, 2012). Estos factores deben vigilarse periódicamente y, de ser posible, deben ser regulados artificialmente. La ubicación central de las colecciones en el edificio favorece este punto, así como evitar situar piletas, rejillas, desagües o cualquier fuente de agua en las zonas de colecciones impidiendo la generación de humedad. Tampoco ubicar dentro de la colección hornallas, estufas, impedir el ingreso de luz solar o cualquier otra fuente de calor.

Es muy importante organizar y acondicio-

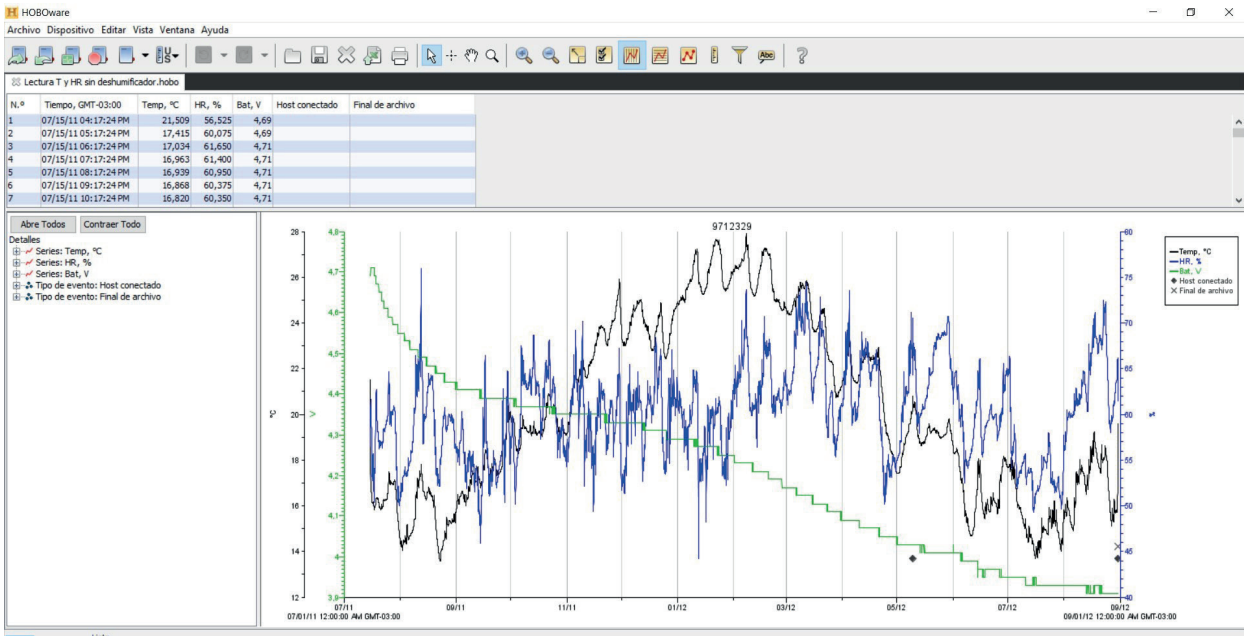


Figura 4.19. Gráfico de la variación de humedad relativa y temperatura obtenido del tester HOBO utilizado en las colecciones de paleovertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales durante 2011 y 2012 (Stella Maris Alvarez)

nar los espacios de trabajo, y evitar que las personas trabajen permanentemente en la zona del depósito de colecciones. Para ello, se debería destinar una sala adecuadamente preparada para realizar las tareas de conservación, digitalización y trabajo de administración en la cual se pueda permanecer por tiempo prolongado. Definitivamente, las condiciones de almacenaje de la colección no condicen con los requerimientos ambientales para que una persona permanezca varias horas y es tan importante cuidar la salud de los fósiles como la del personal que los conserva.

El mobiliario y los contenedores de almacenaje deben, fundamentalmente, evitar el depósito de polvo y la intrusión de plagas donde se halla el fósil. El control de plagas que afectan a las colecciones es otro factor crítico a considerarse y se evitan, mayormente, cuidando la ventilación, la higiene, el control de los factores ambientales, evitando introducir alimentos y bebidas a los depósitos y, realizando una fumigación periódica por personal idóneo (Pinniger, 2012; Simmons y Muñoz-Saba, 2005; Amor, 2013; Rojas *et al*., 2020).

En suma, la diversidad de decisiones a ser tomadas sobre un fósil desde su extracción del campo hasta su llegada a las colecciones y su permanencia allí, debe ser pensada de forma integral y por lo tanto es crucial comprender la dimensión científica y patrimonial del fósil para alcanzar un equilibrio entre ambas visiones y satisfacer sus particulares necesidades.

NUEVAS TECNOLOGÍAS APLICADAS A LAS COLECCIONES PALEONTOLÓGICAS

Según Yáñez (2014) los datos de cualquier colección de historia natural para un grupo particular de organismos siempre van a ser incompletos, situación que afecta la posibilidad de analizar los patrones históricos de la biodiversidad si se utilizan sólo los datos

de una única colección. Hace más de tres décadas que existen portales Web de biodiversidad que son los almacenamientos virtuales de datos normalizados procedentes de muchas colecciones y resultan una herramienta de análisis global de la ciencia (Yáñez, 2014). Estas iniciativas de Web TIC (Tecnologías de Información y Comunicación) han abierto la posibilidad de acceder a los datos de las colecciones paleontológicas sin necesidad de viajar a otros países, lo cual es, además, muy ventajoso para los países con escasos recursos en investigación. Algunos de los portales más conocidos son los repositorios de datos internacionales: *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF) (Anónimo, 2023 a), *The Paleobiology Database* junto a *Fossilworks* (Alroy, s.f.), que permiten recuperar el registro de fósiles por tiempo, espacio y taxonomía, así como su localización paleogeográfica y colección de pertenencia. Estas se han convertido en una herramienta básica para recuperar o confirmar información durante las tareas de curaduría. Algunos ejemplos en América Latina son: el caso de México que cuenta con la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) que desarrolló el Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB) (Jiménez *et al*., 2016); la Argentina utilizaba el Sistema Nacional de Datos Biológicos (SNDB) de la Secretaría de Articulación Científico Tecnológica del Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva, y desde el 2024, implementa la Red Argentina de Datos y Colecciones Biológicas (RADyCB) (Anónimo, 2023 c.), Colombia posee el Repositorio Institucional de Documentación Científica (s.f.) del Instituto Humboldt, entre otros. De este modo, se amplía el volumen de trabajo requerido en las colecciones paleontológicas y/o la administración de áreas naturales protegidas sobre la base de su riqueza fosilífera. Para compartir en estos portales las colecciones deben adecuar su información utilizando estándares como Darwin Core (Wieczorek *et al*., 2012) ajustando los campos de datos de las colecciones a definiciones establecidas y con un vocabulario controlado, homogeneizando los contenidos y facilitando las búsquedas dentro del portal (Buitrago *et al*., 2018). En el caso particular del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", se inició en 2008, para todas sus colecciones, el "Proyecto de apoyo a la informatización del MACN". En la colección de paleontología de vertebrados de dicho museo se trabajó en las bases de datos en formato Excel para acondicionar los datos y compartir la información a través de un programa de accesos múltiples especialmente diseñado por la institución (Alvarez y Kramarz, 2009). Antiguamente, los datos asociados a los fósiles eran registrados por los propios estudiosos del material que solo anotaban aquello que para ellos era importante, ocasionando que actualmente los datos de la colección resulten escasos, desactualizados o inadecuados. En el caso de anotar la ubicación del hallazgo solían indicar solo la provincia o la distancia en km desde una ciudad o la cercanía a algo que en su época era distintivo (como un almacén o el puesto del cuidador del campo, entre muchos otros). Con el tiempo estos datos dejaron de ser útiles, por un lado, ya no son certeros ya que las ciudades crecieron y se desconoce desde que punto de la ciudad se consideraba el dato suministrado, y por otro, ya no existe ese puesto distintivo que se registró. Por ello, es recomendado indicar las coordenadas geográficas. Por lo tanto, para estas viejas anotaciones se debió recurrir a la georreferenciación y estimar un rango posible de ubicación en coordenadas. Con ese fin se utilizó en estas colecciones del MACN el método de cálculo del "punto-radio" (Chapman y Wieczorek,

2006; Wieczorek *et al*., 2004). Durante este proceso de digitalización, entre otras cosas, se establecieron los siguientes campos/categorías de registro, aquí mencionados y separados por punto y coma (Alvarez y Kramarz, 2009):

Registro

Sigla institucional; Sigla de la Colección, Número de Catálogo; Subnúmero; Ubicación; Sububicación; Otra Ubicación; Ubicación situación.

Identificación

Phylum; Categoría entre Phylum y Clase; Clase; Categoría entre Clase y Orden; Orden; Categoría entre Orden y Familia; Familia; Subfamilia; Género; Especie; Autor del taxón; Descripción; Tipología; Certeza de taxón; Determinador; Día; Mes; Año; Calco; Institución que posee el ejemplar original; Número de catálogo del ejemplar original.

Documentación

Colector; Día inicio; Mes inicio; Año inicio; Día final; Mes final; Año final; Modo de ingreso; Fecha de ingreso; Número de baja; Fecha de baja; Bibliografía; Observaciones.

Geografía

Océano/Continente; País; Provincia; Departamento; Localidad; Sitio; Latitud grados; Latitud minutos; Latitud segundos; Norte/Sur; Longitud grados; Longitud minutos; Longitud segundos; Este/Oeste.

Litoestratigrafía

Grupo; Formación; Miembro; Capa/Bed; Literal litoestratigrafía.

Cronoestratigrafía

Eratema; Sistema/; Serie/; Piso/ (superior); Piso/ (inferior); Literal cronoestratigrafía.

Geoestratigrafía

Era; Período; Época; Edad (superior); Edad (inferior); Literal geoestratigrafía.

Por otro lado, están los repositorios de acceso abierto a las publicaciones científicas, como ser: el Repositorio Centroamericano SIDCA-CSUCA, la Red de Repositorios Latinoamericanos de la Universidad de Chile, el Repositorio Institucional CONICET Digital Argentina, entre otros, y además casi todas las universidades cuentan con un repositorio propio.

En este sentido, UNESCO (2021) emitió una serie de recomendaciones adaptándose a los cambios sociales con "*el objetivo de proporcionar un marco internacional para las políticas y prácticas de la ciencia abierta que reconozca las diferencias disciplinarias y regionales en las perspectivas de la ciencia abierta, tenga en cuenta los enfoques transformadores en materia de género y los desafíos específicos a los que se enfrentan los científicos y otros agentes de la ciencia abierta en diferentes países y, en particular, en los países en desarrollo, y contribuya a reducir las brechas digital, tecnológica y de conocimiento que existen entre los países y dentro de ellos*". Se espera, entonces, una integración global, diversa y de cooperación en el ámbito científico de los Estados partes, así como fomentar una actitud inclusiva hacia otros países.

Es evidente que no solo la incorporación de los fósiles al patrimonio gener**ó** un cambio en torno a las actividades sobre ellos sino que también la necesidad de globalizar la información impulsó la ampliación de los métodos que facilitan compartir. Así el uso de tomografías computarizadas, imágenes 3D y la implementación de portales de datos paleontológicos influyeron en la adecuación de las colecciones en la conservación de imágenes digitales y el contenido de sus bases de datos. Ello obligó a que mejorar sus equi-

pos de almacenaje de información, adquirir nuevos softwares y capacitar al personal en esta temática.

FORMAS DE VINCULACIÓN DE LAS COLECCIONES CON LA SOCIEDAD

El modelo de comunicación del museo tradicional ha seguido un proceso de transmisión denominado *paradigma dominante en la investigación de la comunicación de masas*. Este es un proceso lineal y unidireccional de transmisión de información desde el museo (fuente autorizada de conocimientos) a los visitantes (receptores "desinformados") (Pérez López, 2022). Desde fines del siglo XX hasta la actualidad, se ha ido consolidando una nueva perspectiva de los museos desde la centralidad del visitante (Huyssen, 2002) y un *paradigma comunicativo abierto* (Pérez López, 2022). En este marco, han cobrado cada vez mayor relevancia las consideraciones sobre las expectativas, conocimientos y emociones del público en el momento de la visita. Una muestra de la falta de reconocimiento de los museos hacia las sociedades, en particular desde la paleontología, es la característica confusión pública entre quien estudia un fósil y quien los objetos arqueológicos ya que es frecuente escuchar, o leer en periódicos, que un fósil fue hallado por un arqueólogo (Rojas Consuegra y Mengana, 2008). Esto ocurría/ocurre en casi todos los países, pero es llamativo que la sociedad vincula a los fósiles con los museos, pero con una línea científica incorrecta. Se deduce entonces, que existió/existe un limitado o sesgado intercambio de los contenidos exhibidos y/o actividades con la comunidad, tal vez poco claros, secundados por el escaso grado de gestión de la comunidad científica por darse a conocer, que tradicionalmente era/es cerrada en si misma (Pérez López, 2022). Por lo tanto, era de esperar que la comprensión social y/o gubernamental para la conservación patrimonial del material paleontológico sea limitada, como se vió en el apartado "Patrimonio y marco legal", y su protección quede enmarcada dentro de las normas para la gestión del material arqueológico. Afortunadamente, tanto los estados latinoamericanos como las instituciones de historia natural, comenzaron a comprender el valor de la educación y la comunicación de la ciencia y el patrimonio nacional. En los últimos 25 años los museos han sufrido graduales cambios en la búsqueda de mantener un contacto continuo entre el público y ellos. Los cambios más evidentes se encuentran en las exhibiciones, cuyo contenido fue rediseñado para mejorar la efectividad educativa. Además de incorporar tecnologías atractivas y modernas, se actualizaron los diseños museográficos. La interactividad con nuevas tecnologías y la participación activa del público han contribuido a la teatralización de las exposiciones que, al ser más dinámicas y seductoras, se asemejan a la industria del entretenimiento (Pérez López, 2022). En la Argentina, al igual que para las colecciones, se desarrolló la norma IRAM-SECTUR 42400 (2009) para museos, el "Sistema de gestión de la calidad, la seguridad y el ambiente para la prestación de servicios al visitante", que permite optimizar los recursos y asegurar los resultados en las salas. Algunos ejemplos en apoyo a esta apertura a la sociedad, son la propuesta de que los museos abrieran sus depósitos de colecciones al público para contemplar e informarse sobre el trabajo curatorial. Por ejemplo en el museo paleontológico Egidio Feruglio de Trelew, provincia del Chubut, se dispuso una gran ventana que comunica el taller de preparación de fó-

siles con la sala de exhibición. A la par, los museos desarrollaron más actividades con la comunidad las cuales ya no se encuentran restringidas a las visitas guiadas o stands en una feria educativa, sino que se apropiaron de las redes sociales y de la interacción *on line*. Un ejemplo de esto son las visitas virtuales a exhibiciones 3D, especialmente impulsadas a partir del aislamiento obligatorio mundial por la pandemia ocasionada por el virus SRAS-CoV-2 (ICOM, 2020). De esta forma los museos y las colecciones encontraron en las redes sociales un espacio para poder continuar con su labor de comunicación con el público (Rivera Soto y Villegas García, 2022). De este modo ya no es necesario viajar para conocer un museo y sus muestras consiguen una distribución mundial, lo cual también requirió la adaptación de estas exhibiciones virtuales a otros idiomas, como ya se fomentaba en la sala física.

La accesibilidad es la premisa del siglo XXI, por lo que todos los mecanismos para alcanzarla serán bienvenidos en esta nueva relación entre los museos, las colecciones y la sociedad.

CONTROVERSIAS Y PERSPECTIVAS

La función e importancia de las colecciones científicas radica en los objetos de naturaleza única que contienen y que es la materia prima para generar y validar conocimiento científico. Las colecciones paleontológicas preservan, conservan y mantienen disponible los fósiles y toda su información asociada. Con ello, protegen uno de los patrimonios más preciados de la sociedad: el conocimiento de al menos una parte de la naturaleza y sus beneficios sociales.

Las colecciones paleontológicas serán de importancia siempre y cuando se cumplan los requisitos de curaduría, conservación y la adaptación a la nuevas tecnologías, reglamentaciones y conceptualizaciones sobre los fósiles. El reto de las colecciones es la gestión incesante por mejorar estos pilares, así como aceptar que el rol de las actividades de campo, laboratorio de preparación y colecciones son la base de la investigación científica por lo que no se debe subestimar el impacto de estas tareas al momento de solicitar apoyo económico y capacitación del personal. Aunque estos roles han sufrido cambios desde sus inicios cuando los saberes se transmitían como un oficio, de maestro a alumno, actualmente, las necesidades emergentes sobre el patrimonio paleontológico en todas sus áreas de trabajo requieren de personal especializado y de la apertura al intercambio de conocimientos con otros colegas nacionales e internacionales, fomentando no solo los vínculos sino también la aprehensión de nuevos conocimientos y tecnologías. Parte de esta nueva concepción, en la Argentina, se ve reflejada en la creación de dos *Tecnicaturas en Paleontología*, únicas en América Latina, que tienen la finalidad de profesionalizar la labor técnica con un abordaje integral, unificando los conocimientos fragmentarios y dispersos obtenidos de diferentes disciplinas científicas que confluyen en las tareas técnicas en paleontología, así como fortalecer la sinergia entre técnicos e investigadores y la sociedad (Alvarez *et al*., 2021a). La primera de ellas es la Tecnicatura Universitaria en Paleontología de la provincia del Chubut que comenzó a dictarse alrededor del 2015, y la segunda es la Tecnicatura Superior en Paleontología de la provincia de Buenos Aires, creada en 2020 (Alvarez *et al*., 2021b; Anónimo, s.f. 6.). Ambas carreras incluyen materias específicas y profesionalizantes en administración y conservación de colecciones paleontológicas en

el marco de las leyes actuales y el concepto de patrimonio. Aunque lento, el proceso de aceptación sobre la distribución de responsabilidades, la toma de decisiones, la intervención y las aperturas a que nuevas voces sean escuchadas en la intervención del material fósil van encontrando su camino y se está trabajando para que pueda extenderse en toda América Latina.

Otro aspecto interesante a desarrollar es cómo esta nueva visión sobre la paleontología y la aparición de leyes que obligan a responder al cuidado del patrimonio, propició nuevas fuentes de apoyo económico para la conservación y digitalización de las colecciones. Tradicionalmente las instituciones disponían de parte de su presupuesto general, siempre escaso, para mantener las colecciones, o bien se destinaba parte de un subsidio de investigación para ese fin. Pocas fundaciones privadas disponían de algún tipo de proyecto de apoyo económico en colecciones o afines, como las Fundaciones Antorcha, TyPA, Bunge y Born, Williams, JICA (de Japón), entre otras. Sin embargo, no fue hasta 2012 que, en la Argentina, el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) presenta a la comunidad científica la primera línea de subsidios para el mantenimiento de colecciones: los Proyectos para la "Preservación y recuperación de colecciones de interés científico de la Argentina". Posteriormente, CONICET también estableció una línea de subsidios más amplia titulada "Proyectos Museos" a través del Ministerio de Cultura. Igualmente, además, está el programa "Mecenazgo" de financiamiento de grandes proyectos artístico-culturales a través del aporte de contribuyentes comprometidos con la cultura, patrocinado por el Ministerio de Cultura de la Ciudad de Buenos Aires.

Hasta aquí una síntesis de una mirada en la evolución del trabajo en colecciones paleontológicas. Aquellos países de América Latina que cuentan con alguna ley de protección de los bienes paleontológicos saben que, aunque poco claras en muchos aspectos y en ocasiones dificultan las tareas científicas y curatoriales sobre los fósiles, son un inicio para repensar y redefinir a un fósil viendo más allá de un objeto que suma a la diversidad biológica, la evolución de los organismos, el testimonio de cambios climáticos, etc., e incorporando el valor patrimonial dando espacio así a otros actores e implicando aspectos legales, éticos, de preservación y de seguridad en su tratamiento.

Una situación difícil de resolver en los museos, y en las colecciones, es la inclusión de las leyes de trabajo en las labores científicas (aunque resulte lógica la consideración). Esta afirmación refiere a las leyes vinculadas al trabajo formal y a la cobertura de salud ya que restringen el apoyo voluntario al menos como era rutinario históricamente. Aquí, surgen extensas discusiones, ya que la mayoría de los hoy profesionales en las distintas especialidades y prácticas en la paleontología han comenzado *ad honorem* colaborando en algún museo. Por otro lado, la mayoría de los museos no cuentan con suficientes ingresos económicos para contratar personal por lo que, sin la ayuda de los voluntarios las colecciones y los fósiles quedarían en las estanterías sin la atención necesaria. La comunidad paleontológica y las instituciones precisan tomar una decisión en función de abordar esta problemática en un consenso entre las necesidades y las leyes.

Se ha hablado que la información digitalizada de algunas colecciones paleontológicas se halla hoy en diversos portales. La dificultad de esta modalidad radica en el mantenimiento a largo plazo de la plataforma y los servidores ya que representan una inversión

económica sustancial, principalmente para países con escasos recursos, resultando así insostenibles. En este punto, abordar la información en formato papel, en paralelo a la digital, otorga cierto respaldo frente a futuros cambios tecnológicos y de actualización por falta de recursos.

Otro aspecto que evolucionó junto a la inclusión de los fósiles al patrimonio y la necesidad de mejoras en su tratamiento, fueron las reuniones de pares y las capacitaciones vinculadas a los temas paleontológicos en este capítulo desarrollados. Las reuniones científicas académicas comenzaron a incluir tímidamente algún trabajo sobre conservación y curaduría hasta, tiempo después, habilitar una parte mayor de su espacio para ello. Finalmente, y de acontecimiento mundial, surgen jornadas, simposios y congresos exclusivos en temáticas relativas a patrimonio, conservación y gestión de colecciones en paleontología y están en aumento. Lo mismo ocurre con la oferta de capacitaciones específicas (prácticamente inexistes hace más de dos décadas y lentamente en aumento desde hace una). Esta transición es fuertemente motivada, además, por la modalidad virtual y el acceso a diferentes redes sociales para su difusión.

La historia de los países latinoamericanos es similar en algunos aspectos, con vaivenes del sistema político, la democracia, el sistema económico y sociocultural. Antes o después, los museos y sus colecciones paleontológicas, han sufrido las consecuencias de ello, así como inicios inciertos en espacios inadecuados que los obligaron a trasladarse varias veces con el deterioro que ello ocasiona. Aunque se reconocía el valor de los objetos de historia natural, en particular los fósiles que obtuvieron leyes de protección, fue/es muy difícil llevar adelante condiciones óptimas para el cuidado de los bienes paleontológicos. A la fecha sería de esperar que en América Latina se consoliden lazos fuertes entre quienes administran y/o conservan museos y colecciones paleontológicas si se perpetúe esta inercia de cooperación internacional y se fortalezca el vínculo con las sociedades.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Bernardo González Riga, Editor Responsable, y a Leonardo Ortiz David y María Belén Tomaselli, Editores Asociados, por la invitación a participar del libro con este capítulo y el esfuerzo de llevarlo adelante; a Álvaro Mones y a David Rubilar-Rogers por sus sugerencias y comentarios; a Anabela Plos por la lectura crítica del texto, así como sus sugerencias y comentarios; a Sergio Bogan por gestionar las fotos del Archivo General de la Nación; a Facundo Riguetti por su asistencia en algunas fotografías; y a Magalí Cárdenas por intercambiar opiniones en la temática.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abaide, J. P. (2021). Régimen Jurídico de Bienes Públicos de Naturaleza Interdisciplinaria. *Revista Internacional Consinter De Direito*, *7*(13), 247–262.

Abdala, F., Martinelli, A. y González, R. (2022). La paleoherpetología en el Instituto Miguel Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán, Argentina. In Z. Gasparini, L. Salgado y J. B. Desojo (Eds.), Paleoherpetología en Argentina: 150 años de historia. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina, 22(1), 67–87.

Aguerre, E. (2011). Centenario del MNAV. *Catálogo publicado en ocasión del Centenario del MNAV* (pp. 13–25). Montevideo, Uruguay.

Aguilar Arellano, F. J. y Alvarado Mendoza, L. (2020). The Council of Paleontology of INAH: Background and perspectives. *Paleontología Mexicana*, *9*(2), 91–101.

Aguilar-Arellano, F. J. y Polaco-Ramos, O. J. (2006). El patrimonio paleontológico del norte de México: una propuesta para su protección. In CONARTE (Eds.), *Memorias del 2do. Encuentro Regional para el Estudio del Patrimonio Cultural* (pp. 88–91). Gobierno del estado de Nuevo León. Monterrey, Nuevo León. México.

Aguilar Alvarez, A. T. (2013). Protección del Patrimonio Geológico de Costa Rica. *Revista Reflexiones, 69*(1). Retrieved April 08, 2023, from https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/reflexiones/article/view/11035

Aguirre-Ligüera, N., Maldini, J. y Fontans, E. (2019). Acceso abierto a la producción científica de Uruguay: poca historia en 10 años (2009-2018). *Palabra clave*. https://doi.org/10.24215/18539912e079

Aguirre-Ligüera, N., Maldini, J., Feo Cediel, Y. y Fontans, E. (2022). La producción científica de Uruguay disponible en acceso abierto a partir de Web of Science (1980-2019). *Informatio. Revista del Instituto de Información de la Facultad de Información y Comunicación*. https://doi.org/10.35643/Info.27.1.4

Alroy, J. (s.f.) *The PaleoBiology DataBase*. Universidad de Macquarie. Australia. Retrieved April 03, 2023, from https://paleobiodb.org/#/

Alvarado Ortega, J. (2021). La Colección Nacional de Paleontología, casa del patrimonio paleontológico de México. In B. Cottom (Coord.), *Patrimonio cultural. Visión interdisciplinaria. Archivos, monumentos históricos, políticas públicas y formación profesional* (pp. 157–167). Secretaría de Cultura, Instituto Nacional de Antropología e Historia, y Miguel Ángel Porrúa.

Alvarez, S. M. (2012). Recientes avances en las Colecciones de Vertebrados fósiles del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia. *Ameghiniana*, *Suplemento Resúmenes, 49*(4), 84R.

Alvarez, S. M. (2020). Restoration of volumetric reintegration on vertebrate fossil using dental baseplate wax and plaster. Retrieved February 13, 2022, from https://www.geocollections.org/events/97-sppc/102-previous-years-of-sppc/103-sppc-2020/104-sppc2020-poster-gallery

Alvarez, S. M. (2021). Nueva mirada sobre los roles laborales en una colección. *PE-APA, Suplemento Resúmenes, 21*(R2), R52.

Alvarez, S. M. y Cárdenas, M. (2021). Seguridad e Higiene en Colecciones de Ciencias Naturales. Available from *Museonautas*. Retrieved April 08, 2023, from https://www.youtube.com/watch?v=67h7SEB7BDk&t=120s

Alvarez, S. M. y Fernández, M. (2021). Conservación de los fósiles de la familia Interatheriidae (Mammalia, Notoungulata) de la Colección Nacional Ameghino. *PE-APA*, *Suplemento Resúmenes, 22*(R12), R63.

Alvarez, S. M. y Kramarz, A. (2009). Digitalización de las colecciones de Paleovertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia. *Ameghiniana*, *Suplemento Resúmenes, 46*(4), 7R.

Alvarez, S. M. y Riguetti, F. J. (2021). Biodeterioration: Recovery of Wooden Containers Used in Paleontology Collections. Retrieved February 13, 2022, from https://www.geocollections.org/images/events/2021/SPPC/SPPC2021_Poster_02_Alvarez.pdf

Alvarez, S. M., Sarasa, M. V., Moll, A. M. y Taglioretti, M. (2021a). Tecnicatura Superior en Paleontología, Gral. Alvarado - Buenos Aires. Una nueva propuesta interdisciplinaria. *Revista de Educación en Biología*, *3*, 720–722.

Alvarez, S. M., Taglioretti, M. L., Halpern, K., Sarasa, M. V., Cariglino, B., Toledo, N., Cárdenas, M., Calvo Marcilese, M. L., Plos, A., Moll, A. M., Scaglia, F. A. y Acosta Burllaile, L. G. (2021b). Tecnicatura superior en paleontología de la provincia de Buenos Aires: una necesidad emergente. *PE-APA*, *Suplemento Resúmenes*, *22*(R1), R57–58.

Ameghino, F. (1889). Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de La República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, *6*, 1–1027.

Amor, M. C. (2013). Conservación preventiva y gestión del mantenimiento edilicio en museos. ¿criterio profesional o sentido común? Retrieved March 27, 2023, from http://sedici.unlp.edu.ar/bitstream/handle/10915/41735/Documento_completo.pdf?sequence=1&isAllowed=y

Anónimo. (s.f. 1). Normativa para la Protección y Conservación del Patrimonio Geológico y Paleontológico, Colombia. Retrieved April 04, 2023, from https://www2.sgc.gov.co/patrimonio/web/index.html

Anónimo. (s.f. 2). Patrimonio cultural, arqueológico y paleontológico. Retrieved September 11, 2022, from https://www.argentina.gob.ar/justicia/derechofacil/leysimple/patrimonio-cultural-arqueologico-y-paleontologico#titulo-2

Anónimo. (s.f. 3). El Museo. Museo Argentino de Ciencias Naturales B. Rivadavia. Retrieved March 16, 2023, from https://www.macnconicet.gob.ar/el-museo-2/

Anónimo. (s.f. 4). Museo de La Plata. Retrieved April 28, 2023, from https://www.museo.fcnym.unlp.edu.ar/museo

Anónimo. (s.f. 5). Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", MACNBR 00242. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Retrieved May 21, 2026, from https://bicyt.conicet.gov.ar/fichas/u/macnbr

Anónimo. (s.f. 6). Tecnicatura Superior en Paleontología. Dirección de Cultura y Educación. Gobierno de la provincia de Buenos Aires. Retrieved December 11, 2022, from https://abc.gob.ar/secretarias/sites/default/files/2021-06/TS%20en%20Paleontolog%C3%ADa%20-%20Res%202785_20%20-%20Anexo.pdf

Anónimo. (1799). Noticia sobre la osamenta de un elefante fósil. *La Gazeta de México*, 9.

Anónimo. (2013). Visitas a las colecciones de Paleontología Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" Retrieved October 19, 2021, from http://macnconicet.gob.ar/wp-content/uploads/protocolo_MACN-Pv.pdf

Anónimo. (2018). Metadata. Agenda 2030 ODS Argentina. Presidencia de la Nación. Retrieved April 29, 2023, from https://www.argentina.gob.ar/sites/default/files/metadata_ods.pdf

Anónimo. (2020). Gestión de datos de investigación. *Bibliologías - Biblioteca de la CEPAL. Comisión Económica para América Latina y el Caribe. Naciones Unidas*. Retrieved October 10, 2022, from https://biblioguias.cepal.org/c.php?g=495473&p=8023738

Anónimo. (2022). Política de acceso abierto a la información científica y a datos de investigación financiados con fondos públicos de la ANID. *Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo.* Retrieved April 03, 2023, from https://s3.amazonaws.com/documentos.anid.cl/estudios/Politica_acceso_a_informacion_cientifica_2022.pdf

Anónimo. (2023 a). GBIF: Global Biodiversity Information Facility. Retrieved April 03, 2023, from www.gbif.org

Anónimo. (2023b). ILAM: Instituto Latinoamericano de Museos. Retrieved February 28, 2023, from https://ilamdir.org/tematica/ciencias-naturales

Anónimo. (2023 c). SNDB: Sistema Nacional de Datos Biológicos. Secretaría de Articulación Científico Tecnológica del Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva. Argentina. Retrieved April 03, 2023, from https://www.argentina.gob.ar/sites/default/files/bases_rrhh.pdf

Annual Report 2020-Museu Nacional. (2021). Museu Nacional/UFRJ. Retrieved June 06, 2023, from https://www.museunacional.ufrj.br/relatorios-anuais/docs/2020/Relat%C3%B3rio%20Institucional_2020_Museu%20Nacional_UFRJ_eng.pdf

Apesteguía, S., Alvarez, S. M. y Giacchino, A. (Eds.). (2022). *Bonaparte, el amo de los dinosaurios*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara – Vázquez Mazzini. Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

Asamblea General Extraordinaria. (2022). ICOM. Praga. 24 de agosto de 2022. Retrieved February 02, 2023, from https://icom.museum/es/recursos/normas-y-directrices/definicion-del-museo/

Autoridad de Aplicación Nacional (AAN) de la Ley 25.743 en materia Paleontológica. (s.f.). Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN). Retrieved June 01, 2023, from http://www.macnconicet.gob.ar/el-museo-2/autoridad-de-aplicacion-nacional-aan-de-la-ley-25-743-en-materia-paleontologica/

Azuela, L. y Vega y Ortega, R. (2011). El Museo Público de Historia Natural, arqueología e Historia (1865-1867). In L. F. Azuela Bernal y R. Vega y Ortega (Coords.), *La geografía y las ciencias naturales en el siglo XIX mexicano* (pp. 103–120). UNAM

Babini, D. y Rovelli, L. (2020). Tendencias recientes en las políticas científicas de ciencia abierta y acceso abierto en Iberoamérica. *CLACSO*. https://doi.org/10.2307/j.ctv1gm02tq

Berberián, E. (2009). La protección del patrimonio cultural argentino. Arqueológico y paleontológico. La ley nacional Nº 25.753. Comentarios al texto. Editorial Brujas, Córdoba.

Bobrovskiy, I., Hope, J., Ivantsov, A., Nettersheim, B., Hallmann, C. y Brocks, J. (2018). Ancient steroids establish the Ediacaran fossil *Dickinsonia* as one of the earliest animals. *Science*. https://www.science.org/doi/10.1126/science.aat7228

Brasil. (1942). Decreto-Lei Nº 4.146, de 4 de março de 1942. Dispõe sobre a proteção dos depósitos fossilíferos. Retrieved May 20, 2023, from https://www2.camara.leg.br/legin/fed/declei/1940-1949/decreto-lei-4146-4-marco-1942-414164-publicacaooriginal-1-pe.html

Buckley, M., Fariña, R., Lawless, C., Tambusso, P. S., Varela, L., *et al*. (2015). Collagen sequence analysis of the extinct giant ground sloths *Lestodon* and *Megatherium*. *Plos One, 10*(12), e0144793.

Buitrago, L., Plata, C. y Ortiz, R. (2018). Darwin-Core: una guía de referencia rápida. (Original version produced by TDWG, translated into Spanish by Escobar, D., Roldan, L., updated and adjusted version 3.0). Bogotá: SiB Colombia. Retrieved May 24, 2023, from http://repository.

humboldt.org.co/handle/20.500.11761/35349

Burga-Castillo, M., Gómez-Salvador, S., Chacaltana, C. y Salas-Gismondi, R. (2019). Primeros estudios paleohistológicos sobre fósiles de vertebrados en el Perú: metodología y resultados preliminares. *II Simposio Internacional de Paleontología del Perú*, *Libro de Resúmenes*, 21–24.

Cano, R. (2018). Guía para la declaración de misión del museo. *EVE Innovación, Museos, Exposiciones*. Retrieved February 19, 2023, from https://www.researchgate.net/publication/328048122_GUIA_PARA_LA_DECLARACION_DE_MISION_DEL_MUSEO

Carta de Alma Montenegro de Fletcher a Norberto R. Delgado Durán, ministro de Economía y Finanzas. 3 de agosto de 2004. *Procuraduría de la Administración*, Panamá. Retrieved February 19, 2023, from https://vocc.procuraduria-admon.gob.pa/sites/default/files/C-145-04.PDF

Chapman, A.D. y Wieczorek. J. (Eds.). (2006). *Guide to Best Practices for Georeferencing*. Copenhagen: Global Biodiversity Information Facility. Retrieved October 15, 2023, from https://assets.ctfassets.net/uo17ejk9rkwj/1o778enxqMeeY-8Qoa8YgIc/ad5b79f999f29eb9b92500a52ca6ec0a/Best_Practices_Guide__Georeferencing.pdf

Controle da Pesquisa Paleontológica (COPAL). (s.f.). *Agência Nacional de Mineração. Brasil*. Retrieved May 20, 2023, from https://www.gov.br/anm/ptbr/assuntos/acesso-a-sistemas/controle-da-pesquisa-paleontologica-copal

Carreño, A. L. y Montellano-Ballesteros, M. (2005). La paleontología mexicana; pasado, presente y futuro. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, *57*,137–147.

Casanova, R. 2008. La fotografía en el Museo Nacional y la expedición científica de Cempoala. *Dimensión Antropológica, 42*, 55–92.

Cristín, A. y Perrilliat, M. del C. (2011). Las colecciones científicas y la protección del patrimonio paleontológico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 63*, 421–427.

Cuevas-Cardona, C. y Cabral-Perdomo, M. A. (2018). El misterio del "colmillo" de mamut gigante y la historia de dos museos de historia natural entre el porfiriato y la posrevolución. *Relatos e Historias de México*, *10*(117), 58–63.

Dantas, R. (2008). Um museu dentro de casa: coleção particular de D. Pedro II reunia preciosidades obtidas nos quatro cantos do mundo. *Revista de História da Biblioteca Nacional, 33*, 74–77.

Davidson, A., Alderson, S. y Fox, M. (2006). Assembling an archival marking kit for paleontological specimens. Retrieved March 11, 2023, from https://vertpaleo.org/wp-content/uploads/2021/03/Davidson_et_al_2006.pdf

DeCarli, G. (2006). Un Museo sostenible: museo y comunidad en la preservación activa de su patrimonio. Oficina de la UNESCO para América Central (San José C.R.).

Decreto N°55. Reglamento de la Ley No.2 de los Monumentos Nacionales y Locales, 1977. *Portal Iberoamericano de Derecho de la cultura* (Cuba). 18 de diciembre de 1979. Retrieved April 04, 2023, from https://derechodelacultura.org/wp-content/uploads/2015/02/3_5_1_2_1_cub_d_55_1979.pdf?view=download

Decreto N°81. Ley para la protección del patrimonio cultural de la Nación. Honduras. *La Gaceta.* Diario Oficial de la República de Honduras. 8 de agosto de 1984. Retrieved April 04, 2023, from http://www.bvs.hn/Honduras/Leyes/Ley%20para%20la%20Protecci%F3n%20del%20Patrimonio%20Cultural%20de%20la%20Naci%F3n.pdf

Decreto Ejecutivo N°1.428. Reglamento general a la ley orgánica de cultura. Registro Oficial Suplemento 8 de junio de 2017. *Presidencia de la República del Ecuador*. Retrieved April 04, 2023, from https://www.presidencia.gob.ec/wp-content/uploads/2017/08/a2_REGLAMENTO_GENERAL_A_LA_LEY_ORGANICA_DE_CULTURA_julio_2017.pdf.

Decreto Legislativo Nº513. Ley Especial de Protección al Patrimonio Cultural de El Salvador. 26 de mayo de 1993. Retrieved April 04, 2023, from https://elsalvador.eregulations.org/media/Ley%20Especial%20de%20Protecci%C3%B3n%20al%20Patrimonio%20Cultural%20de%20El%20Salvador.pdf

Decreto Reglamentario Nº29. Reglamento de la Ley Especial de Protección al Patrimonio Cultural de El Salvador. 15 de abril de 1996. *UNESCO*. Retrieved April 04, 2023, from https://en.unesco.org/sites/default/files/elsalvador_decreto29_spaorof.pdf

Decreto Supremo Nº006-2015-PCM. Reglamento de la Ley Nº30035, que regula el Repositorio Nacional Digital de Ciencia, Tecnología e Innovación de Acceso Abierto. 24 de enero de 2015. Normas Legales N°545318. *Diario Oficial El Peruano*. Retrieved April 04, 2023, from https://portal.concytec.gob.pe/images/stories/images2013/portal/areasinstitucion/dsic/reglamento_repositorio_nacional_alicia.pdf

Decreto Supremo N°484. Reglamento de la Ley 17.288 sobre excavaciones y/o prospecciones arqueológicas, antropológicas y paleontológicas. 28 de marzo de 1990. April 04, 2023, from https://

www.bcn.cl/leychile/navegar?idNorma=13706

Del Fueyo, G. M. y Scafati, L. (2018). Nuevo catálogo de especímenes tipo de la Colección Nacional de Paleobotánica (BA Pb): Museo Argentino de Ciencias Naturales B. Rivadavia (MACNBR/CONICET). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, 20*, 343–358.

Devincenzi, G. J. 1927. Notas paleontológicas. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo*, *2*(2), 331–339.

Devincenzi, S. M. (2014). La Colección de Paleobotánica del Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas "Juan Cornelio Moyano", Mendoza, Argentina. *Boletín de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología,14*, 27–37.

Devincenzi, S. M. (2018). Indicadores de crecimiento y de uso para las colecciones paleontológicas del IANIGLA-CCT CONICET Mendoza (Argentina). *Revista del Museo de La Plata, 3*(2), 324–334.

Devincenzi, S. M. y Azar, E. R. (2019). Materiales de almacenamiento de las colecciones paleontológicas del IANIGLA-CCT CONICET Mendoza (Argentina). *Revista del Museo de La Plata, 4*(1), 51–62.

Devincenzi, S. M. (2021). Riesgo ambiental y conservación preventiva en colecciones paleontológicas: un abordaje incipiente en la República Argentina. *Publicación Electrónica Asociación Paleontológica Argentina*, *21*(1),107–117.

Dozo, M. T. (1997). El significado de los fósiles para los antiguos habitantes de Patagonia. Fundación Museo La Plata. *Revista Museo, 10*, 41–43.

Falk, J. y Dierking, L. (1992). The museum experience. *Whalesback Books*. Washington, D.C., U.S.

Fuenzalida, H. (1961). Vertebrados fósiles. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* (Chile), *60*, 3–8.

Garrido, J. L. y Gutiérrez, P. R. (2009). Aspectos de la legislación sobre el patrimonio paleontológico en la Argentina referidos a las colecciones paleontológicas: su custodia y Preservación. *Boletín de la asociación latinoamericana de paleobotánica y palinología, 13*, 17–23.

Giacchino, A. y Alvarez, S. M. (2022). *Dos décadas de arte y ciencia en la Fundación Azara: ilustradores y escultores que realizaron trabajos para la institución*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

Goicoetxea Marcaida, A. (1993). *Un naturalista vasco en Uruguay (José Arechavaleta y Balparda)*. Ediciones. Laga, Bilbao.

González Zamora, F. E. (2018). El Museo Nacional Mexicano y la fundación de la revista Anales del Museo Nacional Mexicano (1877-1908). *Quirón, Revista de estudiantes de Historia, 4*(8), 71–91.

Grigsby, K., Niño Norton, B. y Mora, O. (2006). Ley para la protección del Patrimonio Cultural de la Nación Decreto Número 26-97 (reformado por el Decreto Número 81-98). *Compendio de leyes sobre la protección del patrimonio cultural guatemalteco. Ministerio de Cultura y Deportes. UNESCO*. Retrieved November 21, 2022, from https://oibc.oei.es/uploads/attachments/482/compendio_leyes_guatemala.pdf

Guedes, F. C. C. y Kellner, A. W A. (2022) After the Fire: Developing Reconstruction Strategies and Public Outreach at the Museu Nacional/ UFRJ. Museum International 74(1-2): 6-17. DOI: 10.1080/13500775.2022.2157553

Guzmán, A. F. (2021). La interacción paleontología-arqueología: reflexiones desde el quehacer del INAH en la investigación, la protección y divulgación de la vida antigua. In B. Cottom (Coord.), *Patrimonio cultural. Visión interdisciplinaria. Archivos, monumentos históricos, políticas públicas y formación profesional.* Secretaría de Cultura, Instituto Nacional de Antropología e Historia, y Miguel Ángel Porrúa (pp. 169–182).

Henriques, D. D. R., Paz, L. M., Almeida, E. B., Ciscoto, V. S., Santos, D. D. y Melo, D. J. (2002). Coleção de paleovertebrados do Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional - Uma Nova Estruturação. *Arquivos do Museu Nacional*, *60*(3), 229–234.

Hernández, S. (2012). La Evolución de los museos y su adaptación. *Cultura y desarrollo*, *8*, 38–44.

Hernández y Hernández, F. (1994). Historia del coleccionismo: de la colección al museo. In F. Hernández y Hernández, *Manual de Museología* (pp. 13–33) Síntesis.

Hintze, J. (1999). Administración de Estructuras Organizativas. Documentos TOP sobre Gestión Pública. *Centro de Desarrollo y asistencia Técnica en Tecnología para la Organización Pública TOP-* Retrieved August 14, 2022, from www.top.org.ar/publicac.htm

Huyssen, A. (2002). En busca del futuro perdido. Cultura y memoria en tiempos de globalización. *Fondo de Cultura Económica*, México D.F., México. ICOM. (2020). Como comunicarse (¡e interactuar!) a distancia con su público. Retrieved February 20, 2023, from https://

icom.museum/es/news/como-comunicarse-e-interactuar-a-distancia-con-su-publico

ICOM. 2022. *Red List of Brazilian Cultural Objects at risk*. The International Council of Museums (ICOM). Retrieved February 20, 2023, from https://icom.museum/wp-content/uploads/2023/02/Red-List-Brazil_Page_Final_EN.pdf

ICCROM; ICOMOS; IUCN; UNESCO, y World Heritage Centre. (2014). *Elaboración de propuestas de inscripción en la Lista del Patrimonio Mundial - Segunda edición, 2011*.Manual. UNESCO, Paris (France) Retrieved February 20, 2023, from https://openarchive.icomos.org/id/eprint/2738/1/Preparing_World_Heritage_Nominations_2011_ES.pdf

INTERPOL. (s.f.) Oficina central de Buenos Aires. Legislación. Retrieved April 04, 2023, from https://www.interpol.gov.ar/patrimonio/legislacion

IRAM 30801. Sistema de gestión de colecciones de objetos culturales o naturales. Requisitos. 07 de abril de 2016. Instituto Argentino de Normalización y Certificación (IRAM). IRAM-SECTUR 42400. Museo. Sistema de gestión de la calidad, la seguridad y el ambiente para la prestación de servicios al visitante. 24 de junio de 2009. Instituto Argentino de Normalización y Certificación (IRAM).

Jiménez, R., Koleff, P., Urquiza, E., González, S. P., Sánchez, C., Oliveros, O., *et al*. (2016). La informática de la biodiversidad: una herramienta para la toma de decisiones. In Conabio (Eds.), *Capital natural de México, Capacidades humanas e institucionales* (pp. 143–195). México.

Kellner, A. W. A. (2022). Entre o velho e o novo mundo: as relações Portugal-Brasil para a recuperação do Museu Nacional. *Boletim ICOM Portugal, 3*(18).

Kellner, A. W. A. (2023a). Cultural objects at risk - the responsibility of reviewers and editors. *Anais da Academia Brasileira de Ciências.* https://doi.org/10.1590/0001-37652023951

Kellner, A. W. A. (2023b). Fósseis, leis e bom senso. *Anais: da 74ª Reunião Anual da SBPC* (pp. 1–5).

Klappenbach, M. A. (1977). Los directores de nuestro museo. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, 1*(18).

Kuhn, R. (2022). Fósseis e a legislação brasileira: o que é preciso mudar? *Federação Brasileira de Geólogos* (FEBRAGEO). Retrieved May 05, 2023, from https://www.febrageo.org.br/fosseis-e-a-legislacao-brasileira-o-que-e-preciso-mudar

Ladkin, N. (2007). Gestión de las colecciones. In *Cómo administrar un museo: Manual práctico* (pp. 17–30). UNESCO Oficina de La Habana para la traducción al español.

Laroche, E. (1936). *XXV aniversario de la fundación de los Museos Nacional de Bellas Artes, Historia Natural e Historia 1911-1936* (pp. 1–15). Imprenta Nacional, Montevideo.

Ley de Protección y Defensa del Patrimonio Cultural. 3 de septiembre de 1993. *Gaceta Oficial de La República de Venezuela*. N°4.623, Extraordinario. Caracas.

Ley N°41. Ley de Cultura. República Dominicana. 28 de junio de 2000.

Ley N°530. Ley del Patrimonio Cultural Boliviano. 23 de mayo de 2014.

Ley Nº946. Ley de Protección a los Bienes Culturales. Ko Léi he'i oñeñangareko va'erãha Teko tee kuéra rehe Nº946/82. 14 de octubre de 1982. *Secretaría Nacional de Cultura*. Paraguay.

Ley N°9.080. Ruinas y Yacimientos Arqueológicos (Derogada). 26 de febrero de 1913.

Ley N°14.040. Creación de la Comisión del Patrimonio Histórico, Artístico y Cultural de la Nación. 20 de octubre de 1971. Centro de Información oficial, IMPO. Uruguay.

Ley N°17.288. Legisla sobre monumentos nacionales; modifica las leyes 16.617 y 16.719; deroga el Decreto ley 651, de 17 de octubre de 1925. 27 de enero de 1970. Biblioteca Nacional de Chile.

Ley N°21.215. Modifica la Ley Nº17.288, sobre Monumentos Nacionales, en lo relativo a los objetos paleontológicos. 10 de febrero de 2020. Biblioteca Nacional de Chile.

Ley Nº24.375. Convenio sobre la Diversidad Biológica. 03 de octubre de 1994.

Ley N°25.743. Protección del Patrimonio Arqueológico y Paleontológico. 26 de junio de 2003.

Ley N°26.045. Registro nacional de precursores químicos. 6 de Julio de 2005.

Ley N°26.899. Ley de Repositorios digitales institucionales de acceso abierto. 3 de diciembre de 2013.

Ley Nº28.296. Ley General del Patrimonio Cultural de la Nación. Diario Oficial El Peruano. 22 de julio de 2004.

Ley Nº31.204. Ley General del Patrimonio Paleontológico de Perú. *El peruano, diario oficial de bicentenario*. 38(16041). 29 de mayo de 2021.

Ley Orgánica de Cultura. 27 de diciembre de 2016. Sexto Suplemento – Registro Oficial Nº913. Ecuador.

López Mendoza, P., Martínez Rivera, I., Latorre Astudillo, O., Rojas Mondaca, O. y Maluenda

Bolados, P. (2013). Uso de escáner láser 3D en la reproducción de restos óseos: una evaluación desde la zooarqueología, paleontología y la conservación-restauración. *Conserva*, *18*, 59-70.

Maldonado-Koerdell, M. (1948). Los vertebrados fósiles del cuaternario de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, *9*, 1-35.

Melendi, D. L., Scafati, L., Volkheimer, W. y Chavez, R. F. (2009). Técnicas extractivas y preparativas en Paleontología: Aspectos ambientales y de seguridad laboral. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, *11*: 107–129.

Michalski, S. (2009 a). Humedad relativa incorrecta. *Canadian Conservation Institute*. ICCROM (Spanish edition). Retrieved May 30, 2022, from https://silo.tips/download/humedad-relativa-incorrecta-stefan-michalski

Michalski, S. (2009 b). Luz visible, radiación ultravioleta e infrarroja. *Canadian Conservation Institute*. ICCROM (Spanish edition). Retrieved May 30, 2022, from https://docplayer.es/2033834-Luz-visible-radiacion-ultravioleta-e-infrarroja-stefan-michalski.html

Michalski, S. (2009 c). Temperatura incorrecta. *Canadian Conservation Institute*. ICCROM (Spanish edition). Retrieved May 30, 2022, from https://docplayer.es/68308314-Temperatura-incorrecta-stefan-michalski-definicion-de-temperatura-incorrecta.html

Micheli, M. (Comp.) (2011). *Seminario Centroamericano sobre la Conservación y la valorización del Patrimonio Cultural Guatemala, Antigua-El Salvador*. IILA. Retrieved May 06, 2022, from https://joomla.iila.org/images/Cooperazione/SEMINARIO/SESION_6.pdf

Molina, E. (Eds.). (2004). *Micropaleontología*. 2da. Ed. Prensas Universitarias de Zaragoza. España.

Molina Neira, B. (2018). La incorporación de la cultura y el patrimonio en el desarrollo sostenible: desafíos y posibilidades, humanidades. *Revista de la Escuela de Estudios Generales*, *8*(1), 51–82.

Mones, A. (1977). Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo. 140 años de historia. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, *18*, 1–35.

Mones, A. (2011). Apuntes para una historia del Museo Nacional de Historia Natural, Uruguay. Publicación extra: *Museo Nacional de Historia Natural*, *4*, 1–30. Retrieved June 01, 2022, from https://www.mna.gub.uy/innovaportal/file/3717/1/pe4_enlinea.pdf

Mones, A. (2021). Pasando lista a través del tiempo: funcionarios, colaboradores y amigos del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo (1837-2020). *Museo Nacional de Historia Natural*, *8*, 1–168.

Montero, A. y Diéguez, C. (1991). Tipología, problemática y usos de la documentación asociada a las colecciones paleontológicas. *Boletín de la ANABAD*, *41*, 153–163.

Morales-Ortega, P., Aguilar, F. y Nava-Sánchez, E. (2021). ¿Qué sabemos sobre la legislación de los fósiles en México?, un análisis preliminar. *Paleontología mexicana, 10*, 1–23.

Morrone, J. J. (2011). La teoría biogeográfica de Florentino Ameghino y el carácter episódico de la evolución geobiótica de los mamíferos terrestres de américa del sur. In J. Fernicola, A. Prieto y D. Lazo (Eds.), *Vida y Obra de Florentino Ameghino*. Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 12, 81–89.

Murphy, A. R. y Farmer, K. (2012). La Misión del museo. *Cultura y desarrollo, 8*, 7–11.

Museu Nacional (2023). Relatório Anual do Museu Nacional. Rio de Janeiro: Museu Nacional/UFRJ, 2022. Museu Nacional, Relatórios, Rio de Janeiro, 2023. https://museunacional.ufrj.br/relatoriosanuais/docs/2022/Relatorio%20Institucional_2022_Museu%20Nacional_UFRJ_port.pdf.

Nagel Vega, L. (2008). Registro y documentación. In L. Nagel (Eds.), *Manual de registro y documentación de bienes culturales* (pp. 8–11). Centro de Documentación de Bienes. Patrimoniales, DIBAM, Santiago, Chile.

Nitahara, A. (2019). Museo Nacional: rescate y donaciones ayudan a reconstruir colección científica. *Reportera de Agência Brasil*. Retrieved June 06, 2023, from https://agenciabrasil.ebc.com.br/geral/noticia/2019-08/museu-nacional-resgate-e-doacoes-ajudam-recompor-acervo-cientifico

Obter Cadastramento e Licença para Controle de Produtos Químicos. (2020). Ministério da Justiça e Segurança Pública. Brasil.

Ogden, S. y Adams, R. (1997). *Preservation Planning: Guidelines for Writing a Long-Range Plan.* Washington, D.C: American Association of Museums. Technical Information Service. Northern States Conservation Center.

Oñate-Angulo, G. y Aguilar-Arellano, F. J. (2021). Los Museos y la paleontología en México. *Arqueología Mexicana*, *170*, 51–53.

Ortiz, P. E., González, R., Deraco, V., Herrera, C., Abdala, F., Esteban, G. y Martinelli, A. (2025). The Colección Paleontología de Vertebrados Lillo, a pioneering role in the research on

fossil vertebrates in Argentina. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina, 25(1), 211–238. http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.20.08.2024.464

Palmqvist Barrena, P., Rivas Carrera, P. y Torregrosa Castañón, V. (2010). Las colecciones de fósiles y su interés en la investigación científica y la divulgación, desde los gabinetes de curiosidades de historia natural a los museos paleontológicos gestionados por entidades privadas. La paleontología en los museos: *XI Jornadas Aragonesas de Paleontología.* Retrieved April 06, 2022, from https://ifc.dpz.es/recursos/publicaciones/30/06/06palmqvistetal.pdf

Pasquali, R. y Tonni, E. P. (2008). Los Hallazgos de mamíferos fósiles durante el Período Colonial en el actual territorio de la Argentina. *Serie Correlación Geológica*, *24*, 35–42.

Penchaszadeh, P. E., De Asúa, M., Martini, J. X., Canevari, M., Ramírez, M. y Pastorino, G. (Eds.). (2012). *El Museo Argentino de Ciencias Naturales, 200 años*. Buenos Aires.

Pérez López, I. (2022). *El giro hacia el visitante: un cambio de paradigma en el museo de la postmodernidad.* (Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid). Retrieved July 08, 2022, from https://eprints.ucm.es/id/eprint/74686/1/T43402.pdf

Philippi, R. A. (1908). Historia del Museo nacional. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* (Chile), *1*, 4–30.

Pinniger, D. B. (2012). Manejo de las plagas en colecciones con soportes de papel. London: Preservation Advisory Centre, The British Library. (Spanish Translation Gabriela Cruz Chagoyan, Martha Romero and Luis Enriquez.).

Pinedo, L. V. (2016). Un museo perdido en la ciudad porteña. *El ciudadano*. Retrieved June 15, 2023, from https://www.elciudadano.com/turismo/un-museo-perdido-en-la-ciudad-portena/03/18

Politis, G. y Bonomo, M. (2011). Nuevos datos sobre el "Hombre Fósil" de Ameghino. In J. Fernicola, A. Prieto y D. Lazo (Eds.), *Vida y Obra de Florentino Ameghino*. Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial *12*, 101–119.

Porley, C. (2019). *El Coleccionista. Fernando García y su legado al Estados Uruguayo*. Editorial Estuario, Montevideo.

Portal brasileiro de publicações e dados científico sem acesso aberto – Oasisbr. (s.f.), Retrieved April 30, 2023, from https://oasisbr.ibict.br/vufind/

Pozo Canales, J., Bernáldez Sánchez, E., Calvo Bayo, I., Bolívar Galiano, F. C. y Romero Noguera, J. (2023). Innovations in the Use of Paraloid B-72® As a Surface Adhesive Method for Conservation of Bones and Fossils. *Journal of Anthropological and Archaeological Sciences*,7(4), 952–960.

Reguero, M. (2019). Antarctic Paleontological Heritage: Late Cretaceous–Paleogene vertebrates from Seymour (Marambio) Island, Antarctic Peninsula. Advances in Polar *Science*. *30*, 328-355.

Repositorio Institucional de Documentación Científica. (s.f.). *Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt*. Retrieved June 20, 2023, from http://repository.humboldt.org.co/

Resolución SAyDS Nº226. Régimen de Acceso a los recursos genéticos. 28 de abril de 2010.

Resolución N°410. Acceso recursos genéticos. 24 de octubre de 2019.

Reuil, S. y Muzzopappa, P. (2019). 3D casts from natural molds: A case study in fossil frogs. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina, 19*, 1–6.

Ribeiro, L. C. B. y Carvalho, I. S. 2009. Peirópolis e Serra da Galga, Uberaba, MG. In: Winge, M., Schobbenhaus, C., Souza C.R. de G., Fernandes A.C.S., Berbert-Bron, M., Queiroz, E. T. y Campos, D. A. C. (Eds.). *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil* vol II, pp. 389-402.

Rivera Soto, S. S. y Villegas García, L. F. (2022). La comunicación en los museos durante el periodo de pandemia por COVID-19 a través de canales digitales. El caso del Museo del Desierto en Coahuila (México). *Amérique Latine Histoire et Mémoire. Les Cahiers ALHIM.* https://doi.org/10.4000/alhim.11318

Rodrigues-Carvalho, C. (Eds.). (2021). *500 days of Rescue - Memory, courage and image.* Rio de Janeiro: Museu Nacional, Série Livros Digital, *22*.

Rojas, A., Cabrera Curbelo, F. y Corona, A. (2020). Temperature and relative humidity in a palaeontological collection: the buffering effect of microenvironments. *Annales de Paléontologie.* https://doi.org/10.1016/j.annpal.2020.102446

Rojas Consuegra, R. y Mengana, J. (2008). Desconocimiento del patrimonio paleontológico cubano: una categoría emergente; su identidad y protección. *Geoinformativa* (IGP), *9*, 2–6.

Román-Carrión, J. (2011). La Paleontología en el Ecuador; Historia y perspectivas. Retrieved April 08, 2023, from https://bibdigital.epn.edu.ec/bitstream/15000/3849/1/icbio_paleontologia_ecuador.pdf

Romero Mayén, V. A. (2017). El quehacer científico de las colecciones. In S. R. S. Cevallos Ferriz y A. R. Huerta Vergara (Coords.), *Paleobiología.*

Interpretando procesos de la vida pasada (pp. 331–346). Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias y Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial.

Roubillard Escudero, M. (2008). Fotografía documental. In L. Nagel (Eds.), *Manual de registro y documentación de bienes culturales* (pp. 30–41). Centro de Documentación de Bienes. Patrimoniales, DIBAM, Santiago, Chile.

Rubinstein, C. (2013). Los palinomorfos proveen claves para explorar depósitos. Agencia Iberoamericana para la difusión de la ciencia y la tecnología. Retrieved February 11, 2023, from https://www.dicyt.com/noticias/los-palinomorfos-proveen-claves-para-explorar-depositos-de-hidrocarburos

Salazar, E. N., Acosta, A. R., Neita, J. C. y Mendoza, H. (2020). *Términos de referencia para la elaboración de los protocolos de manejo de colecciones biológicas Propuesta para estudio del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Retrieved February 20, 2023, from https://investigacion.unal.edu.co/fileadmin/recursos/unsib/docs/propuesta-iavh-tr-protocolos-manejo-colecciones.pdf

Santamarina Campos, B. y Del Mármol, C. (2017). Ciudades creativas y pueblos con encanto: los nuevos procesos patrimoniales del siglo XXI. *Revista de Dialectología y Tradiciones Populares, 72*(2), 359–377.

Schwarcz, L. M. y Dantas, R. (2008). O Museu do Imperador: quando colecionar é representar a nação. *Revista do Instituto de Estudos Brasileiros, 46*, 123–164.

Seguel Quiroga, R. (2008). Marcaje de Bienes Culturales. In L. Nagel (Eds.), *Manual de registro y documentación de bienes culturales* (pp. 22–29). Centro de Documentación de Bienes. Patrimoniales, DIBAM, Santiago, Chile.

Sequeira Fernandes, A. C., Medina da Fonseca, V. M. y Dias Rêgo Henriques, D. (2007). Histórico da Paleontologia no Museu Nacional. *Anuário do Instituto de Geociências, 30*, 194–196. Setor de Paleovertebrados. (2023). Departamento de Geologia e Paleontologia Museu Nacional – UFRJ. Retrieved February 20, 2023, from https://dgp.museunacional.ufrj.br/setor_VER_colecao.html

Simmons, J. E. y Muñoz-Saba, Y. (Eds.) (2005). Cuidado, manejo y conservación de las colecciones biológicas. *Universidad Nacional de Colombia y Conservación Internacional Colombia*.

Sistema Nacional de Repositorios de Acceso Abierto de Ciencia y Tecnología (SILO). (s.f.). Uruguay. Retrieved April 03, 2023, from https://silo.uy/vufind/Content/about

Sistema Nacional de Repositorios Digitales (SNRD). (s.f.). Retrieved April 03, 2023, from https://repositoriosdigitales.mincyt.gob.ar/vufind/

Sociedade Brasileira de Paleontologia. (2019). *Legislação Brasileira*. Retrieved April 04, 2023, from https://sbpbrasil.org/legislacao-brasileira/

Storni, A. E. (1987). Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" en el Parque Centenario de la Ciudad de Buenos Aires. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales, 10*, 17–25.

Tablado, A. (2002). Las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales,* 4(2), 225–226.

Tauber, A. A. (2014). Reseña histórica de las investigaciones paleontológicas. *Relatorio del XIX Congreso Geológico Argentino* (pp. 35–62). Córdoba.

Tratamiento Legislativo de la Paleontología en Perú y el Mundo. (s.f.). *Congreso de la República, Perú*. Retrieved May 21, 2026, from https://www3.congreso.gob.pe/carpetatematica/2018/carpeta_228/

Tschudi, J. J. V. (1984). Viajes a través de la América del Sud. *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias*, *1*, 33–48.

UNESCO. (s.f. 1). *Convención sobre la protección del patrimonio mundial, cultural y natural*. Estados Partes. Retrieved October 24, 2022, from https://www.unesco.org/es/legal-affairs/convention-concerning-protection-world-cultural-and-natural-heritage#item-2

UNESCO. (s.f. 2). *Convención sobre la protección del patrimonio mundial, cultural y natural*. 17ª reunión celebrada en París del 17 de octubre al 21 de noviembre de 1972. Retrieved October 24, 2022, from https://whc.unesco.org/archive/convention-es.pdf

UNESCO. (s.f. 3). States Parties. *World Heritage Convention*. Retrieved October 24, 2022, from https://whc.unesco.org/en/statesparties/

UNESCO. (2014). Patrimonio. In Danielle Cliche (Chief Editor). *Indicadores UNESCO de Cultura para el Desarrollo: Manual Metodológico* (pp. 131–140).

UNESCO. (2021). *Proyecto de recomendación de la UNESCO sobre la ciencia abierta*. Retrieved September 11, 2022, from https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000376893_spa.locale=en

Vizcaíno, S., Bargo, M. S. y Herrera, Y. (s.f.).

División Paleontología Vertebrados. Retrieved April 08, 2023, from https://www.museo.fcnym.unlp.edu.ar/div_paleovertebrados

Waller, R. y Cato, P. (2009). Disociación. *Canadian Conservation Institute*. ICCROM. Retrieved October 24, 2022, from https://docplayer.es/40163317-Disociacion-r-robert-waller-ypaisley-s-cato.html

Wieczorek, J., Bloom, D., Guralnick, R., Blum, S., Döring, M., Giovanni, R., Robertson, T. y Vieglais, D. (2012). Darwin Core: An Evolving Community-Developed Biodiversity Data Standard. *PLoS ONE*. doi:10.1371/journal.pone.0029715

Wieczorek, J., Guo, Q. y Hijmans, R. (2004). The point-radius method for georeferencing locality descriptions and calculating associated uncertainty. *International Journal of Geographical Information Science, 18*, 745–767.

Wiemann, J., Menéndez, I., Crawford, J. M., Fabbri, M., Jacques, A., Gauthier, J. A., Hull, P. M., Norell, M. A. y Briggs, D. E. G. (2022). Fossil biomolecules reveal an avian metabolism in the ancestral dinosaur. *Nature.* https://doi.org/10.1038/s41586-022-04770-6

Yáñez, J. (2014). ¿Para qué sirven las colecciones de historia natural? *Museo Nacional de Historia Natural*. Chile. Retrieved February 02, 2022, from https://www.mnhn.gob.cl/noticias/para-que-sirven-las-colecciones-de-historia-natural

Zampatti, L. H. y Moly, J. J. (2013). Duplicación de fósiles. Paleontología Vertebrados Fundación Museo La Plata, *Revista Museo, 26*, 68–71. https://ri.conicet.gov.ar/bitstream/handle/11336/23417/selection.pdf?sequence=5&isAllowed=y

TAFONOMÍA DE VERTEBRADOS

- Bernardo J. González Riga[1,2,3]
- Gabriel Casal[4]
- Leonardo Ortiz David[1,2]

[1] Laboratorio y Museo de Dinosaurios, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo, Av. Padre Jorge Contreras 1300 (M5502JMA), Parque Gral. San Martin, Mendoza, Argentina. briga@mendoza-conicet.gob.ar

[2] Instituto Interdisciplinario de Ciencias Básicas (ICB, CONICET-UNCUYO).

[3] Research Associate, Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, United States

[4] Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de La Salud, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, km 4 (9000) Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina. paleogac@yahoo.com

INTRODUCCIÓN

La tafonomía es la disciplina de la paleontología que estudia cómo se forman los restos fósiles. Comprende una serie de procesos físicos, químicos y biológicos donde los restos de organismos (huesos, dientes, huevos) o sus indicios (huellas, marcas de dientes, excrementos) se convierten en fósiles. Estos procesos pueden ser bióticos, si intervienen otros organismos o abióticos, si son condicionados por el ambiente sedimentario y el clima.

La mayoría de los restos fósiles se preservan en rocas sedimentarias tales como areniscas y pelitas y en menor medida, en rocas piroclásticas, principalmente cenizas volcánicas consolidadas. No obstante, los restos orgánicos también pueden preservarse en otros ambientes donde los procesos habituales de biodegradación son interrumpidos, como es el caso de permafrost (p. ej., mamuts en suelos congelados) o el ámbar, donde vertebrados e invertebrados se preservan en resinas fosilizadas.

El concepto de **Tafonomía** (del griego, *tafoc*, muerte y *nomo*, ley) fue propuesto por Efremov en 1940 y comprende dos conjuntos de procesos, los bioestratinómicos y los fosildiagenéticos. Los primeros comprenden procesos que acontecen antes del enterramiento del resto, y los segundos, posteriores al mismo. Estas dos etapas permiten reconstruir la historia de un yacimiento de fósiles; no obstante, esta historia puede tener varios ciclos de enterramiento y desenterramiento, es decir episodios de bioestratinomía y fosildiagénesis alternados (Figura 5.1).

La muerte de un organismo no siempre es la condición necesaria para la existencia de un fósil ya que muchos de ellos resultan de una "producción biogénica", como son las exuvias, los dientes y las huellas (icnitas). Además, no todos los organismos han sufrido procesos bioestratinómicos ya que algunos murieron dentro del sedimento, como es el caso de animales cavadores en sus madrigueras. En este contexto, la tafonomía es una disciplina multidisciplinaria que comprende un conjunto de procesos que requieren ser abordados desde diferentes líneas de análisis.

La fosilización puede ser analizada como una destrucción selectiva donde se describe una transición desde el estado vivo al estado fósil. En este proceso algunos agentes han actuado como filtros que van eliminado los restos menos resistentes a la meteorización y erosión. Por ejemplo, se parte de una asociación de vida (**biocenosis**) a una asociación donde murieron juntos (**tanatocenosis**). Posteriormente, sus restos podrían ser acumulados en un mismo sitio, donde fosilizan juntos (**tafocenosis**). En este contexto hay que tener cuidado cuando se estudia una asociación de vertebrados fósiles dado que no representa necesariamente una asociación faunística (biocenosis).

Otros conceptos importantes son autoctonía y aloctonía. Se dice que son **autóctonos** si los fósiles están en el lugar donde los organismos vivieron, mientras que son **alóctonos** si fueron transportados y fueron hallados en ambientes donde no vivieron. Un tercer concepto se refiere a los fósiles **parautóctonos**, cuando hay evidencias de transporte dentro del mismo hábitat donde vivieron (Behrensmeyer y Hook, 1992). De esta forma cada sitio requiere un análisis de los procesos de desarticulación, meteorización y abrasión.

Un claro ejemplo de asociaciones de distinta procedencia se ha analizado en los estratos cretácicos de la Formación Loncoche, unidad equivalente a la Formación Allen, ambas ubicadas en la Cuenca Neuquina, Argentina. La Formación Loncoche, aflorante en el sur de la

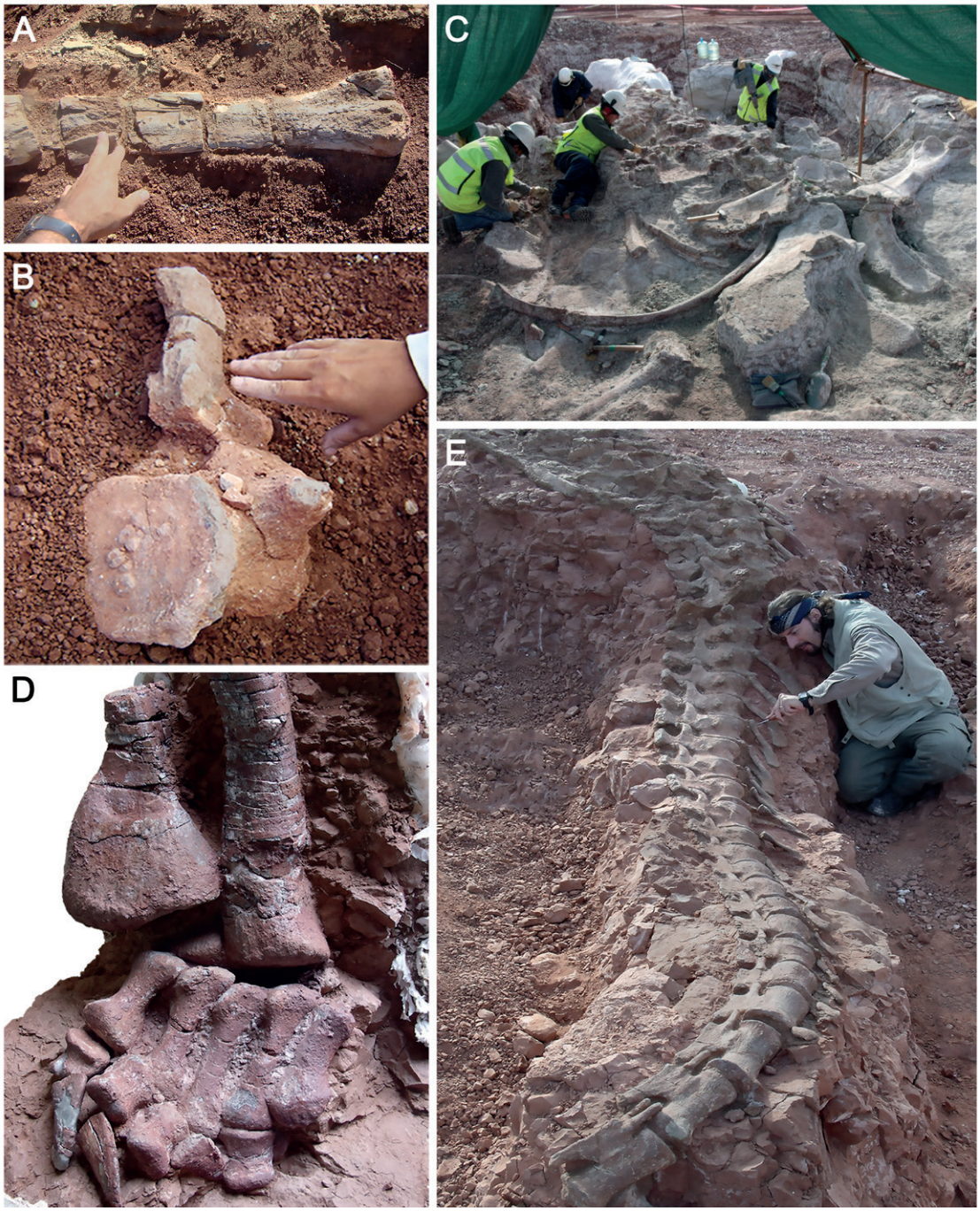


Figura 5. 1. A, Los huesos pueden preservarse en forma desarticulada, como es este caso de un fémur de dinosaurio titanosaurio (espécimen juvenil). **B**, Huesos desarticulados y asociados (vértebras caudales de *Malarguesaurus*). **C**, Ejemplares parcialmente articulados de gran tamaño. Corresponde a una nueva especie de saurópodo titanosaurio. **D**, Porción del esqueleto articulado y en posición de vida (UNCUYO-LD 313). Pie izquierdo preservado en forma articulada, caso excepcional en el registro fósil. **E**, Ejemplar articulado (UNCUYO-LD 304) representado por la mayor parte del esqueleto correspondiente a una nueva especie de saurópodo titanosaurio junto al primer autor de este capítulo. Todos los ejemplos provienen de las formaciones Portezuelo y Plottier, Cretácico Superior de la cuenca Neuquina, provincia de Mendoza, Argentina (fotografías de B. González Riga).

provincia de Mendoza, comprende facies lacustres y marino marginales (deltas, sabkhas) vinculados a la transgresión marina procedente del océano Atlántico, la cual cubrió el norte de la Patagonia durante el Campaniano tardío hasta el Maastrichtiano (Parras *et al.*, 1998). En facies arenosas de canales deltaicos se han hallado asociaciones para-autóctonas y alóctonas donde se han mezclado restos de vertebrados terrestres (dinosaurios terópodos y saurópodos titanosaurios) junto con formas de hábitos marinos o litorales (plesiosaurios y rayas) (González Riga, 1999; Previtera y González Riga, 2008). En contraste, en facies de lutitas negras laminadas a pocos metros por debajo de las asociaciones mixtas, se descubrieron restos de una nueva especie de tortuga de gran tamaño, *Mendozachelys wichmanni* (de la Fuente *et al.*, 2017), la cual fue preservada con cráneo bajo condiciones de escaso o nulo transporte, (autóctono/parautóctono).

Asociaciones mixtas parcialmente similares, integradas por vertebrados terrestres, dulceacuícolas y marino-marginales también han sido descriptas en las formaciones Los Alamitos, Allen y La Colonia, todas de Patagonia (Gasparini *et al.*, 2001, 2015; Martinelli and Forasiepi, 2004).

BIOESTRATINOMÍA

La bioestratinomía analiza la historia de los restos o indicios de vida, antes de su enterramiento e incluye diversos procesos tales como biodegradación, meteorización y necrocinesis.

Biodegradación

Comprende procesos de descomposición de la materia orgánica, la cual puede ser aerobia o anaerobia, según se desarrolle en presencia o ausencia de oxígeno. Por ejemplo, existen bacterias, hongos y algas que no necesitan oxígeno atmosférico y pueden obtener su energía descomponiendo sustancias orgánicas por medio de enzimas o fermentos. Dentro de estos procesos se encuentran las "fermentaciones", las cuales se refieren a la descomposición de los glúcidos. Aquí las sustancias orgánicas son degradadas y metabolizadas por los microorganismos, al mismo tiempo que son sintetizados nuevos compuestos orgánicos de mayor peso molecular, apareciendo en el proceso la síntesis de azúcares, aminoácidos, alcoholes, ácidos grasos y péptidos.

Por su parte, dentro de los procesos de descomposición aerobia encontramos la putrefacción, la cual comprende la descomposición de los prótidos. En este caso se produce un proceso de oxidación más o menos completo de la materia orgánica dando como resultado sustancias más simples, generando gases, anhídrido carbónico y agua.

Debe tenerse en cuenta que un espécimen en descomposición puede experimentar procesos aeróbicos y anaeróbicos, sea en forma simultánea o en forma sucesiva. Generalmente antes del enterramiento, las porciones internas de los cadáveres experimentan descomposición anaerobia mientras que las partes expuestas a la superficie están sometidas a una descomposición aerobia. Asimismo, la descomposición suele ser anaerobia después del enterramiento, aunque haya sido aerobia en etapas anteriores. Es particularmente importante el tamaño del animal, dado que parte de su carcasa podría quedar bajo el agua y otra fuera de ella, y de esta manera desarrollarse los dos tipos de procesos descritos.

Para que los restos puedan fosilizar es fundamental que queden cubiertos rápidamente

por sedimentos a fin de evitar, disminuir o inhibir su biodegradación. Un caso particular se produce cuando la biodegradación es inhibida por la existencia de minerales de arcilla, los cuales son capaces de absorber enzimas biodegradantes.

Además, en los procesos de biodegradación, no solo intervienen factores extrínsecos a los organismos sino también intrínsecos, tales como la composición química, la estructura y la distribución de la materia orgánica. Los compuestos orgánicos de mayor estabilidad durante la biodegradación son prótidos, lípidos, glúcidos e hidratos de carbono. Entre los prótidos más estables cabe señalar el colágeno, un componente fibroso de los tejidos conjuntivos, cartilaginosos y óseos, y la queratina, un material córneo de la epidermis, escamas, plumas, pelos, uñas, pezuñas, garras y cuernos.

Meteorización

La meteorización es uno de los factores extrínsecos claves. Es el proceso mediante el cual los componentes del hueso son separados y destruidos por agentes físicos, químicos o biológicos tanto en la superficie como en niveles de un suelo (Behrensmeyer, 1978).

Los procesos de meteorización aumentan con el tiempo de manera que de la simple observación de los huesos se puede saber si han estado mucho o poco tiempo expuesto a diversos agentes, tales como cambios de temperatura diurnos y estacionales, humectación y secado, congelación y descongelación, y exposición a los rayos ultravioletas (Lyman y Fox 1989; Fiorillo 1995). Estos procesos producen agrietamiento paralelo a la estructura de la fibra, descamación de la superficie exterior (exfoliación) y "astillamiento" en las superficies externas de los huesos. Los efectos de la meteorización varían según los atributos intrínsecos del sitio, tal como el tamaño, la forma y la densidad de los huesos y el estado ontogenético de los individuos (Muñoz *et al.,* 2008; Gutiérrez *et al.,* 2018). Gran parte del conocimiento que tenemos sobre la meteorización proviene de estudios que buscaban comprender la relación entre las variables ambientales y sus impactos en restos orgánicos, a través de observaciones actuales expuestas a diferentes condiciones climáticas (González Riga *et al.,* 2022).

Se han propuesto varias escalas de meteorización basadas en datos actuales, los que reflejan un progresivo aumento del deterioro y la destrucción ósea en función del tiempo de exposición en determinadas condiciones climáticas y ambientales (Fiorillo, 1988; Lyman, 1994).

En áreas con mucha vegetación se mitiga la intensidad de los agentes atmosféricos (Tappen, 1994). Por el contrario, la meteorización es más intensa en zonas áridas y semiáridas desprovistas de vegetación. La mayoría de los procesos de meteorización se detienen con el entierro de los restos. No obstante, algunas alteraciones óseas pueden continuar en diferentes niveles u horizontes de suelos poco profundos si persiste la acción de las raíces de las plantas (Todisco y Monchot, 2008).

Necrocinesis

Comprende cualquier desplazamiento ascendente, descendente o lateral de un elemento conservado (huesos, dientes, etc.) antes de su enterramiento. El movimiento de los elementos conservados, particularmente los huesos, depende de factores extrínsecos, tal como el ambiente sedimentario donde se encuentran (sistemas fluviales, litorales ma-

rinos, abanicos aluviales) como de factores intrínsecos, vinculados al tamaño del animal y a la forma y densidad del propio hueso. Por ejemplo, a igual energía del agua en una llanura de inundación de un sistema fluvial, un hueso robusto y esencialmente cilíndrico (como un fémur) se comporta diferente a una vértebra, dado sus diferencias de tamaño y morfología. Esto es posible observar en el análisis tafonómico de dinosaurios saurópodos tal como se ha descripto en *Mendozasaurus* y *Katepensaurus* (González Riga y Astini, 2007; Casal *et al.,* 2023).

En ambientes lacustres y marinos hay factores vinculados con la descomposición de los organismos que pueden causar movimientos verticales en un cuerpo de agua. Por ejemplo, el contenido de gases generados durante la descomposición de la materia orgánica hincha los tejidos y disminuyen el peso específico de las carcasas. Al igual que ocurre en la actualidad, muchos restos han podido flotar en la superficie del mar o en ríos, y permanecer en ella durante gran parte de la fase de alteración bioestratinómica, siendo transportados fuera de su hábitat.

En general, las formas discoidales y menos ornamentadas son más hidrodinámicas y mecánicamente más estables que las esferoidales de igual peso específico. Como es evidente, los elementos de menor tamaño y peso específico serán desplazados más rápidamente.

Dentro de los factores extrínsecos a los restos, se pueden describir los biológicos, dado que muchos animales carroñeros son capaces de transportar restos por largas distancias.

En este contexto, un aspecto importante del estudio tafonómico es un mapeo del sitio, a fin de medir la disposición espacial de los elementos esqueletales, a fin de compararlos con factores que pudieron haber orientado y transportando los restos, tal como corrientes fluviales. Asimismo, huesos grandes actúan como barreras que entrampan huesos pequeños sobre uno de sus flancos (Casal *et al.,* 2023). Un caso de estudio constituye en sitio del titanosaurio *Mendozasaurus*, donde la mayoría de los huesos se orientan según la dirección del agua del lóbulo de derrame y perpendicular al canal principal (González Riga y Astini, 2007). En este caso, grandes huesos como los fémures actúan como barreras en relación a las vértebras caudales distales, metacarpos y falanges (Figura 5.2).

Finalmente, las carcasas que han quedado en facies de llanuras de inundación pueden sufrir distintos procesos, según las condiciones de humedad o aridez. En el caso de enterrarse en fangos saturados, las carcasas se preservan en forma mayormente articulada. Aquí, los factores de transporte pueden llegar a ser nulos y el enterramiento se produce antes de la biodegradación de los ligamentos que unen los huesos. En contraste, bajo condiciones áridas o estacionales, donde las crecientes son esporádicas, los procesos de intemperismo producen la destrucción de los huesos comenzando por el desarrollo de fracturas que siguen las lineaciones de las fibras de colágeno (Cladera *et al.*, 2004; Casal *et al*, 2013; González Riga *et al.*, 2022). En suma, la preservación de esqueletos articulados o parcialmente articulados requiere un conjunto de condiciones ambientales y bióticas, donde se conjuga una alta tasa de sedimentación con escaso o nulo transporte, y por ello, un escaso grado de intemperismo.

En vertebrados grandes como los dinosaurios saurópodos, la posibilidad de hallar ejemplares relativamente completos y articulados decrece con el tamaño, dado que es difícil conjugar la presencia de procesos sedimentarios continentales que puedan cubrir esqueletos de 30 metros de longitud.

En suma, teniendo en cuenta que la desar-

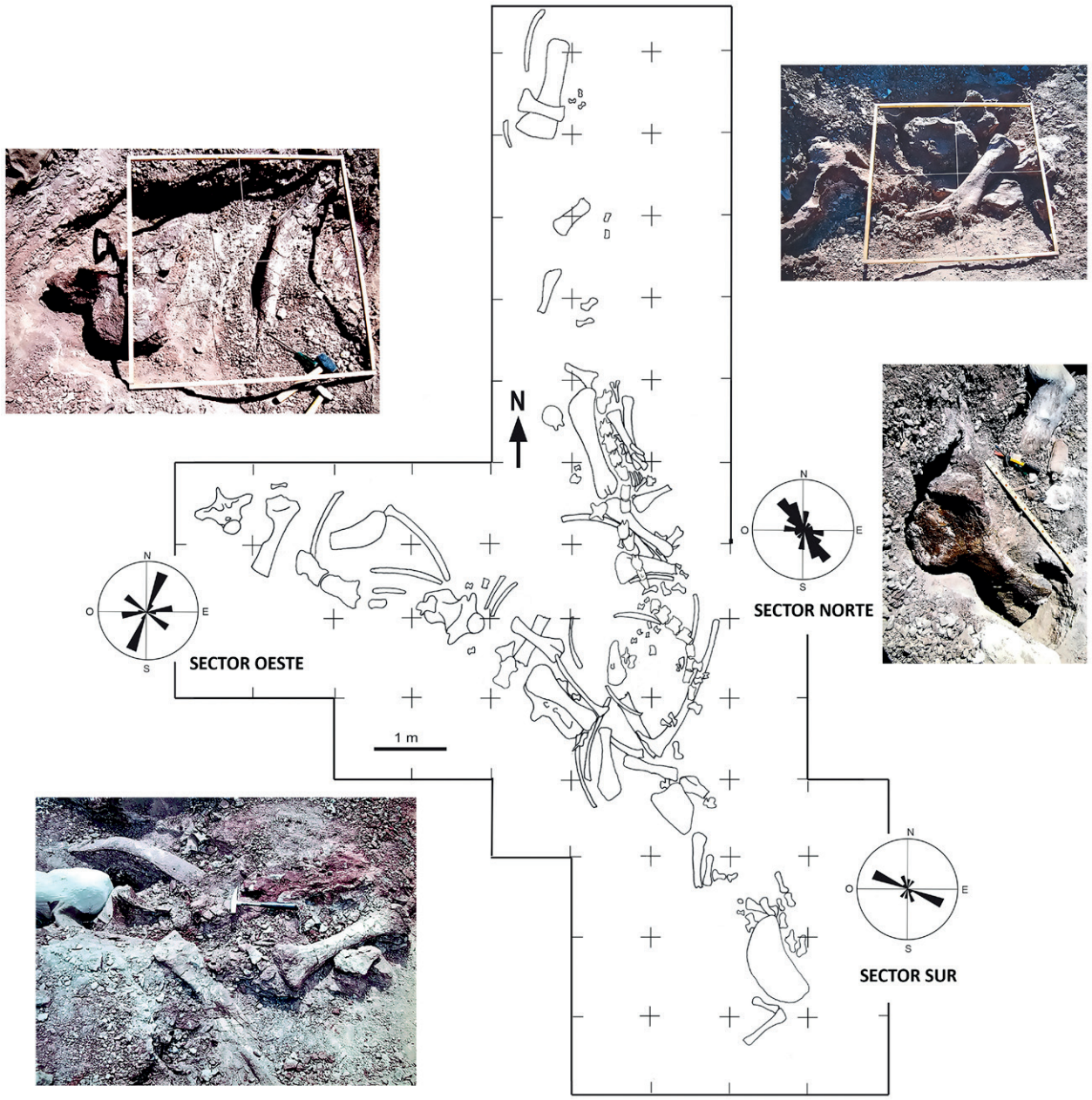


Figura 5.2. Mapa tafonómico de sitio del dinosaurio *Mendozasaurus neguyelap*. En el sitio se reconocen huesos de 3 ejemplares de distinto tamaño. El ejemplar adulto mejor representado comprende una secuencia caudal articulada, dos vértebras cervicales articuladas, y huesos desarticulados. Los huesos presentan en general una orientación preferencial que coincide con la dirección del lóbulo de derrame de un sistema fluvial meandriforme (González Riga, 2002).

ticulación de componentes esqueléticos suele ser relativamente rápida por biodegradación, tanto en ambientes subaéreos como subacuáticos, la presencia de esqueletos articulados suele ser utilizada como un indicador de enterramiento rápido y otras circunstancias tales como anoxia que impiden la acción destructiva de los organismos carroñeros y bioturbadores. No obstante, tal como fue explicado, la presencia de esqueletos articulados o parcialmente articulados no implica en todos los casos un nulo transporte, dado que en algunos casos pueden ser transportados por el agua o carroñeros.

FOSILDIAGÉNESIS

El enterramiento de los restos comprende una serie de procesos diagenéticos complejos y de larga duración. Mientras los sedimentos finos se transforman en sedimentitas (arcilitas, areniscas) durante la diagénesis, los restos de origen orgánico se transforman en fósiles por procesos fosildiagenéticos. Los trabajos vinculados a la etapa fosildiagenética son menos frecuentes e implican metodologías de laboratorio y procesamiento de muestras más complejos que los aplicados en estudios de bioestratinomía.

Los estudios fosildiagenéticos incorporan, entre otros aspectos, el estudio de la mineralogía de detalle de las cavidades vasculares de los huesos, a fin de reconstruir la historia fosildiagenética. De esta manera es posible conocer las condiciones físicas y químicas actuantes en el subsuelo durante el proceso de fosilización. Consecuentemente, es importante abordar el estudio de los fósiles junto con la roca portadora, a fin de conocer la interacción entre ambos (Elorza *et al.*, 1999; Lyman, 1994).

Estos cambios dependen de factores extrínsecos a los restos de los organismos, como la acidez del medio (pH) y potencial redox (Eh), las características químicas de las aguas subterráneas, los componentes inorgánicos de los sedimentos que alojan los restos como la granulometría, la actividad de las bacterias y microorganismos (Luque *et al.*, 2009; Casal y Nillni, 2020).

Relleno sedimentario

Es el proceso mediante el cual partículas sedimentarias ocupan las cavidades de los huesos, reproduciendo su interior como un molde interno. Este relleno puede ocurrir antes, durante o después del enterramiento y requiere ciertas condiciones tales como ausencia de tejido en el interior, comunicación de la cavidad con el exterior y un flujo turbulento que movilice las partículas sedimentarias hacia el interior de la misma (Figura 5.3).

Deformación plástica

Un proceso frecuente es la deformación plástica de los huesos por el propio peso de las rocas donde se encuentran. Este proceso se debe a la presión litostática ejercida durante miles o millones de años y se manifiesta como un cambio de forma progresivo a lo largo del tiempo. Generalmente ocurre antes de que las cavidades vasculares se rellenen con minerales, por lo que el hueso podía responder plásticamente dentro del campo dúctil. Una metodología para poder analizar y calcular la deformación surge de la comparación del estado inicial con el estado final del hueso, y la cuantificación de la cizalla, lo que también puede analizarse mediante secciones delgadas al microscopio petrográfico (Casal *et al.*, 2013) (Figura 5.3).

Impregnaciones

Este atributo está vinculado al color que muestran los restos fósiles. Los mecanismos de impregnación pueden ser sustituciones iónicas, absorción de iones, o por adsorción de iones cuando la impregnación es solo superficial. Son frecuentes las impregnaciones en minerales cromóforos como óxidos de manganeso y de hierro, pero también pueden intervenir otros minerales.

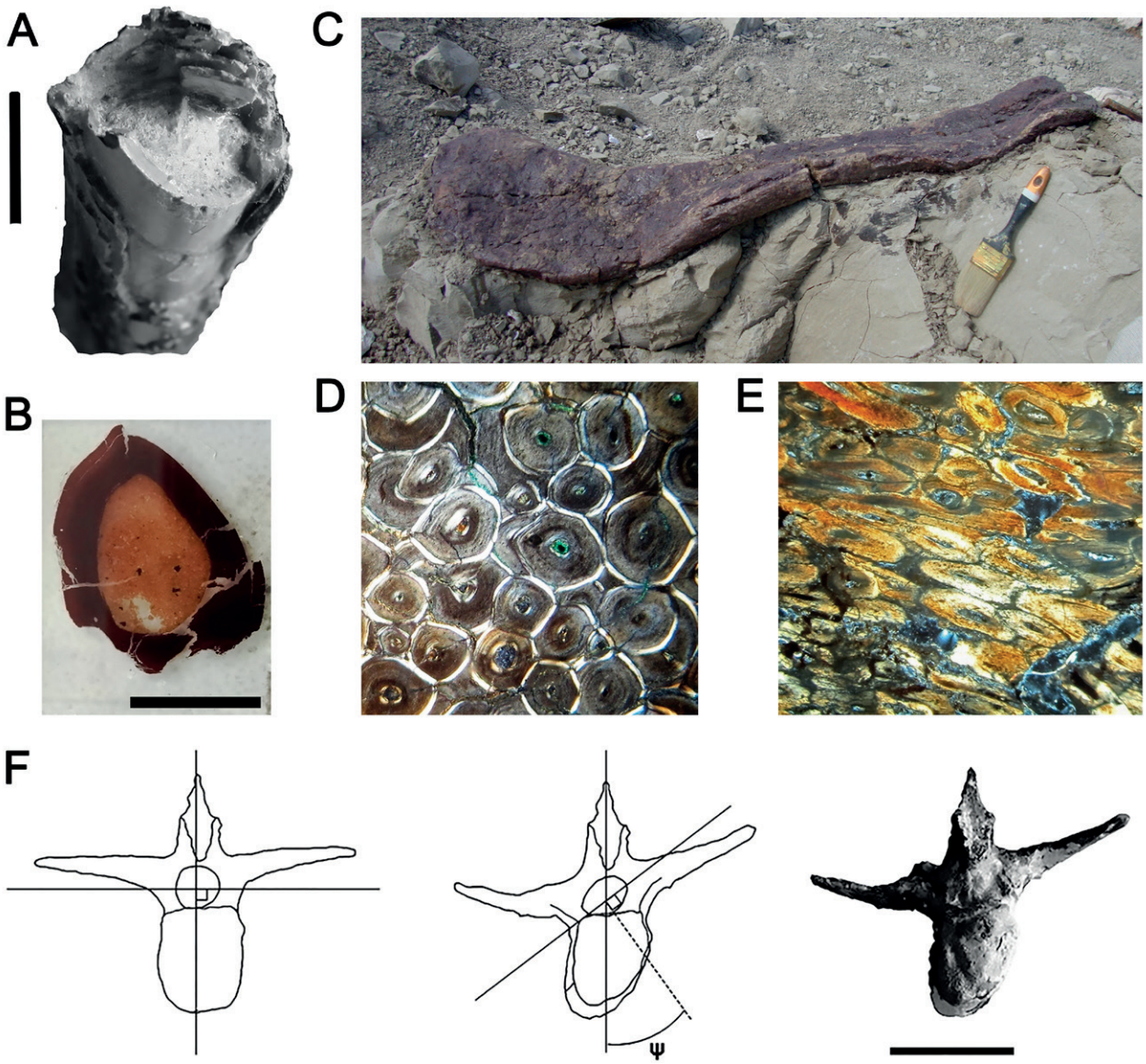


Figura 5.3. A, Tibia MDT-PV 1/10 de *Aniksosaurus darwini* fragmentada en la diáfisis donde se observa un relleno sedimentario. Escala 1 cm. **B**, Sección delgada del mismo hueso en cuyo interior se observa relleno sedimentario bien cementado. Escala 1 cm. (Fotografías G. Casal). **C**, Fémur UNPSJB-PV 1051/1 con marcada deformación plástica en vista posterolateral (modificado de Ibiricu *et al*., 2017). **D**, Sección delgada de una costilla del terópodo de la Formación Bajo Barreal con buena preservación del tejido sin deformación de osteonas (UNPSJB-PV 1003; modificado de Casal *et al.*, 2017). **E**, Sección delgada en un fragmento de diáfisis del fémur de un saurópodo de la Formación Lago Colhué Huapi, con las osteonas deformadas (UNPSJB-PV 1051; modificado de Casal *et al*., 2019). **F**, Deformación plástica en una vértebra caudal distal de Aniksosaurus darwini MDT-PV 1/13. A la izquierda, reconstrucción de su estado original y deformación donde **Ψ** es el ángulo de cizalla. Escala: 3 cm (tomado de Casal *et al*., 2013).

En troncos petrificados suelen participar óxidos de uranio otorgando colores amarillos. Las impregnaciones minerales que modifican el color de los huesos pueden clasificarse según la intensidad que muestran, variando entre ausencia total de impregnación (categoría 0) e impregnación completa (categoría 4) (según Tomassini *et al.,* 2010).

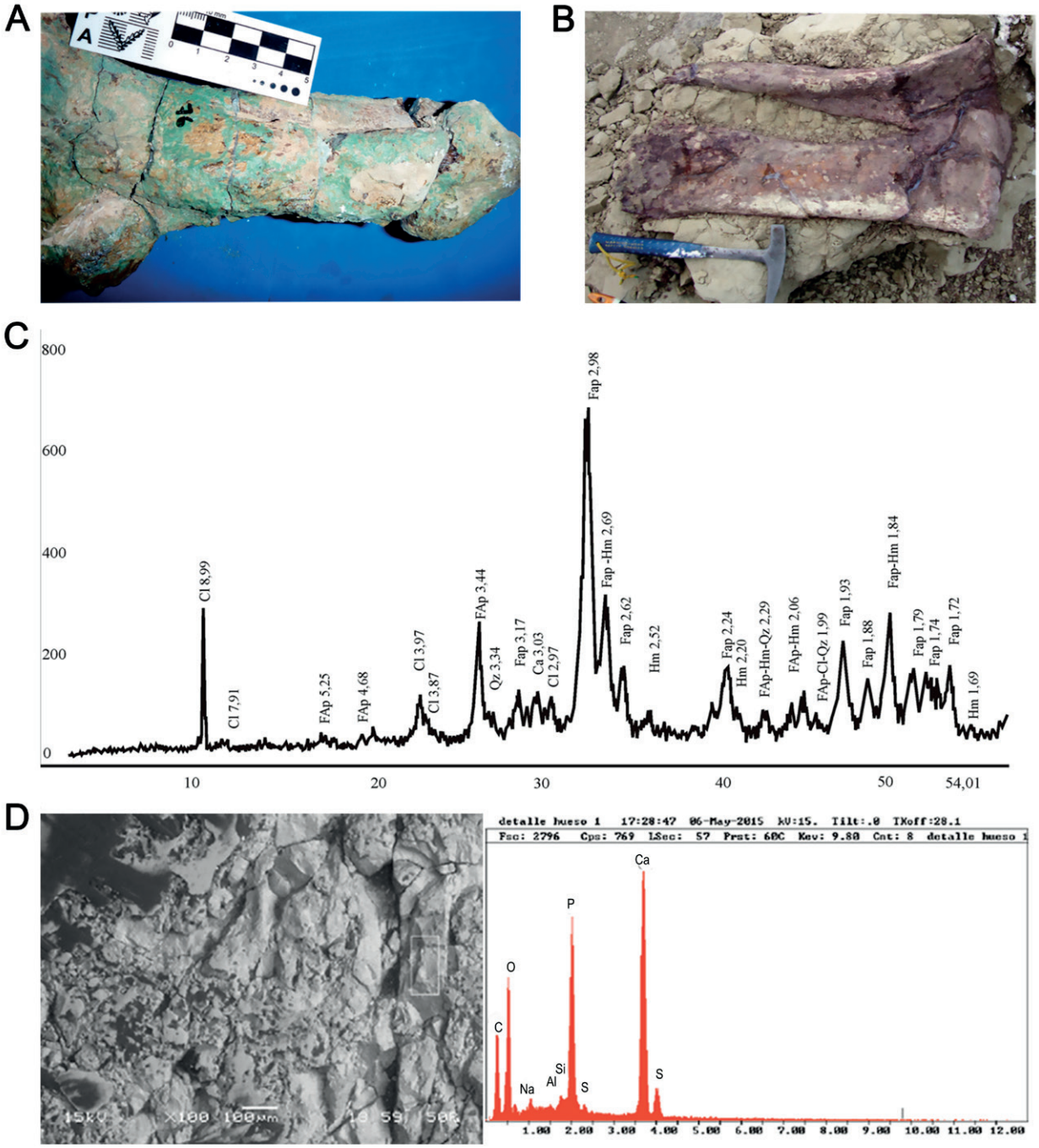


Figura 5. 4. Ejemplo de impregnación en hueso de dinosaurio. **A**, Espina neural de *Ketpensaurus goicoecheai* (Formación Bajo Barreal) impregnada de cloritas que le otorgan una coloración verde. **B**, Impregnación de óxido de hierro (color rojizo) sobre la tibia y fíbula de un titanosaurio (UNPSJB-PV 1051; Formación Lago Colhué Huapi). **C**, Difractograma obtenido sobre un fragmento fósil de *Aniksosaurus darwini*, abreviaturas: FAp: fluorapatita, Qz: cuarzo, Ca: calcita, Hem: hematita, Cl: clinoptilolita (zeolitas). En ordenadas se mide la intensidad y en abscisas los picos de 2.78 Å y 3.44 Å que definen a la fluorapatita. **D**, Microfotografía en un sector de hueso denso de *Aniksosaurus darwini*. **E**, espectroscopía de rayos X de energía dispersiva (EDX) obtenido en los sectores identificados en rojo, abreviaturas: C: carbono, O: oxígeno, Na: sodio, Al: aluminio, Si: sílice, P: fósforo, Si: sílice, Ca: calcio, S: azufre. La identificación de P y Ca corroboran la presencia de fluorapatita). A y B, fotografías de Gabriel Casal; C y D tomado de Casal *et al*., 2017.

Alteración del tejido óseo

Los huesos de los vertebrados están compuestos por una fase orgánica que incluye principalmente colágeno y lípidos, y una fase inorgánica con hidroxiapatita [$Ca5(PO_4)3(OH)$] (Li y Pasteris, 2014 y citas allí mencionadas). Con el paso del tiempo, las moléculas orgánicas se descomponen y destruyen, dejando sólo la estructural mineral de los huesos. Incluso esta geoquímica original puede modificarse, dado que es frecuente la sustitución del ion hidroxilo (OH^-) por el ion fluoruro (F^-), pasando de hidroxiapatita a fluorapatita [$Ca5(PO_4)3F$] (Lucas y Prévôt, 1991; Casal y Nillni, 2020).

El flúor es un elemento que está presente en pequeñas cantidades en casi la totalidad de las aguas subterráneas, y es incorporado al hueso a través de sus poros debido a una cierta inestabilidad termodinámica del hidroxiapatito (Bosio *et al.*, 2021, entre otros).

Esta alteración en la composición química original puede determinarse mediante análisis de difracción de rayos X sobre fragmentos fósiles (Fig. 7A) y por medio de espectroscopía de rayos X de energía dispersiva (EDX) (Fig. 7B), entre las principales metodologías utilizadas.

Permineralización primaria

Es el proceso de precipitación de minerales en las fracturas y cavidades vasculares de las osteonas de los huesos. De esta manera, el agua subterránea incluida en los poros de las rocas que rodean los restos esqueléticos incorpora y transporta elementos químicos que precipitan en sus espacios vacíos (Merino y Morales, 2006). A medida que cambian las condiciones físicas y químicas, pueden precipitar nuevos minerales, que en algunos casos pueden colmatar la cavidad. El estudio de los procesos de permineralización otorga un conocimiento sobre las variaciones físicas y químicas existentes en los sustratos rocosos del subsuelo durante la fosilización.

Deformación frágil

En una etapa posterior a la permineralización los huesos pueden sufrir aplastamiento por carga litostática. De esta manera pasan de un comportamiento dúctil donde se deforman plásticamente, a uno frágil donde responden fracturándose. En el caso de huesos apendiculares elongados, estas fracturas fosildiagenéticas se reconocen porque se disponen de manera transversal al eje axial (Alcalá y Escorza, 1998; entre otros) (Figura 5.5).

Efectos de exhumación

Cuando comienza la eliminación de la pila sedimentaria por efectos de la erosión, los elementos preservados se ven afectados por los factores meteorológicos recientes al aproximarse a la superficie. Estos factores incluyen efectos de variación térmica diurna y estacional, con expansión y contracción del material y su consecuente fracturación por congelamiento de agua en ellas (gelifracción). Asimismo, el ingreso de arcillas expansibles dentro de las fracturas provoca un mayor efecto de fracturación, por sus propiedades expansibles (tixotrópicas) (Casal *et al.*, 2019). De igual manera, el alivio tensional causado por la descompresión litostática puede generar nuevas fracturas (Fernández López, 2000).

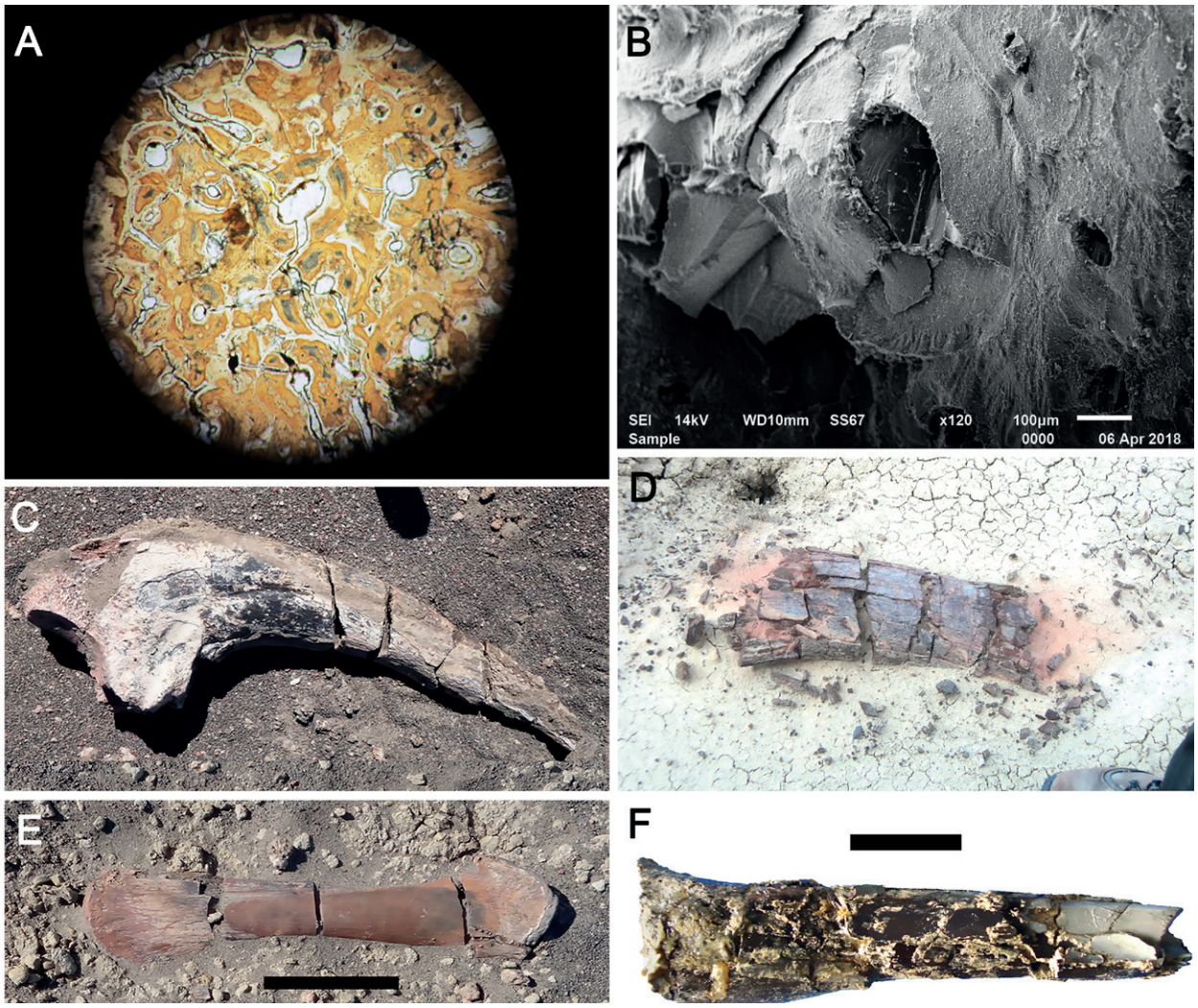


Figura 5.5. **A**, Microestructura de *Aeolosaurus colhuehuapensis* (UNPSJB-PV 959) donde se observan canales de Havers y de Volkmann. Se reconoce una primera permineralización con hematita sobre las paredes de las cavidades y un relleno completo posterior con calcita. **B**, Imagen obtenida con el microscopio electrónico de barrido del relleno mineral de un canal vascular con hematita y calcita (modificado de Casal *et al*., 2014 y 2019). Fracturación transversal en huesos procedentes de la Formación Lago Colhué Huapi, Campaniano de Patagonia. Escala: 3 cm. **C**, Garra de megaraptórido (UNPSJB-PV 1102), escala: 3 cm. **D**, Metatarso asignado a ornitópodo. **E**, Efectos de meteorización actual en hueso exhumado, expuesto al intemperismo. Nótese una intensa fracturación longitudinal y transversal, como así la pérdida de hueso en las epífisis. C. Decoloración de una tibia (MDT-PV-1/10) de *Aniksosaurus darwini* por exposición a la radiación solar. Escala: 3 cm. (Modificado de Casal *et al*., 2013).

Disolución y corrosión

A partir de la inestabilidad de algunos minerales presentes en un resto fósil, producto de cambios en las condiciones físicas y químicas en el subsuelo o bien en la superficie, se puede producir la disolución o corrosión del mismo. Esto se puede manifestar mediante el adelgazamiento de paredes, pérdida de espesor, eliminación de estructuras, perforaciones y hasta la destrucción total del elemento (Fernández López, 2000).

FACTORES INTRÍNSECOS

La preservación de los vertebrados está condicionada tanto por factores intrínsecos (bióticos) como extrínsecos (abióticos y bióticos). Los factores intrínsecos están condicionados por los propios animales, mientras que los extrínsecos combinan aspectos físicos (ambiente sedimentario, clima, eventos de aluviones y sequías, incendios forestales con factores bióticos (predación, carroñeo).

Uno de los problemas que condiciona la tafonomía como disciplina es la gran cantidad de variables que entran en sus análisis, dificultando, por ello, la propuesta de metodologías que otorguen resultados inequívocos. Esto se debe a que esta disciplina combina diversos aspectos paleobiológicos y geológicos, los que muchas veces no son analizados en su conjunto sino de forma parcial. Por ello, es crucial analizar los factores intrínsecos y extrínsecos a los organismos, a fin de obtener una visión de conjunto.

En general, en cada grupo de vertebrados existen huesos de diferente resistencia estructural, sea resistencia al aplastamiento, deformación frágil, exposición al sol, cambios de temperatura, etc. Es evidente que este tipo de factor intrínseco condiciona qué huesos se preservan con mayor frecuencia y cuáles son extremadamente raros. Los factores intrínsecos más relevantes son (1) tamaño del cuerpo, (2) plan esquelético general, (3) punto débil de desarticulación, (4) fragilidad estructural anatómica, (5) forma y tamaño de cada hueso elemento, (6) ontogenia, (7) paleopatología, (8) comportamiento, incluidos aspectos de locomoción, gregarismo, alimentación y dieta, y reproducción (González Riga *et al.,* 2022).

Entre los factores intrínsecos, tres de ellos, el plan esquelético general, los puntos débiles de desarticulación, y la fragilidad estructural anatómica, son los que condicionan, principalmente, cuáles son los huesos más numerosos y mejor preservados. Por ejemplo, en el caso de los dinosaurios ceratópsidos, los cráneos son los elementos esqueletales más abundantes, dado su enorme tamaño, tanto absoluto (algunos pueden alcanzar los 2,4 m de largo) como relativo (comprenden un tercio de la longitud total del animal) (Figura 5.6).

En contraste, en los saurópodos titanosaurios, dado su plan esqueletal con largos cuellos y colas, los huesos más abundantes que fosilizan son las vértebras caudales, dorsales y cervicales. Asimismo, también son relativamente abundantes los huesos apendiculares grandes, como los fémures y húmeros. Por su parte, son escasos tanto los huesos del cráneo como los pies articulados y completos (González Riga *et al*, 2022) (Figura 5.7).

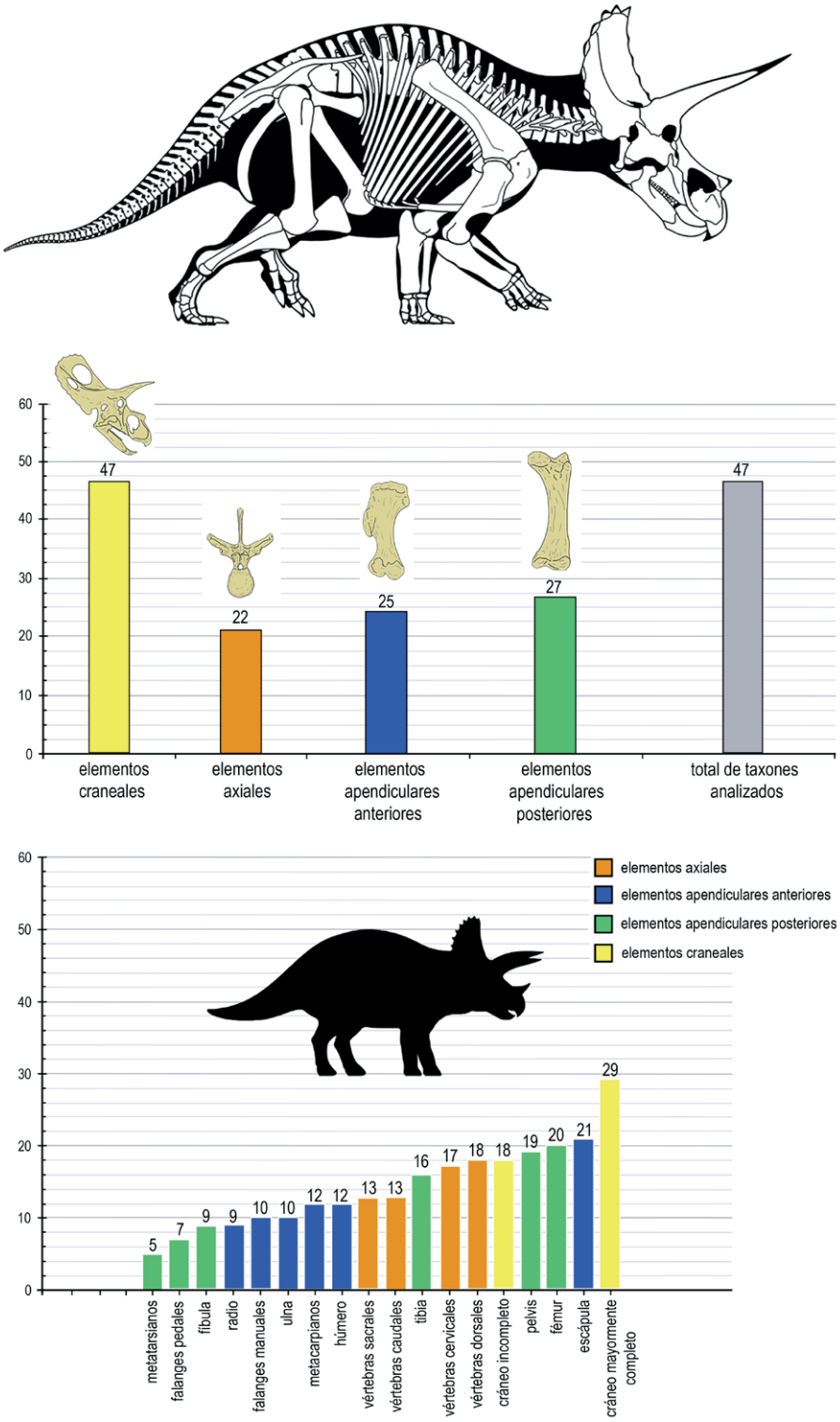


Figura 5. 6. Frecuencia esqueletal de dinosaurios ceratópsidos en base al registro fósil. Se observa que los fósiles más frecuentes son sus grandes cráneos; en contraste, en la Figura 5.7 se documenta que los cráneos son relativamente escasos en dinosaurios saurópodos.

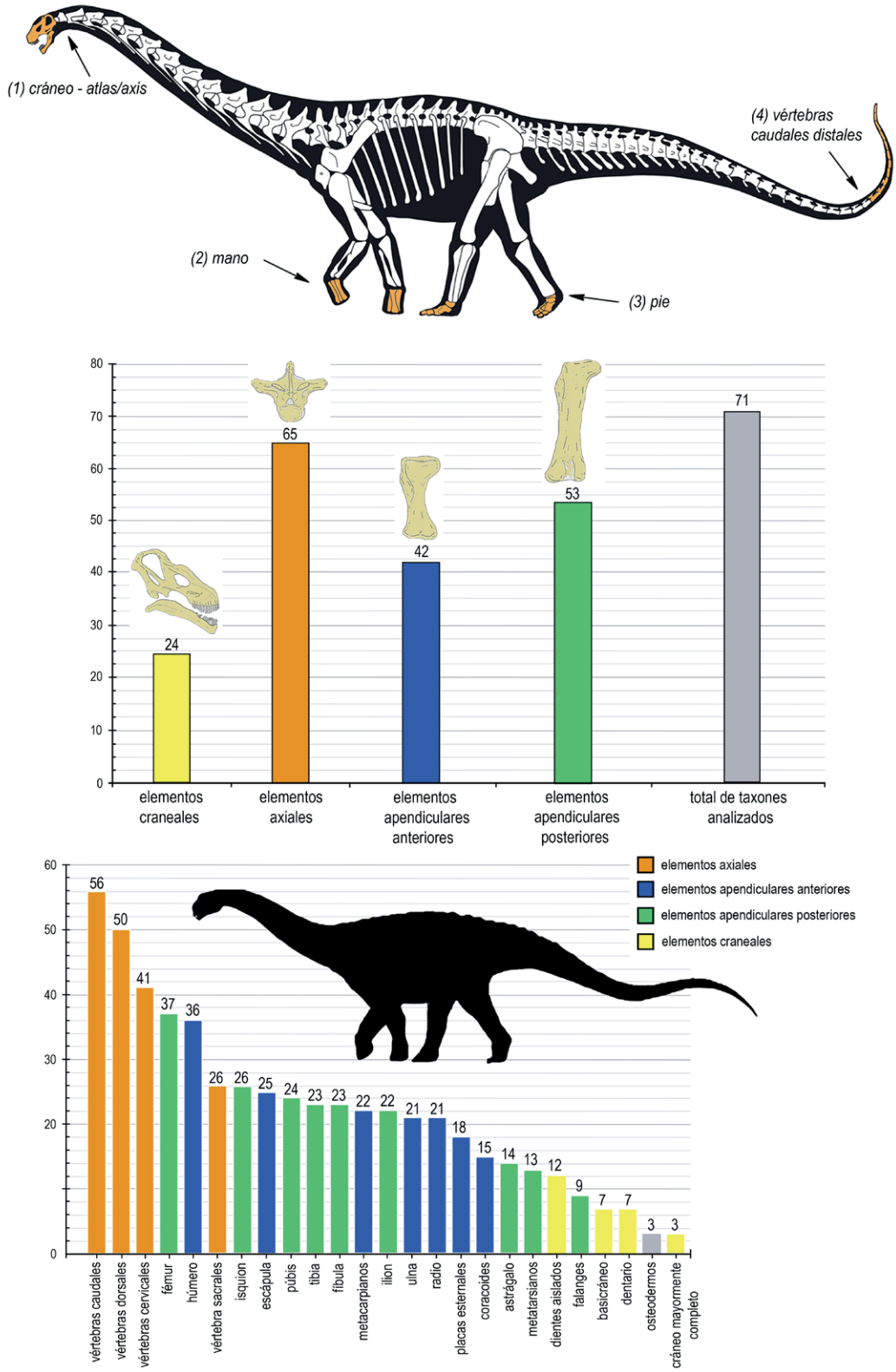


Figura 5. 7. Frecuencia esqueletal de dinosaurios saurópodos en base al registro fósil. Se observa que los cráneos son relativamente escasos, dado que son relativamente pequeños y frágiles en comparación con otros huesos del esqueleto. Aquí no solo es importante la morfología del esqueleto y el tamaño relativo de los huesos, sino también los puntos débiles de articulación.

FACTORES EXTRÍNSECOS Y MODOS TAFONÓMICOS

La preservación tafonómica depende en parte, de factores extrínsecos a los organismos, los que pueden ser bióticos o abióticos. Por un lado, los procesos bióticos comprenden la acción de otros organismos que actuaron sobre las carcasas, tales como carroñeros, invertebrados y microorganismos. Un caso particular son los insectos que realizan perforaciones o surcos sobre huesos (Britt *et al*, 2008; Bader *et al.*, 2009; Backwell *et al.*,, 2021).

Por otro lado, los procesos abióticos se vinculan con los ambientes sedimentarios y la historia diagenética, y juegan un papel importante, no sólo en la preservación del material fósil, sino también a la hora de entender la concentración de organismos en determinados niveles estratigráficos (Cladera *et al.*, 2004; Casal *et al*., 2023).

Evidentemente, el estudio de procesos bióticos y abióticos es importante para comprender los ecosistemas del pasado (Behrensmeyer y Hook 1992). Si analizamos cada caso particular, cada esqueleto o conjunto de esqueletos en cada río, lago o sistema deltaico es el resultado de una historia tafonómica única. Sin embargo, a pesar de las diferencias en los casos individuales, es posible reconocer tafofacies y modos tafonómicos. Por un lado, una tafofacies es un conjunto de rocas caracterizadas por atributos preservacionales de los fósiles (Brett y Speyer 1990), en cambio, un modo tafonómico es un patrón recurrente de preservación de fósiles en un contexto sedimentario particular (Behrensmeyer 1988). Ambas definiciones son distintas, dado que la segunda incluye los contextos paleoambientales y paleoclimáticos, permitiendo una mejor comprensión del contexto paleoecológico.

Tabla 1. Principales modos tafonómicos registrados en ambientes continentales fluviales (según González Riga *et al*. 2022).

Modos tafonómicos (ambientes continentales)		
Acrónimo	**Nomenclatura en ingles**	**Nombre**
CHL-BA	*Channel-lag bone assemblage*	asociación ósea de depósitos residuales de canal
LA-BA	*Lateral accretion bone assemblage*	asociación ósea de acreción lateral
ACH-BA	*Abandoned channel bone assemblage*	asociación ósea de canal abandonado (lago de *oxbow*)
LE-BA	*Levee bone assemblage*	asociación ósea de albardón
O-BA	*Overbank bone assemblage*	Asociación ósea de lóbulos de derrame (lóbulos de *crevasse splay*)
OCH-BA	*Overbank channel bone assemblage*	asociación ósea de canales de derrame
LS-BA	*Laminated sand bone assemblage*	asociación ósea en areniscas laminadas (producidas por eventos de crecientes en manto)
WDF-BA	*Well-drained floodplain bone assemblage*	asociación ósea de llanuras de inundación bien drenadas
VDF-BA	*Variable drained floodplain bone assemblage*	asociación ósea de llanuras de inundación variablemente drenadas
PDF-BA	*Poorly drained floodplain bone assemblage*	asociación ósea de llanuras de inundación pobremente drenadas y lagunas

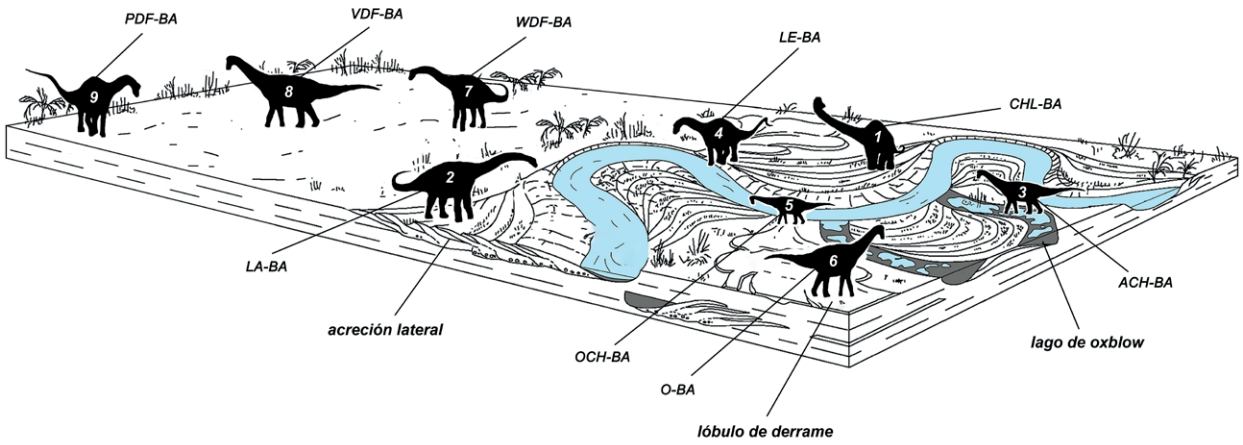


Figura 5.8. Principales modos tafonómicos en sistemas fluviales menadriformes. Referencias: 1, CHL-BA (Channel-lag bone assemblage) asociación ósea de depósitos residuales de canal. 2, LA-BA (Lateral accretion bone assemblage) asociación ósea de acreción lateral. 3, ACH-BA (Abandoned channel bone assemblage) asociación ósea de canal abandonado (lago de oxbow). 4, LE-BA (Levee bone assemblage) asociación ósea de albardón. 5, O-BA (Overbank bone assemblage) asociación ósea de lóbulos de derrame (lóbulos de crevasse splay). 6, OCH-BA (Overbank channel bone assemblage) asociación ósea de canales de derrame. 7, WDF-BA (Well-drained floodplain bone assemblage) asociación ósea de llanuras de inundación bien drenadas. 8, VDF-BA (Variable drained floodplain bone assemblage) asociación ósea de llanuras de inundación variablemente drenadas. 9, PDF-BA (Poorly drained floodplain bone assemblage) asociación ósea de llanuras de inundación pobremente drenadas y lagunas.

Casos de estudio: preservación en diferentes modos tafonómicos

Algunos depósitos del sistema fluvial favorecen un alto potencial de preservación de vertebrados fósiles. Tal es el caso de los lóbulos de derrame (*crevasse play*) y albardón (*levee*) que se encuentran bien desarrollados en sistemas meandriformes. En estos ambientes, los procesos sedimentarios de enterramiento son relativamente rápidos, incluso antes que se desarticulen por completo los esqueletos. Esto se combina con un leve transporte y escasa exposición subaérea permitiendo la preservación de esqueletos parcialmente articulados o en otros casos, desarticulados pero asociados en el mismo sitio (González Riga *et al.*, 2022). En estos subambientes fluviales los eventos de inundación provoca desbordamientos en la llanura aluvial cuando el agua sube por encima del nivel del albardón. Estas inundaciones pueden ser controladas por procesos tectónicos pero a pequeña escala son controlados por factores estacionales. En climas semiáridos o claramente áridos, estos eventos de inundación son esporádicos y se encuentran sujetos a lluvias torrenciales. Cuando los desbordamientos se expanden rápidamente en la llanura aluvial, pierden energía y capacidad de transporte. Por ello depositan rápidamente grandes volúmenes de sedimentos, provocando poco transporte de esqueletos que pueden estar presentes en la planicie de inundación (Fiorillo y May 1996; Lovelace 2006). Tal es el caso de los saurópodos titanosaurios *Mendozasaurus* (González Riga y Astini 2007) y *Katepensaurus* (Casal *et al.*, 2023), los cuales corresponden al modo tafonómico denominado "Asociación ósea de lóbulos de derrame", Tabla 1).

Otro caso interesante es el de *Epachthosaurus*, un titanosaurio preservado en forma articulada en la Formación Bajo Barreal (Provincia de Chubut, Argentina). Corresponde al modo tafonómico "asociación ósea en areniscas laminadas" producidas por eventos de crecientes en manto y (Rodríguez 1993; Martínez *et al.*, 2004).

Cabe señalar, que si bien la presencia de restos articulados puede ser indicativo de un enterramiento rápido, el registro de elementos esqueléticos articulados no indican necesariamente poco o ningún transporte. Hay ejemplos de esqueletos articulados movilizados por flotación (Casal 2015; Pino *et al.*, 2021).

El grado de desarticulación, transporte, dispersión y abrasión de un esqueleto depende de las características del flujo y la forma de transporte (por ejemplo, fondo carga versus carga de suspensión), así como la forma, densidad, tamaño, peso y grado de articulación. La baja viscosidad y los flujos turbulentos favorecen la abrasión por balanceo y arrastre, impacto roturas y dispersión, mientras que los flujos laminares y densos son menos abrasivos y, en algunos casos, puede movilizar huesos sin contacto hueso a hueso, evitando roturas. Por tanto, los ambientes de desbordamiento con alta carga sedimentaria favorecen la conservación de fósiles. En resumen, los procesos sedimentológicos intervienen activamente en la preservación de los huesos y son una fuente de información clave para entender el origen de las acumulaciones esqueléticas. En condiciones hidrodinámicas de baja viscosidad y alta velocidad, los flujos tienen mayor capacidad para seleccionar los huesos y generar acumulaciones con elementos de similar tamaño, forma o densidad (Figura 5.8).

Aplicaciones de los estudios tafonómicos

En los últimos años se observa un creciente número de análisis tafonómicos en vertebrados, dado que brindan un relevante valor paleobiológico y paleoambiental. El estudio de casos particulares permite reconstruir la historia de un yacimiento de fósiles, algunos de los cuales poseen un gran interés paleobiológico, dado que aportan información sobre etología (por ejemplo, hábitos gregarios, carroñeo, predación) como así también hábitos de nidificación y cuidado de las crías. Por su parte, en el campo geológico, el estudio de los yacimientos de fósiles permite conocer mejor los ambientes sedimentarios y condiciones climáticas del pasado, dado que los restos de organismos completan y enriquecen la información brindada por la sedimentología.

Para ello es necesario tener en cuenta no solo los factores extrínsecos, tales como los procesos sedimentarios, sino también los intrínsecos, vinculados al tamaño, plan esqueletal y modo de vida de cada grupo de vertebrados. Estos factores intrínsecos, poco analizados hasta el momento, son claves para enfocar la tafonomía de cada grupo de vertebrados, en el marco de su paleobiología. Finalmente, la codificación de modos tafonómicos es una reciente propuesta que permite precisar el análisis de muchos yacimientos de fósiles, y analizarlos desde una perspectiva global.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Adrián Giacchino, Fundador y Presidente de la Fundación de Historia Natural Félix de Azara de Buenos Aires, por financiar la edición de este libro.

También agradecemos al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), a la Universidad Nacional de Cuyo (Mendoza), a la Universidad Nacional San Juan Bosco (Chubut) y a otros organismos que subsidiaron y apoyaron el desarrollo de nuestras investigaciones tafonómicas.

GLOSARIO

Biocenosis: asociación de fósiles que reflejan una asociación de vida donde varias especies o especímenes vivieron juntos (en inglés, *life assemblages*).

Meteorización: procesos físicos, químicos o biológicos que fragmentan y destruyen los restos fósiles. Estos procesos pueden producirse antes o después del enterramiento de los restos (en inglés, *weathering*).

Asociación fósil: asociación de fósiles que se han preservado juntos. No implica que hayan vivido juntos, dado que pueden haber sufrido procesos de transporte y acumulación (en inglés, *fossil assemblage*).

Tafocenosis: conjunto de restos organógenos que han sido enterrados juntos (en inglés *taphocoenosis*).

Tanatocenosis: asociación de muerte, es decir donde varios vertebrados murieron juntos **(**en inglés *death assemblages*).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alcalá, L., y Escorza, C. M. (1998). Modelling diagenetic bone fractures. *Bulletin Société Géologique de France, 169*, 101–108.

Backwell, L., Huchet, J. B., Harrison, J. y d'Errico, F. (2021). Invertebrate modification of bone. En J. Pokines, E. L'Abbé y S. Symes (Eds.), *Manual of Forensic Taphonomy* (pp. 631–666). Boca Raton, CRC Press.

Bader, K. S., Hasiotis, S. T., y Martin, L. D. (2009). Application of forensic science techniques to trace fossils on dinosaurs bones from a quarry in the Upper Jurassic Morrison Formation northeastern Wyoming. *Palaios, 24*,140–158.

Behrensmeyer, A. K. (1978). Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology, 4*, 150–162.

Behrensmeyer, A. K. (1988). Vertebrate preservation in fluvial channels. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *63*(1-3), 183–199.

Behrensmeyer, A. K., y Hook, E. W. (1992). Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes in the terrestrial fossil record. En: A. K. Behrenslneyer, J. D. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, H. D. Sues y S. L. Wing (Eds.), *The Evolutionary Paleoecology of Terrestrial Plants and Animals* (pp. 15–136). University of Chicago Press, Chicago.

Bosio, G., Bajo-Campos, I., Collareta, A., Ros-Montoya, S., de la Torre, D., Coletti, G., y Bianucci, G. (2024). Taphonomy of a mysticete whale from the Lower Pliocene of the Coast of Cádiz (Spain). *Journal of Marine Science Engineering, 12(1)*, 17.

Brett, C. E., y Speyer, S. E. (1990). Taphofacies. En D. E. G., Briggs y P. R. Crowther (Eds.), *Palaeobiology: a synthesis* (pp. 258–263). Blackwell, Oxford.

Britt, B., Scheetz, R., y Dangerfield, A. (2008). A suite of dermestid beetle traces on dinosaur bone from the Upper Jurassic Morrison Formation, Wyoming, USA. *Ichnos, 15*, 59–71.

Casal, G. A. (2015). Paleontología, tafonomía y paleoambientes en yacimientos con dinosaurios del Cretácico Superior, Patagonia central, Argentina. (Tesis Doctoral Inédita, pp. 274). Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina.

Casal, G. A., Ibiricu, L. M., Allard, J. O., Martínez, R. D., Luna, M., y González Riga, B. J. (2014). Tafonomía del titanosaurio *Aeolosaurus colhuehuapensis*, Cretácico Superior, Patagonia central, Argentina: un ejemplo de preservación en facies continentales fluviales. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 31*, 163–173.

Casal, G. A., Ibiricu, L. M., Álvarez, B. N., Cardozo, N. V., Caglianone, J., Luna, M., y Foix, N. (2023). Procesos bioestratinómicos actuantes en *Katepensaurus goicoecheai*: Análisis de factores intrínsecos y extrínsecos. Formación Bajo Barreal (Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina, 23*(2), 1–26.

Casal, G. A., Martínez, R. D., Ibiricu, L. M., González Riga, B. J. y Foix, N. (2013). Tafonomía del dinosaurio terópodo *Aniksosaurus darwini*, Formación Bajo Barreal, Cretácico Tardío de Patagonia (Argentina). *Ameghiniana, 50*(6), 571–592.

Casal, G. A., Nillni, A, M., Valle, M. N., González Svoboda, E., Tiedemann, C., Ciapparelli, H., Ibiricu, L. M. y Luiz, M. M. (2019). Fosildiagénesis en restos de dinosaurios preservados en depó-

sitos fluviales de la Formación Lago Colhué Huapi (Cretácico Superior). Cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. *Andean Geology, 46*(3), 670–692.

Casal, G. A., Nillni, A., Valle, M., González Sbovoda, J. E., y Tiedemann, M. C. (2017). Permineralización en restos de dinosaurios preservados en depósitos de desbordamiento de la Formación Bajo Barreal (Cretácico Superior), Patagonia central, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 34*(1), 12–24.

Casal, G. A., y Nillni, A. (2020). Mineralogía y geoquímica de huesos de dinosaurios del Cretácico Superior del Grupo Chubut, Argentina. *Revista de la Sociedad Geológica de España, 33*(1), 11–26.

Cladera, G., Limarino, C., Alonso, M. S., y Rauhut, O. (2004). Controles estratigráficos en la preservación de restos de vertebrados en la Formación Cerro Barcino (Cenomaniano), Provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología, 11*, 1–17.

de la Fuente, M. Maniel, I., Jannello, J. M., Sterli, J., González Riga, B. J., y Novas, F. (2017). A new large panchelid turtle (Pleurodira) from the Loncoche Formation (upper Campanian-lower Maastrichtian) of the Mendoza Province (Argentina): Morphological, osteohistological studies, and a preliminary phylogenetic analysis. *Cretaceous Research, 69*, 147–168.

Efremov, I. A. (1940). Taphonomy: a new branch of paleontology. *Pan American Geologist*, *74*, 81–93.

Elorza, J., Astibia, H., Murelaga, X., y Pereda-Suberbiola, X. (1999). Francolite as a diagenetic mineral in dinosaur and other Upper Cretaceous reptile bones (Lano, Iberian Peninsula): microstructural, petrological and geochemical features. *Cretaceous Research, 20*, 169–187.

Fernández-López, S. (2000). *Temas de tafonomía* (pp. 167), Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.

Fiorillo, A. R. (1988). Taphonomy of Hazard Homestead Quarry (Ogallala Group), Hitchcock County, Nebraska. *Rocky Mountain Geology*, *26*(2), 57–97.

Fiorillo, A. R. (1995). The possible influence of low temperature on bone weathering in Curecanti National recreation area, southwest Colorado. *Current Research in the Pleistocene*, *12*, 69–71.

Fiorillo, A. R., y May, C.L. (1996). Preliminary report on the taphonomy and depositional setting of a new dinosaur locality in the Morrison Formation (Brushy Basin Member) of Curecanti National Recreation Area, Colorado. *Museum of Northern Arizona Bulletin*, *60*, 555–561.

Gasparini, Z., Casadío, S., Fernandez, M. y Salgado, L. (2001). Marine reptiles from the Late Cretaceous of northern Patagonia. *Journal of South American Earth Sciences, 14*, 51–60.

Gasparini, Z., Sterli, J., Parras, A., O´Gorman, J. P., Salgado, L., Varela, J. y Pol, D. (2015). Late Cretaceous reptilian biota of the La Colonia Formation, central Patagonia, Argentina: occurrences, preservation and paleoenvironments. *Cretaceous Research, 54*, 154–168.

González Riga, B. J. (1999). Hallazgo de vertebrados fósiles en la Formación Loncoche, Cretácico Superior de la provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, *36*, 401–410.

González Riga, B. J. (2002). *Estratigrafía y Dinosaurios del Cretácico Tardío en el extremo sur de la provincia de Mendoza, Argentina* (Tesis Doctoral inédita, pp. 280). Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

González Riga, B. J. y Astini, R. (2007). Fossil preservation of large titanosaur sauropods in overbank fluvial facies: a case study in the Cretaceous of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences, 23*(4), 290–303.

González Riga, B. J., Casal, G. A., Fiorillo, A. R., y Ortiz David, L. D. (2022). Taphonomy: Overview and New Perspectives Related to the Paleobiology of Giants. En: A. Otero, J. L. Carballido y D. Pol (Eds.), *South American Sauropodomorph Dinosaurs* (pp. 582). Springer Earth System Sciences. Springer, Cham.

Gutiérrez, M. A., Rafuse, D. J., Alvarez, M. C., Massigoge, A., González, M. E., Scheifler, N. A., y Kaufmann, C. A. (2018). Ten years of actualistic taphonomic research in the Pampas region of Argentina: contributions to regional archaeology. *Quaternary International*, *492*, 40–52.

Ibiricu, L. M., Casal, G. A., Martínez, R. D., Luna, M., González Svoboda, J. E., y Cerda, I. (2017). New materials of lithostrotian titanosaurs (Dinosauria: Sauropoda) from the Upper Cretaceous of central Patagonia. *Cretaceous Research, 73*, 25–39.

Li, Z., y Pasteris, J. D. (2014) Chemistry of bone mineral, based on the hypermineralized rostrum of the beaked whale Mesoplodon densirostris. *American Mineralogist, 99*, 645–653.

Lovelace, D. M. (2006). An Upper Jurassic Morrison Formation fire-induced debris flow: taphonomy and paleoenvironment of a sauropod (Sauropoda: *Supersaurus vivianae*) locality, east-central Wyoming. En: J. R. Foster y S. G. Lucas (Eds.), *Paleontology and geology of the*

upper Jurassic Morrison Formation (vol 36, pp. 47–56). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin.

Lucas, J., y Prévôt, L. E. (1991). Phosphates and fossil preservation. En: P. A. Allison y D. E. G. Briggs (Eds.), *Taphonomy: Releasing the Data of the Fossil Record* (pp. 389– 409). Nueva York, Plenum.

Luque, L., Alcalá, L., Mampel, L., Pesquero, M. D., Royo-Torres, R., Cobos, A., Espílez, E., González, A., Ayala, D., Aberasturi, A., Marzo, P. y Alloza, R. (2009). Mineralogical, elemental and chemical composition of dinosaur bones from Teruel (Spain). *Journal of Taphonomy, 7*, 151–178.

Lyman, R. L. (1994). *Vertebrate taphonomy* (pp. 524), Cambridge University Press Cambridge.

Lyman, R. L., y Fox, G. L. (1989). A critical evaluation of bone weathering as an indication of bone assemblage formation. *Journal of Archaeology Science*, *16*(3), 293–317.

Martinelli, A. G., y Forasiepi, A. G. (2004). Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), provincia de Río Negro, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie, 6*, 257–305.

Martínez, R. D., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M., y Lamanna, M. (2004). An articulated specimen of the basal Titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the Early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology, 24*(1), 107–120.

Merino, L., y Morales, J. (2006). Mineralogía y geoquímica del esqueleto de los mastodontes de los yacimientos Batallones 1, 2 y 5: Implicaciones tafonómicas. *Estudios Geológicos, 62*: 53–64.

Muñoz, A. S., Mondini, M., Durán, V., y Gasco, A. (2008). Los pumas (*Puma concolor*) como agentes tafonómicos. Análisis actualístico de un sitio de matanza en Los Andes de Mendoza, Argentina. *Geobios*, *41*, 123–131.

Parras, A., Casadío, S., y Pires, M. (1998). Secuencias depositacionales del Grupo Malargüe (límite Cretácico–Paleógeno), sur de la Provincia de Mendoza, Argentina. En S. Casadío (Ed.), *Paleógeno de América del sur y de la Península Antártica*. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina*, *5*, 181–192.

Pino, D. A., Coria, R. A., Díaz-Martínez, I. y Tunik, M. A. (2021). An accumulation of dinosaur remains in fluvial deposits of Mulichinco Formation (lower Valanginian, Neuquén Basin), Patagonia, Argentina: Taphonomic and paleoenvironmental inferences. *Journal of South American Earth Sciences*, *105*, 102979.

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

Rodríguez, J. F. R. (1993). La depositación de las areniscas verdes (Formación Bajo Barreal, Cretácico Tardío) y sus implicancias tafonómicas. En *Libro de Actas 1* del *2° Congreso Geológico Argentino y 12° Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (pp. 194, 194-199). Mendoza, Argentina.

Tappen, M. (1994). Bone weathering in the tropical rain forest. *Journal of Archaeology Science*, 21, 667–673.

Todisco, D., y Monchot, H. (2008). Bone weathering in a periglacial environment: the Tayara site (KbFk-7), Qikirtaq Island, Nunavik (Canada). *Arctic*, *61*, 87–101.

Tomassini, R. L., Montalvo, C. I., Manera, T., y Oliva, C. (2010). Estudio tafonómico de los mamíferos pleistocenos del yacimiento de Playa del Barco (Pehuen Co), provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana, 47*(2), 137–152.

EL ESQUELETO DE LOS VERTEBRADOS: ESTRUCTURA Y FUNCIÓN

- Alejandro Otero[1*]
- Paula Bona[1]
- Francisco Barrios[2]
- María E. Pereyra[3]
- Mariano Militello[4]

[1] División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata (Unidad de Investigación Anexo II), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Paseo del Bosque s/n, CP1900, La Plata, Buenos Aires, Argentina.

[2] Museo Provincial de Ciencias Naturales 'Prof. Juan Olsacher'. Ejército Argentino y Etcheluz, Zapala, Q8340, Neuquén, Argentina.

[3] University of Cape Town, Department of Biological Sciences, Private Bag, Rhodes Gift, Rondebosch, 7700, South Africa.

[4] marianomilitello91@gmail.com

*Autor para correspondencia: alexandros.otero@gmail.com

INTRODUCCIÓN

En este capítulo presentamos las nociones básicas sobre el sistema esquelético de los vertebrados, incluyendo las principales características de los grupos más importantes. Asimismo, brindamos la terminología fundamental y necesaria para abordar de manera exitosa los capítulos siguientes.

El esqueleto da forma y sostén al cuerpo de los vertebrados. Interviene en numerosas funciones vitales, como el movimiento en el medio, la alimentación, la protección y sostén de estructuras respiratorias, del encéfalo y de otros órganos internos. Está conformado por diferentes tipos de tejidos conectivos (p.ej., cartílagos, huesos, ver más adelante) que forman un sistema dinámico que participa en numerosas actividades fisiológicas vinculadas, por ejemplo, con la hematopoyesis, el metabolismo de sustancias como el calcio y los fosfatos, y el crecimiento (Liem *et al.*, 2001; Kardong, 2012). Particularmente, las estructuras esqueléticas son las que suelen preservarse en el registro fósil y constituyen una imprescindible fuente de información para interpretar la diversidad y distribución de los organismos en el pasado geológico. La anatomía de formas extintas, a partir del estudio de sus restos óseos, permite clasificar y reconstruir la historia evolutiva de los distintos linajes de vertebrados (p.ej., estudios sistemáticos y macroevolutivos). Asimismo, permite interpretar la historia de vida de grupos extintos (paleobiología) y analizar, entre otras cosas, el funcionamiento de los paleoecosistemas o ecosistemas del pasado. A partir de los correlatos óseos (p.ej., recesos, canales, crestas y cicatrices, etc.), el esqueleto también nos brinda información sobre estructuras blandas vinculadas con éste (p.ej., encéfalo, nervios y órganos de los sentidos, vascularización, neumaticidad, musculatura, glándulas, etc.). De esta manera, algunos de los tejidos y órganos que no suelen preservarse en el registro fósil pueden ser reconstruidos a partir del estudio anatómico del esqueleto, y son la base de importantes disciplinas como la paleoneurología y la anatomía funcional, entre otras (p.ej., Witmer, 1995, 1997).

ESTUDIO DEL TEJIDO ÓSEO

El tejido óseo está vinculado estrechamente con la fisiología de los organismos y se preserva en el registro fósil. Por ello, el estudio del mismo (osteohistología o paleohistología) en formas extintas constituye una poderosa herramienta para conocer la historia de vida de las especies fósiles.

Los elementos constituyentes del esqueleto de los vertebrados pueden ser clasificados según su origen embrionario, tipo de osificación, posición topológica, forma y función. En particular, los huesos, se originan por diferentes procesos de osificación y crecimiento, los cuales dan lugar a huesos condrales, membranosos (dérmicos) o metaplásicos (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Hall, 2005). En relación con su posición en el cuerpo y principales funciones, el esqueleto de los vertebrados puede dividirse en dos partes: axial y apendicular (Figura 6.1).

El esqueleto axial es aquél que se dispone a lo largo del eje del animal y protege al sistema nervioso central (*i.e.*, encéfalo y médula espinal) y los otros órganos internos; está formado por el cráneo, la columna vertebral (y/o notocorda), las costillas y el esternón. El esqueleto apendicular interviene en la postura y el movimiento de los animales en el medio, especialmente en tetrápodos, en donde es el principal responsable del desplazamiento; está formado por los miembros pa-

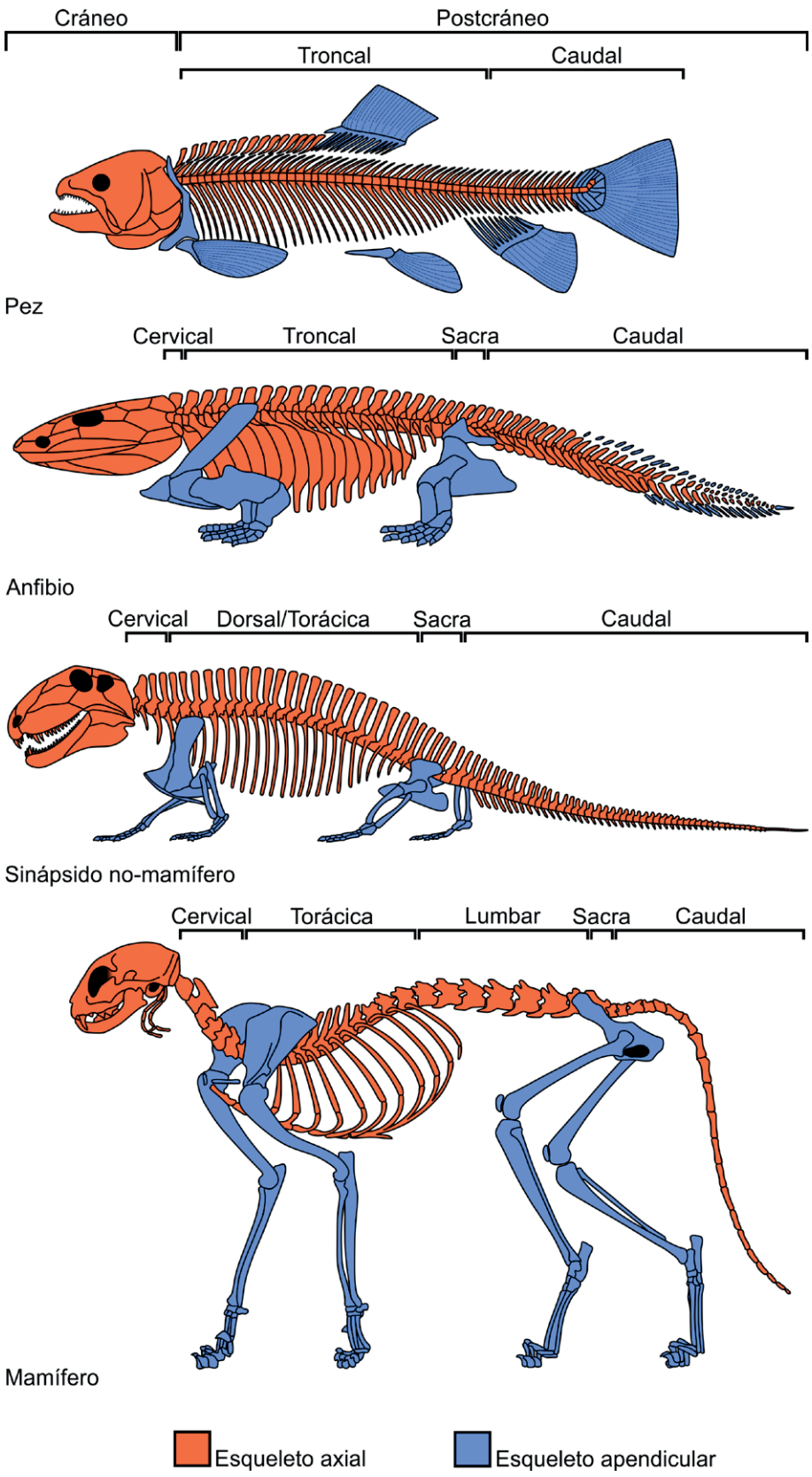


Figura 6.1. Esquemas del esqueleto de los principales grupos de vertebrados en vista lateral izquierda, mostrando las regiones axial (naranja) y apendicular (azul). Figuras modificadas de Mivart (1881), Kemp (2006) y Kardong (2012).

res (anteriores y posteriores) y las cinturas (pectoral y pélvica) que les dan sostén (Romer, 1956; Liem *et al*., 2001; Kardong, 2012; de Buffrénil *et al*., 2021).

En la primera sección de este capítulo abordamos los principales aspectos vinculados con la anatomía esquelética de los vertebrados y las características generales del esqueleto en los principales grupos de gnatostomados. En la segunda sección nos centraremos en algunos aspectos asociados con las reconstrucciones musculares en vertebrados fósiles y las metodologías y aplicaciones utilizadas en anatomía funcional.

SECCIÓN I. ANATOMÍA GENERAL DEL ESQUELETO DE LOS VERTEBRADOS. ESTRUCTURA EN LOS PRINCIPALES LINAJES DE EUGNATOSTOMADOS.

Esqueleto axial

Cráneo. El cráneo es la porción más anterior del esqueleto axial de los vertebrados. Según su función, está formado por dos estructuras principales: el esplacnocráneo y el neurocráneo (ver a continuación). El cráneo puede ser cartilaginoso (condrocráneo), u osificar a partir de moldes de cartílago (huesos condrales que en conjunto forman el autocráneo) o a partir de la dermis (huesos membranosos que en conjunto forman el dermatocráneo) (Francillon-Vieillot *et al*., 1990; Hall, 2005; Tabla 6.1).

El esplacnocráneo de los vertebrados es la estructura que sostiene a las primeras porciones del sistema digestivo y respiratorio. Por su parte, el condrocráneo, protege y contiene al encéfalo y principales órganos de los sentidos. En cuanto a su origen embrionario, el esplacnocráneo se origina exclusivamente de las células de las crestas neurales, mientras que el neurocráneo tiene un doble origen: la porción preótica (aproximadamente) en las crestas neurales y la porción postótica (aproximadamente) en el mesodermo paraxial (De Beer, 1937; Gavrilov, 1959; Liem *et al*., 2001; Kardong, 2012) (Figura 6.2). Tanto el esplacnocráneo como el neurocráneo pueden ser cartilaginosos, ya sea en una primera etapa de su ontogenia o a lo largo de toda la vida del animal, o pueden estar osificados.

El neurocráneo forma gran parte de la caja craneana, que incorpora en su desarrollo a las cápsulas nasales (más anteriores) y a las cápsulas óticas (más posteriores) (Figura 6.3A). Las cápsulas nasales contienen los sacos nasales, los cuales están tapizados en parte por el epitelio quimiorreceptor res-

CRESTAS NEURALES: NOVEDAD EVOLUTIVA

Las crestas neurales son una novedad evolutiva de los vertebrados y junto con el endodermo, mesodermo y ectodermo constituyen una la cuarta hoja embrionaria, (ectomesénquima o ectomesodermo) (Stone y Hall, 2002). Son células que se desprenden de los pliegues neurales del ectodermo del embrión y migran hacia distintas partes del cuerpo para formar numerosas estructuras anatómicas como arcos branquiales y derivados, quijadas, arco hioideo y derivados, dentinas, cromatóforos, parte de las meninges, células de Swan, ganglios y nervios (p.ej., Liem *et al*., 2001).

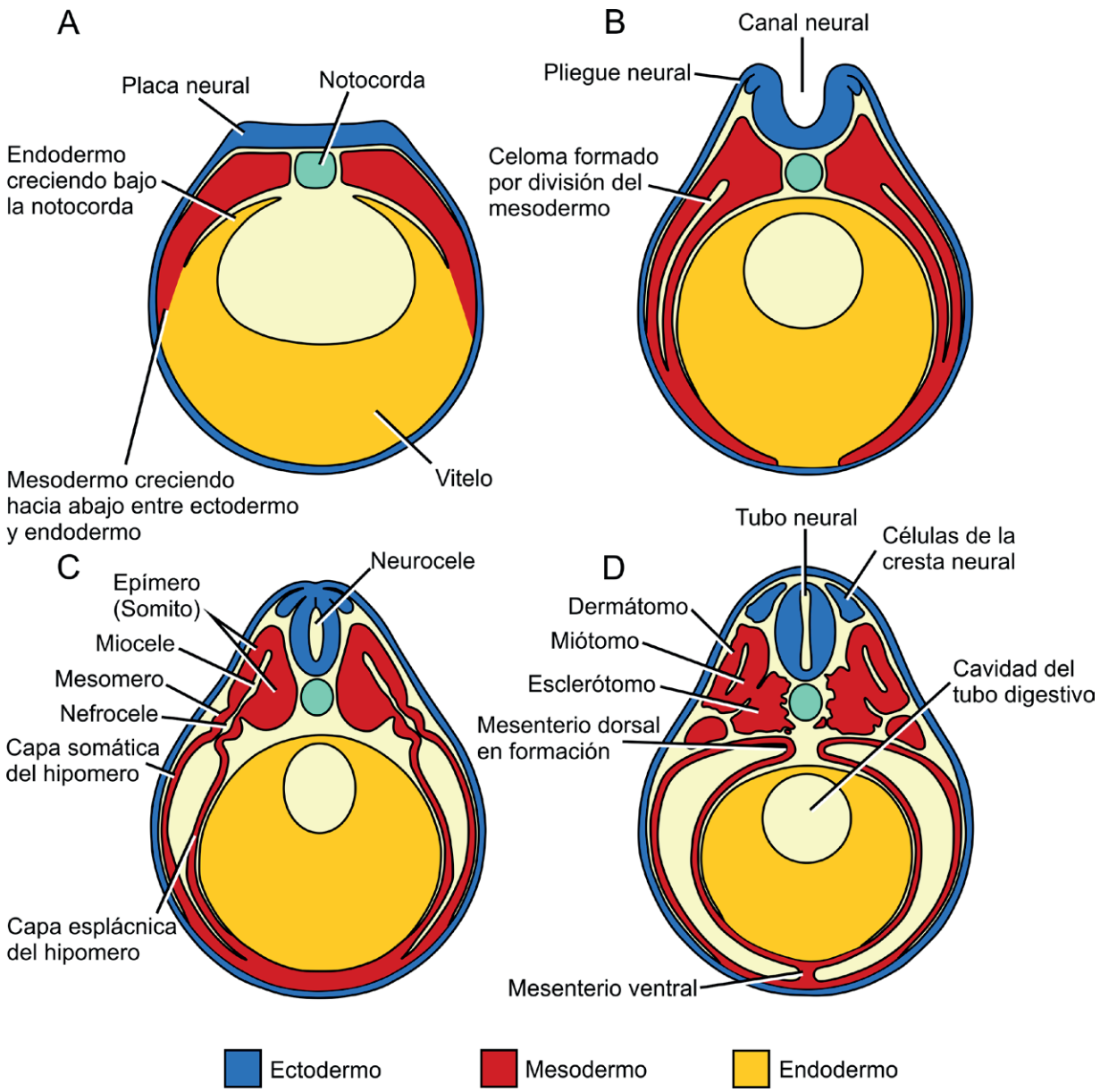


Figura 6.2. Esquemas de cortes transversales de un embrión hipotético de anfibio hechos a nivel de la zona media del cuerpo. **A–D,** progresión en el desarrollo de los principales tejidos embrionarios que se forman durante la neurulación temprana, donde puede observarse: **A,** la diferenciación de la placa neural ectodérmica, **B,** el canal y pliegues neurales, **C,** pasando por la formación del neurocele, y **D,** hasta llegar a la formación del tubo neural y la desagregación de las células de las crestas neurales. Figura modificada de Hildebrand (1974).

ponsable de percibir y decodificar las señales químicas (olores y feromonas). Las cápsulas óticas, por su parte, contienen al laberinto membranoso del oído interno, el cual presenta estructuras especializadas en la percepción y decodificación de señales vinculadas con el equilibrio, movimiento y posición del animal en el espacio (vestíbulo) y el sonido (lagena o cóclea) (Figura 6.4). Las cápsulas ópticas, que contienen las estructuras responsables de la percepción y decodificación de estímulos visuales, no están incorporadas a la caja craneana, sino que se unen a ésta a través de musculatura (p.ej., musculatura extrínseca

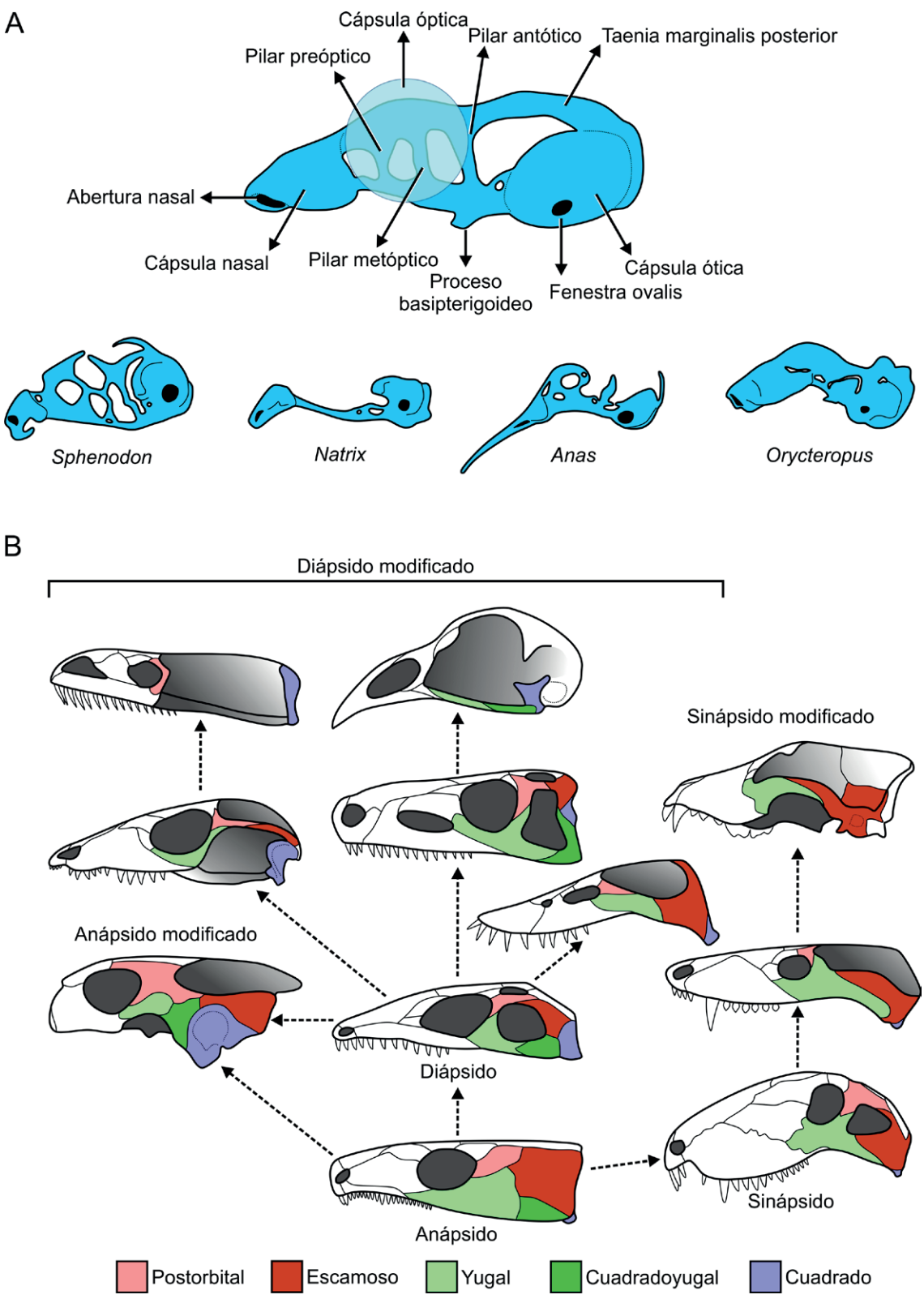


Figura 6.3. A, Esquema de las cápsulas del neurocráneo. **B,** fenestración temporal en los vertebrados.

del ojo responsable de su movimiento en distintas direcciones) y ligamentos. Las cápsulas ópticas se acomodan en las órbitas de la caja craneana, las cuales están delimitadas por cartílagos o huesos del neurocráneo, entre los cuales se encuentra el cartílago orbitario o sus osificaciones derivadas (p.ej., esfenetmoides en parte, orbitoesfenoides y pteroesfenoides; Gavrilov, 1959). Durante la ontogenia embrionaria los cartílagos orbitarios se encuentran unidos a la base del neurocráneo (específicamente a las trabéculas) mediante pilares (p.ej., preóptico, metóptico y antótico), a las cápsulas nasales (p.ej., *taenia marginalis anterior*, y otros cartílagos) y óticas (p.ej., *taenia marginalis posterior*, y otros cartílagos) formando parte de las paredes laterales de la caja craneana embrionaria (p.ej., Carroll, 1988). El pilar preótico, o pila antótica, puede osificar en muchos grupos de vertebrados (p.ej., arcosaurios) y formar las paredes anteriores de la cavidad encefálica (lateroesfenoides). Dependiendo de los grupos, los cartílagos orbitarios, o sus derivados óseos, pueden estar unidos en la línea media formando un tabique interorbitario (cráneo tropibásico), que puede ser total o parcial, dependiendo de su grado de osificación o desarrollo, o bien permanecer separados en la línea media y no formar un tabique (cráneo platibásico). En el neurocráneo de tipo tropibásico, la caja craneana es en general de base lateralmente angosta y relativamente más alta, y el encéfalo se posiciona por detrás de la zona orbitaria. En cambio, el neurocráneo de tipo platibásico es generalmente de proporción más ancha que alta y el encéfalo se ubica en una posición interorbitaria (p.ej., Gavrilov, 1959).

Ya sea de tipo platibásico o tropibásico, el neurocráneo puede formar una caja craneana más o menos compacta (p.ej., condrictios, gimnofionas, urodelos, etc.) o con fenestras o ventanas (p.ej., anuros, muchos grupos de amniotas), y siempre perforada por nervios, vasos sanguíneos y estructuras sensoriales, entre otras. Según la presencia/ausencia y tipos de fenestración temporal (Figura 6.3. B), el cráneo de amniotas puede ser anápsido (sin fenestras), diápsido, ya sea típico (con dos fenestras, una súpera delimitada por los huesos parietal, postorbital y escamoso, y una ínfera delimitada ventralmente por yugal y cuadradoyugal) o modificado (con una o ninguna fenestra por pérdida o reducción de parte de los huesos mencionados), y sinápsido (con una fenestra delimitada principalmente por los huesos postorbital, escamoso y yugal). Asimismo, los elementos del neurocráneo pueden estar unidos firmemente entre sí de manera inmóvil (cráneo acinético o akinético), o presentar zonas de articulación intracraneanas (cinesis o kinesis craneana), vinculadas principalmente con la amortiguación de impactos hacia la cavidad cerebral y con una mayor ventaja para la captura y/o manipulación del alimento

USO DE LOS TÉRMINOS "BASICRÁNEO", "CAJA CRANEANA" Y "NEUROCRÁNEO"

En la literatura científica existen distintos términos para definir el neurocráneo. En paleontología de vertebrados suelen utilizarse como sinónimos: basicráneo, caja craneana y neurocráneo (Paulina-Carabajal, 2015). *La caja craneana*, por ejemplo, es el sector formado por un techo, paredes laterales, una base (*basicráneo*) y una pared posterior (occipital), que rodean a los hemisferios cerebrales y el sector del encéfalo posterior a estos (= excluye a la porción interorbitaria del neurocráneo, que protege al tracto y los bulbos olfatorios encefálicos).

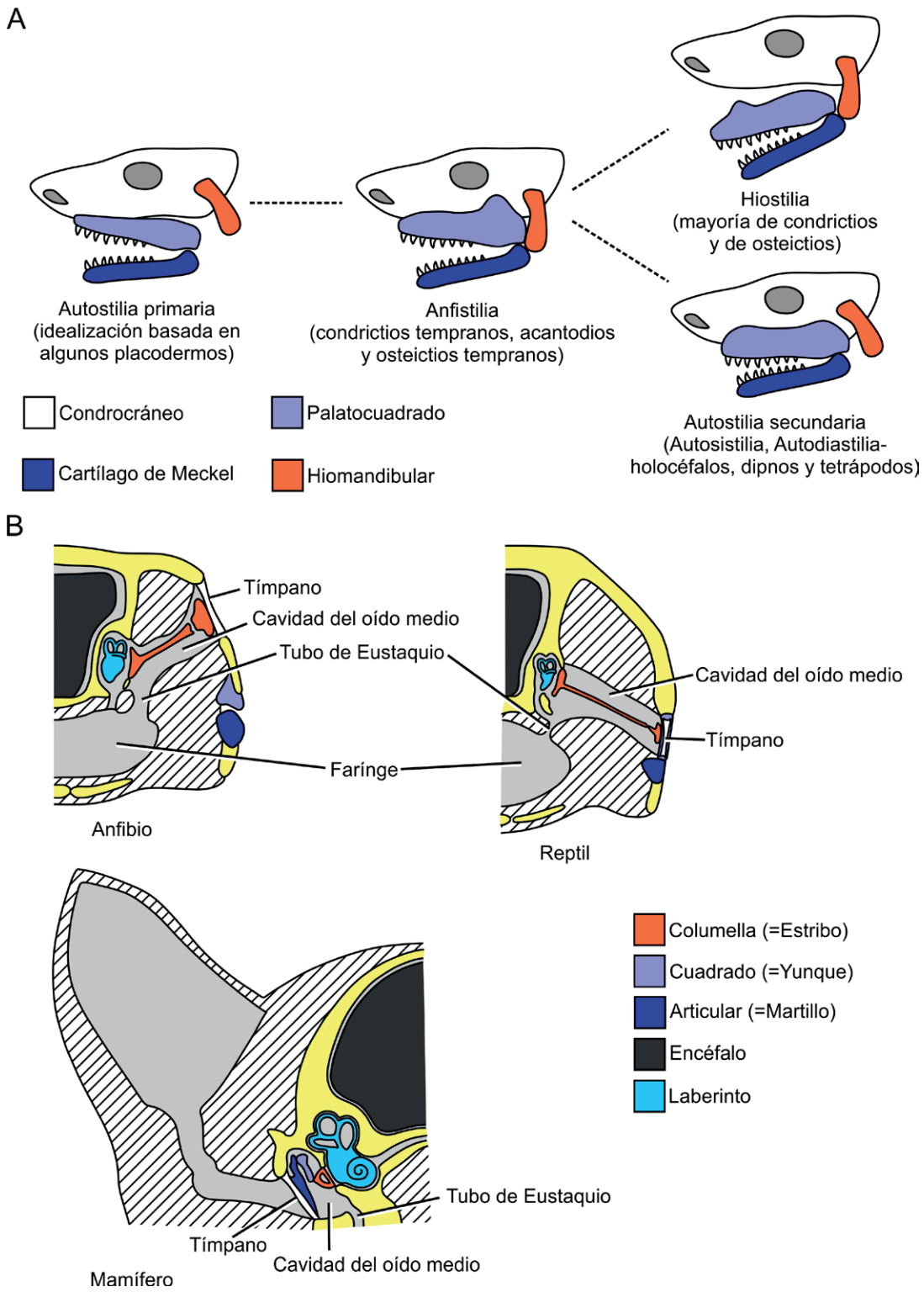


Figura 6.4. A, Esquema con los distintos tipos de suspensión mandibular. **B,** evolución de los elementos mandibulares desde el estado primitivo (anfibio) y sus homólogos en estadios derivados (reptil y mamífero).

(Liem *et al*., 2001). La cinesis craneana puede involucrar elementos del esplacnocráneo, como huesos del paladar u otros de la quijada superior. Como ejemplo de esto puede mencionarse la movilidad del hueso cuadrado (estreptostilia), vinculada por un lado con la movilidad del paladar y también con la transmisión de sonidos (p.ej., ofidios, mamíferos). Por el contrario, en muchos grupos, el hueso cuadrado se encuentra firmemente unido al resto de los elementos de la caja craneana (monimostilia) formando parte de sus paredes laterales (p.ej., cocodrilos, tortugas).

El esplacnocráneo de los vertebrados está formado por una serie de arcos denominados arcos viscerales (Grassé, 1955; Gavrilov, 1959; Liem *et al*., 2001; Kardong, 2012), los cuales en gnatostomados son, de anterior a posterior: el arco mandibular, el arco hioideo y los arcos branquiales. Estos arcos son cartilaginosos en condrictios y otros peces, mientras que en peces óseos pueden osificar en elementos que generalmente llevan el mismo nombre que los cartílagos que les dan origen (Liem *et al*., 2001; Kardong, 2012). En los tetrápodos, el esplacnocráneo se encuentra muy modificado, especialmente el arco hioideo y los arcos branquiales, con relación a las principales modificaciones ocurridas en la transición del paso del medio acuático al terrestre (ver más adelante). En peces eugnatostomados, los arcos branquiales (pares) están formados por una serie de elementos, cartilaginosos u óseos, ubicados en las paredes laterales de la faringe y unidos ventralmente en la línea media por elementos basibranquiales, impares. De estos elementos, los más constantes son el epibranquial (dorsal) y el ceratobranquial (ventral), los cuales sostienen las branquias. El arco hioideo está formado también por una serie de elementos, entre los cuales se destaca el hiomandibular, y están unidos ventralmente en la línea media por un basihial. Muchos peces óseos presentan un elemento asociado al hiomandibular denominado simpléctico.

El arco mandibular (par) es el que forma las quijadas del condrocráneo de los gnatostomados. En los embriones (y en formas post embrionarias de condrictios y otros peces cartilaginosos) cada arco mandibular está formado por dos elementos, el palatocuadrado (dorsal) y el cartílago de Meckel (ventral) (Figura 6.4. A). La relación del palatocuadrado con el neurocráneo (suspensión mandibular) es variable en los distintos grupos de gnatostomados, y puede establecerse sin la intervención del hiomandibular (autostilia) o con intervención de éste (p.ej., hiostilia y anfistilia) (Figura 6.4. A). Más allá de la participación o no del hiomandibular en la suspensión de la quijada superior, el palatocuadrado presenta generalmente una serie de procesos dirigidos dorsalmente y relacionados con el neurocráneo. Estos procesos son variables en los distintos grupos en cuanto a forma y función, y generalmente se denominan según la región del neurocráneo con la que contactan. De esta manera, el proceso etmoidal contacta con el sector posterior de la cápsula nasal, el orbitario y el ascendente contactan con el sector medio y el límite posterior de la región orbitaria, respectivamente, y el ótico con la cápsula ótica. Si bien la presencia de uno u otro varía en los distintos grupos, estos procesos del cartílago palatocuadrado se encuentran bien definidos en estadios embrionarios de todos los eugnatóstomos. Pueden osificar en distintos huesos condrales que generalmente pasan a formar parte de la caja craneana o del paladar (p.ej., autopalatinos en peces, epipterigoides/aliesfenoides en muchos amniotas no mamíferos y mamíferos, respectivamente). En las suspensiones mandibulares de tipo autostílicas, el palatocuadrado se relaciona con el neurocráneo solamente a través de sus procesos, estableciendo uniones ligamento-

sas móviles (autodiastilia, presente por ejemplo en embriones de amniotas) o fusionándose con el neurocráneo (autosistilia, presente por ejemplo en lisanfibios y dipnoos). En algunos grupos, como en condrictios holocéfalos, el palatocuadrado no presenta procesos, sino que se fusiona completamente al neurocráneo; este tipo de autostilia se denomina holostilia (Figura 6.4. A). Cuando participa de la suspensión, el hiomandibular siempre articula proximalmente con la cápsula ótica y distalmente con el sector posterior del palatocuadrado. En la anfistília, el hiomandibular está reducido y el palatocuadrado establece relación principalmente a través del proceso ótico, el cual está muy desarrollado, dándole al palatocuadrado un aspecto de clavija (Figura 6.4. A); son cráneos con neurocráneos de rostro corto, relativamente más alargados en la región ótica (p.ej., tiburones paleozoicos). En la hiostilia y sus variantes (p.ej., euhiostilia, metiostilia), el hiomandibular es un elemento muy desarrollado y es el que establece el principal (o único) contacto entre el palatocuadrado y el neurocráneo. Los procesos del palatocuadrado generalmente están presentes (excepto en peces euhioistilicos, p.ej., batoideos) y articulan con el neurocráneo reforzando la suspensión (p.ej., peces hiostilicos como la mayoría de los elasmobranquios actuales y actinopterigios).

El esplacnocráneo es la parte del cráneo que más se modifica durante el pasaje del medio acuático al terrestre, observable en osteictios tetrapodomorfos. Como parte de estas transformaciones se pueden observar distintas modificaciones: 1) los arcos branquiales se reducen y originan cartílagos que sostienen la laringe y parte de la tráquea; 2) la porción ventral del arco hioideo, junto con algunos cartílagos branquiales forman el aparato hiobranquial (cartilaginoso u óseo), que le da sostén a la lengua muscular de los tetrápodos; 3) la porción dorsal del arco hioideo se modifica y pasa a formar parte de un nuevo sistema de transmisión de sonidos: el oído medio. En relación con esto último, el hiomandibular origina la *columella* (o estribo en mamíferos), la cual transmite las vibraciones desde una membrana timpánica (distal) hacia el oído interno (proximal). Cabe mencionar que, en mamíferos, los huesecillos encargados de transmitir estas vibraciones son tres: el martillo (más distal, originado en parte por una osificación del cartílago de Meckel), el yunque (que articula con el martillo y osifica a partir del palatocuadrado), y el estribo (proximal) (Figura 6.4. B).

TIPOS DE ARTICULACIÓN

Las piezas esqueléticas de los vertebrados se pueden vincular de diferentes maneras, de acuerdo con el tipo de articulación que las relacione. En la *sinostosis*, las piezas se encuentran fusionadas entre sí (p.ej., huesos de la cadera de mamíferos y aves). La *sinartrosis* relaciona a las piezas de manera estática, pero sin fusionar (p.ej., suturas del cráneo). En la *anfiartrosis* existe una movilidad limitada entre las piezas e incluye tejido cartilaginoso entre las piezas (p.ej., articulación intervertebral). Finalmente, la *diartrosis* se caracteriza por ser una relación móvil (p.ej., articulación), cuyas superficies de contacto están recubiertas por cartílago articular. Las piezas se unen mediante ligamentos y toda el área de contacto está contenida en una cápsula lubricada por fluido sinovial, que le da el nombre de cápsula sinovial. Las articulaciones son variadas, pudiendo ser del tipo bisagra, cuya rotación se da en un sólo eje (p.ej., codo, rodilla); universal, que permite la rotación en dos ejes (p.ej., vértebras cervicales de aves); y esfera, cuya rotación se da alrededor de cualquier eje que pase por el centro de esa esfera (p.ej., articulación de la cadera en mamíferos).

Columna vertebral y notocorda. La notocorda es el elemento primario de sostén del cuerpo de los cordados. Por su naturaleza flexible, facilita el desplazamiento de los organismos en el medio acuático mediante ondulaciones laterales del cuerpo. Está presente siempre en estadios embrionarios, aunque en muchos grupos de vertebrados puede persistir en estadios postembrionarios, ya sea de manera continua (como por ejemplo en los agnatos actuales, holocéfalos y muchas formas de gnatostomados acuáticos) o reducida (a nivel de los espacios intervertebrales). Se extiende anteroposteriormente desde la región más posterior del neurocráneo (región ótica o paracordal) hasta la región caudal, ventral al tubo neural embrionario y dorsal al tubo digestivo (Figura 6.2). En estadios postembrionarios de muchos vertebrados, la notocorda es generalmente reemplazada por los cuerpos vertebrales. Dorsal y ventralmente a la notocorda se desarrollan los arcos neural y hemal (estos últimos solo en la región caudal), respectivamente, cuyos precursores embrionarios son los actuales basi/inter dorsales y basi/inter ventrales (Figura 6.5. A). Todos los elementos de la vértebra derivan embrionariamente del esclerótomo del mesodermo paraxial o epímero (Figura 6.2. D). Las vértebras pueden presentar, entonces, un cuerpo vertebral (vértebras holospondilas) o no presentarlo (vértebras aspóndilas o hemispóndilas, según el desarrollo relativo de los arcos neural/ hemal o de los acuales) (p.ej., Gavrilov, 1959; Grassé, 1955; Liem *et al*., 2001; Figura 6.5). El cuerpo vertebral puede estar formado a partir de distintos centros de condrificación /osificación, que según su ubicación se denominan cordacentro (cuando las células precursoras del cuerpo invaden las vainas que rodean la notocorda), arcocentro y autocentro (cuando los centros de formación del cuerpo vertebral se ubican en la base de los arcos o en una posición pericordal alrededor de la notocorda, respectivamente). Algunos gnatosotmados como condrictios elasmobranquios pueden presentar todos los centros formando el cuerpo vertebral, pero en general el cuerpo vertebral suele estar formado por el autocentro (p.ej., tetrápodos). La vértebra autocéntrica de tetrápodos puede estar formada por hasta dos pares (derecho e izquierdo, que luego pueden fusionarse en un elemento impar) de centros pericordales que, nuevamente, de acuerdo con su posición reciben el nombre de pleurocentro o centro vertebral (dorsal y posterior), e hipocentro o intercentro vertebral (ventral y anterior). El autocentro predominante en los cuerpos vertebrales de las vértebras holospondilas de amniotas es el pleurocentro.

Las vértebras forman la columna vertebral de los vertebrados. Ésta tiene como funciones principales intervenir en el desplazamiento (p.ej., marcha de tipo axial en peces, propulsada por la aleta caudal la cual está en parte sostenida por las últimas vértebras caudales), en el sostén dorsoventral del cuerpo (p.ej., tetrápodos) y en la protección de gran parte del sistema nervioso central (médula espinal) y vasos sanguíneos. De acuerdo con su anatomía y función, la columna vertebral se divide en regiones, las cuales en peces son, de anterior a posterior: la región troncal y la caudal (Figura 6.1). Con el paso del medio acuático al terrestre, en los tetrápodos aparece el cuello o región cervical, formado por una (anfibios), o más (amniotas) vértebras cervicales (Figura 6.1). Las dos primeras vértebras cervicales de los amniotas se denominan atlas y axis respectivamente. Además del cuello, en los vertebrados terrestres se diferencia una región sacra, producto de la vinculación de la cin-

tura pélvica con la columna vertebral (Figura 6.1). De número variable, las vértebras sacras reciben, entonces, al ílion (el cual es el elemento más dorsal de la cintura), y son las responsables de transmitir al cuerpo la tracción generada por los miembros posteriores (marcha de tipo apendicular). En algunos grupos, las vértebras sacras pueden estar fusionadas entre sí o formando un sinsacro (que es la fusión de las últimas vértebras troncales y/o primeras caudales con las vértebras sacras). En mamíferos, la presencia de una cavidad torácica y una ventilación costodiafragmática divide a la región troncal de la columna vertebral en dos regiones anatómica y funcionalmente distintas: la torácica y la lumbar (Figura 6.1). Debido a su diferente función, las vértebras de cada región de la columna tienen distintas morfologías, las cuales están dadas por la forma del cuerpo vertebral y por la presencia/forma de procesos y estructuras vinculados con la inserción muscular y con la articulación intervertebral y costal. En cuanto a la forma de sus cuerpos, las vértebras holospóndilas pueden tener distintas configuraciones (Figura 6.5. C). Estas morfologías pueden combinarse a lo largo de la columna de un animal, especialmente en relación con zonas particulares de articulación (*p.ej.*, región cervical de tortugas, primeras caudales o últimas cervicales de mamíferos y cocodrilos), pero es común que cada grupo presente un patrón general de acuerdo con la forma del cuerpo vertebral. En cuanto a las estructuras de articulación intervertebral pueden mencionarse las pre y post zigapófisis, los zigósfenos y zigantros y los hipósfenos e hipantros, entre otras (Figura 6.5. B, D; ver también Apesteguía, 2005 para una mejor comprensión sobre los hipósfenos e hipantros). Entre las estructuras para inserción muscular pueden mencionarse las espinas neurales y hemales, las hipoapófisis de vértebras cervicales y las meta- y las anapófisis de vértebras lumbares de mamíferos (Figura 6.5. B, D). Otras apófisis, llamadas en general apófisis laterales, también sirven para inserción muscular, como las pleuroapófisis (ver más adelante) (Figura 6.5. D). Las apófisis laterales de las vértebras están vinculadas con las costillas, ya sea articuladas o fusionadas a estas. Estas apófisis son, por ejemplo, la diapófisis y parapófisis (o foseta parapofisaria, cuando ésta no se forma), que articulan siempre con costillas bicípitas (ver más adelante) y son características de muchos grupos de tetrápodos, como mamíferos y arcosaurios (Figura 6.5. B). Ambas, diapófisis y parapósisis, pueden estar fusionadas entre sí, formando una sinapófisis (p.ej., escamados), o cada una fusionada a una cabeza de una costilla bicípita reducida (p.ej., pleuroapófisis, presente en vértebras cervicales de mamíferos y muchos arcosaurios; ver más adelante; Figura 6.5. B, D). En mamíferos (p.ej., vértebras lumbares y sacras), las apófisis laterales suelen estar formadas solamente por la diapófisis, y se denominan apófisis transversas (Gavrilov, 1959).

Costillas y esternón. El resto del esqueleto axial postcraneano está formado por las costillas y el esternón. De origen embrionario principalmente esclerotómico (Liem *et al*., 2001; Kardong, 2012), las costillas pueden ser clasificadas según su posición y modo de osificación en costillas dorsales o ventrales. Las costillas dorsales (comúnmente llamadas espinas) están presentes en peces osteíctios, y se encuentran entre la musculatura epiaxial, sirviendo de anclaje. Las costillas ventrales se desarrollan a nivel de las paredes laterales de la cavidad general del cuerpo, entre la musculatura hipoaxial y están presentes en

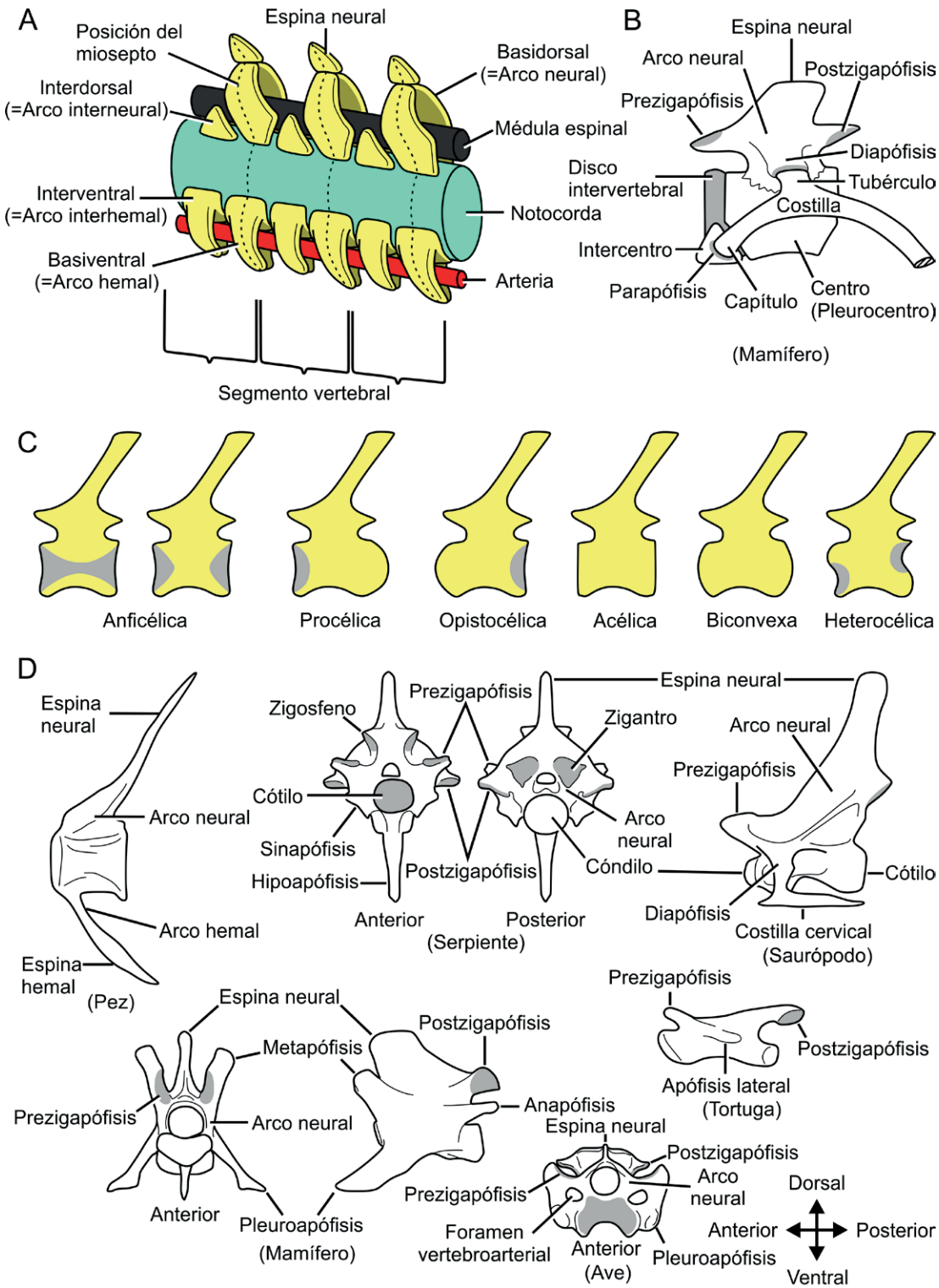


Figura 6.5. Esquemas de distintos elementos del esqueleto axial postcraneano de vertebrados. **A,** Elementos de la columna vertebral de un vertebrado hipotético primitivo aspóndilo. **B,** principales estructuras de una vértebra y costilla torácica de un tetrápodo generalizado con costillas biscípitas. **C,** Tipos de vértebras según sus caras articulares. **D,** Tipos de vértebras mostrando las estructuras principales presentes en distintos grupos de vertebrados. Figuras modificadas de Liem *et al*. (2001), Herrel *et al*. (2007), Schwarz *et al*. (2007), De Ilullis (2011), Kardong (2012), Tambussi *et al.* (2012), y https://commons.wikimedia.org.

la mayoría de los vertebrados, protegiendo las vísceras y, en la mayoría de los amniotas, interviniendo en los movimientos ventilatorios. En tetrápodos, las costillas ventrales presentan un segmento proximal, o costovertebral, que articula con la vértebra, un segmento distal, o costoesternal, que articula con el esternón (ausentes en costillas 'flotantes') y un segmento intermedio, de presencia más variable. El segmento costovertebral puede articular con las vértebras mediante una o dos cabezas. Las costillas bicípitas son las que presentan dos cabezas. El tubérculo, de posición dorsal, articula con la diapófisis, y el capítulo, de posición ventral, articula con la parapófisis o con la foseta parapofisaria (Figura 6.5. B). Tubérculo y capítulo pueden estar fusionados entre sí (costillas sincípitas), o bien el capítulo puede estar ausente (costillas monoscípitas) (Gavrilov, 1959). En la región ventral del cuerpo de los amniotas, y generalmente asociadas a la musculatura abdominal, pueden desarrollarse costillas, de osificación intramembramosa, denominadas gastralias, las cuales pueden estar desarrolladas formando las placas óseas del plastrón o peto de las tortugas (Lyson *et al*., 2013).

El esternón es una estructura media y ventral característica del esqueleto de los tetrápodos (ausente en tortugas). Ya sea cartilaginoso u óseo, el esternón puede ser de origen impar (p.ej. en la mayoría de lisanfibios) o par (amniotas), y de naturaleza segmentaria al menos en estadios embrionarios. Generalmente está íntimamente vinculado con la cintura escapular, sirviendo de anclaje para la musculatura que mantiene la postura e interviene en la aducción de los miembros anteriores. Los movimientos del esternón también participan en la ventilación de los pulmones en algunos grupos de amniotas, como por ejemplo en las aves.

Esqueleto apendicular

Cinturas. En gnatostomados, las cinturas corresponden a la porción del endoesqueleto que articula con los miembros pares. Se originan embrionariamente de la capa somática del mesodermo lateral (Figura 6.2. C), junto con el endoesqueleto que sostiene y mueve los miembros. Se dividen en la cintura pectoral o escapular de posición anterior y en la cintura pélvica de posición posterior (Figura 6.1). En relación con su función y modo de osificación, la cintura escapular de los osteictios se divide en una cintura primaria, cartilaginosa o de osificación condral, y una cintura secundaria, de osificación intramembranosa (Figura 6.6. A). La cintura primaria es la que articula con los miembros a nivel de una zona que en los tetrápodos es cóncava y se denomina cavidad glenoidea (Figura 6.6. B-J). La escápula se ubica en posición dorsal a la cavidad glenoidea, la cual está siempre presente y puede articular dorsalmente con un cartílago supraescapular. En algunos grupos de amniotas (p.ej., arcosaurios, tortugas, mamíferos) la escápula puede presentar un acromion, que es una proyección que contacta con las clavículas (ver más adelante, Figura 6.6. E, I, J). En mamíferos terios, la cintura primaria está exclusivamente formada por la escápula, la cual presenta una apófisis coracoidea, formada por uno o dos centros de osificación (ver más adelante; Figura 6.6. J). El sector ventral de la cintura primaria está formado por uno o varios elementos coracoideos: el epicoracoides (medio ventral), precoracoides (anterior) y metacoracoides o coracoides propiamente dicho (posterior). Cuando están presentes, los epicoracoides de cada hemi-cintura se contactan en la línea media, pudiendo fusionarse entre sí (p.ej., en la cintura firmisternia de algunos

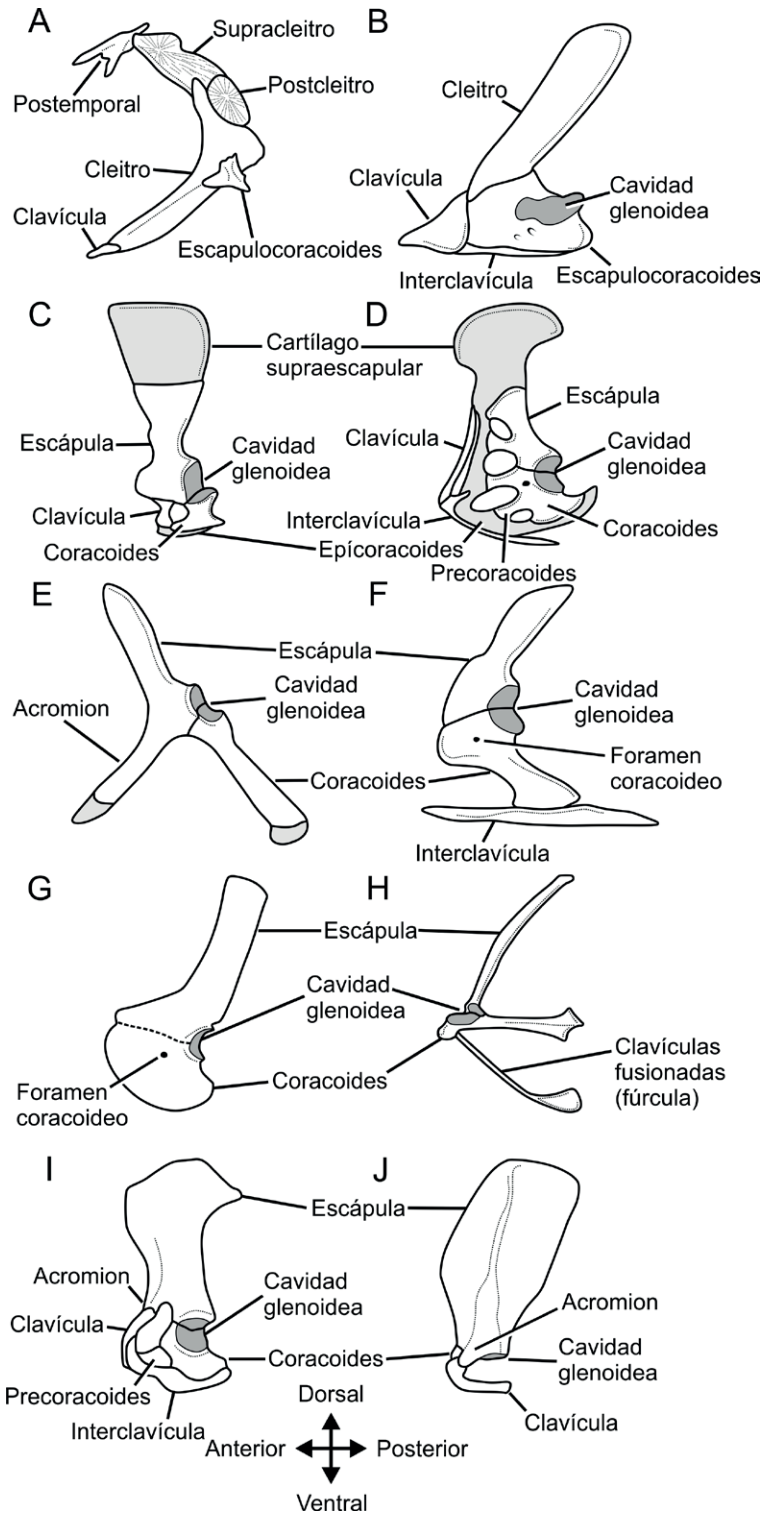


Figura 6.6. Esquemas mostrando la configuración general de las cinturas pectorales de los principales grupos de vertebrados. **A,** teleósteo. **B,** *Ichthyostega*. **C,** anuro. **D,** lacertilio. **E,** tortuga. **F,** cocodrilo. **G,** dinosaurio terópodo no aviano. **H,** ave. **I,** monotrema. **J,** mamífero therio. Figuras modificadas de Coues (1894), Reynolds (1897), Borsuk-Bianynicka y Evans (2002), Burch y Carrano (2012), Liem *et al.* (2001), Kardong (2012) y https://biocyclopedia.com/index/anatomy_of_vertebrate_animals

anuros) o solaparse en la línea media (p.ej., en la cintura arcifera de urodelos y algunos anuros y en lacertilios) (Figura 6.6. C, D). El metacoracoides suele ser el elemento más desarrollado y conspicuo en amniotas (p.ej., Vickaryous y Hall, 2006), excepto en mamíferos terios en donde se reduce para formar parte o toda la apófisis coracoidea de la escápula (p.ej., metaterios y euterios, respectivamente). El precoracoides o procoracoides suele ser un elemento menos constante en la cintura primaria de los tetrápodos y se identifica principalmente en amniotas (Romer, 1956; Carroll, 1988; Kardong, 2012; Benton, 2015, Vickaryous y Hall, 2006). A excepción de algunos grupos, como en monotremas (Figura 6.6. I), cuando el precoracoides está presente se individualiza sólo en estadios ontogenéticos tempranos, para luego reducirse e incorporarse a distintas partes de la cintura, como las clavículas (p.ej., mamíferos euterios, anuros) o las escápulas (p.ej., tortugas, mamíferos metaterios, aves modernas) (Vickaryous y Hall, 2006; Kardong, 2012).

La cintura secundaria, ausente en condrictios y muchos tetrápodos, también se divide en un sector dorsal y uno ventral (Figura 6.6. A). En peces osteictios el sector dorsal de cada hemi-cintura secundaria está formado por el postemporal (que articula con el cráneo), el cleitro y una serie de elementos supra y postcleitrales (Figura 6.6. A). Durante el pasaje del medio acuático al terrestre, relacionado con la aparición de una región cervical por la desvinculación de la cintura con el cráneo, el sector dorsal de la cintura secundaria se reduce y desaparece. Sin embargo, el cleitro puede persistir (p.ej., placa nucal de tortugas, Lyson *et al*., 2013) o reducirse y generalmente incorporarse a otras estructuras como la supraescápula (p.ej., anuros). En osteictios, el sector ventral de la cintura secundaria está formado por las clavículas (pares) y la interclavícula (ventral, media e impar), presente sólo en sarcopterigios (Figura 6.6). En tetrápodos que presentan una postura esparrancada (miembro de tipo horizontal o transversal, ver más adelante), esta parte de la cintura secundaria está muy desarrollada ya que sirve de anclaje a la musculatura principalmente encargada de despegar el cuerpo del sustrato (Figura 6.6. A).

La cintura pélvica está formada por tres elementos: el ílion (dorsal), el pubis (ventral y generalmente anterior) y el isquion (ventral y posterior) (Figura 6.8). En general, estos elementos son cartilaginosos o de osificación condral. En algunos grupos de peces, como en actinopterigios, estos elementos condrales pueden estar muy reducidos y ser reemplazados por hemiplacas isquiopúbicas de osificación intramembranosa. La cintura pélvica articula con el fémur, del miembro posterior, a nivel del acetábulo, el cual puede estar perforado en muchos grupos como en arcosaurios y en mamíferos (aunque en este último caso osifica a este nivel un hueso acetabular). Morfofuncionalmente, los elementos de la cintura pélvica pueden tener distinto desarrollo y orientación (Romer, 1956; Grassé, 1955; Liem *et al*., 2001; Kardong, 2012). El ílion puede ser preacetabular (p.ej., mamíferos, anuros), postacetabular (p.ej., cocodrilos), columnar (p.ej., tortugas), pre- y postacetabular (dinosaurios) y fusionado a un sinsacro (p.ej., aves modernas). El pubis puede estar dirigido hacia atrás y ubicarse ventralmente al isquion, como por ejemplo en dinosaurios ornitisquios y en aves (Figura 6.8. G, I). Ambas hemi-cinturas pueden vincularse ventromedialmente formando sínfisis púbicas y/o isquiádicas.

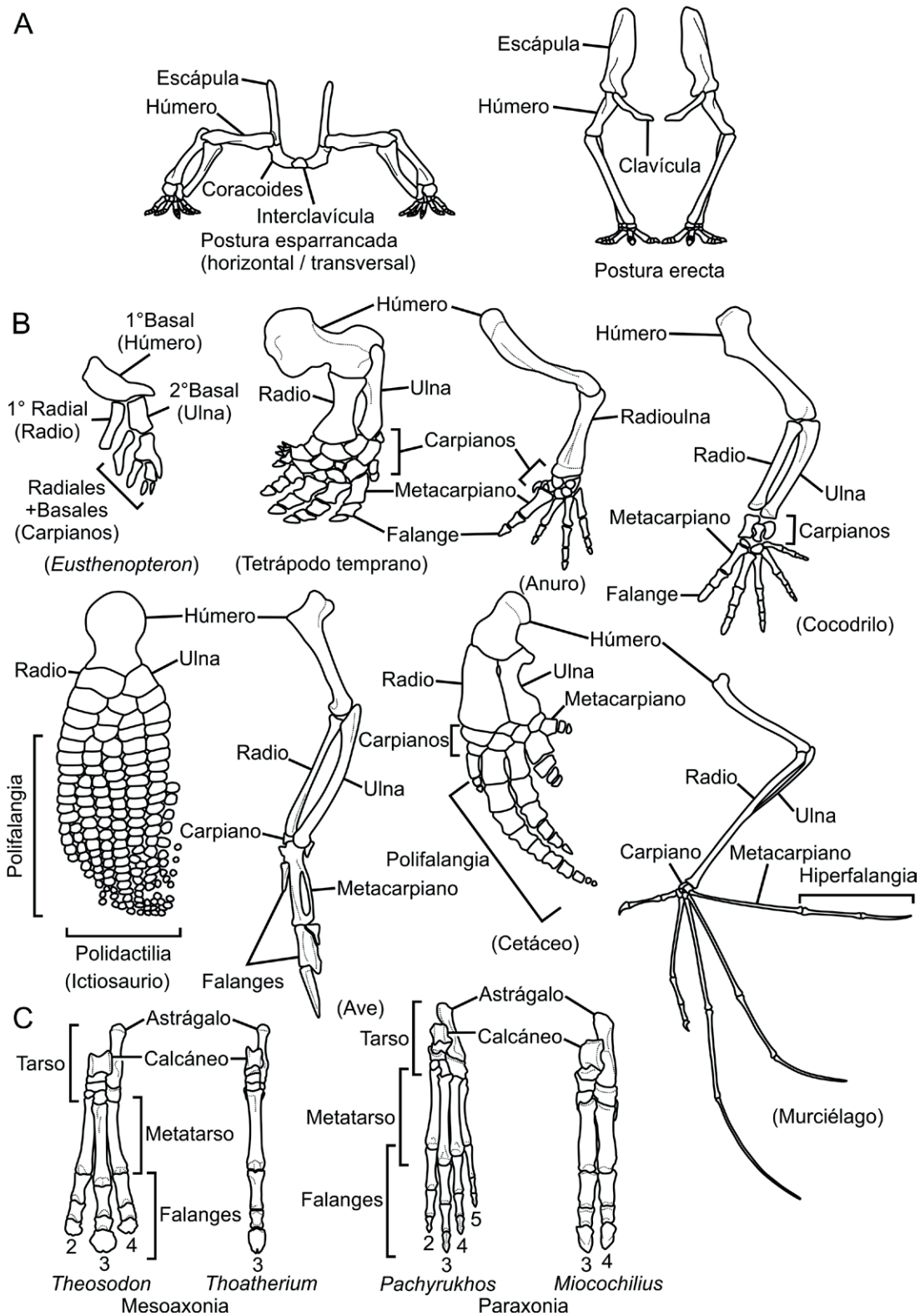


Figura 6.7. Miembro quiridio y sus características. **A,** Tipos de postura en tetrápodos en vista anterior. **B,** miembro anterior en los principales grupos de sarcopterigios mostrando distintas configuraciones. **C,** tipos generales de configuración del autopodio en miembros ungulados mostrando la reducción de dígitos en cada caso. Figuras modificadas de Reynolds (1897), Lee (2001), Liem *et al.* (2001), Hieronymus (2016), Croft y Lorente (2021) y Encyclopaedia Britannica.

Miembros. En peces, el desplazamiento en el cuerpo de agua se genera principalmente por movimiento de la musculatura axial (marcha de tipo axial, mencionada anteriormente), la cual se ancla en el esqueleto axial. Las aletas impares (aletas dorsales, anal y caudal), articuladas y sostenidas por la columna vertebral, intervienen en estos movimientos (Figura 6.1). Sin embargo, los cambios de dirección y la estabilidad del animal en el medio están generalmente mediados por las aletas pares o pterigios, que articulan con las cinturas pectoral y pélvica. En general, todas las aletas están sostenidas internamente por elementos de distinta naturaleza y origen embrionario: los pterigióforos, más proximales o internos, y los rayos dérmicos, más distales o externos6. Los pterigióforos pueden disponerse en series compuestas por elementos que articulan con el esqueleto axial o apendicular (basales), y elementos más distales (radiales). Los rayos dérmicos pueden ser de distinto tipo y naturaleza (p.ej., ceratotricos, actinotricos, lepidotricos, camptotricos). En las aletas impares, cuando están presentes los pterigióforos, son elementos cartilaginosos u óseos (Figura 6.1), derivados del esclerotomo embrionario (Figura 6.2. D). En aletas dorsales y anales pueden presentarse en una (basales) o varias (basales y radiales) series que articulan distalmente con los rayos dérmicos (Figura 6.1). Si bien pueden existir pterigioforos en la aleta caudal, el sostén principal de esta aleta está dado por las últimas vértebras caudales (o elementos derivados de éstas) y por rayos dérmicos. La disposición y desarrollo relativo de los elementos de sostén de la aleta respecto del eje central (constituido embrionariamente por la notocorda) determina los tipos de aletas caudales presentes en los distintos grupos de peces. Como ejemplo se pueden mencionar la aletas heterocerca y heterocerca abreviada, homocercas epicerca e hipocerca, y dificerca, entre otras (Figura 6.9. A).

Las aletas pares también están sostenidas internamente por pterigióforos, basales y radiales, y por rayos dérmicos más distales (Figura 6.9. B). Algunas aletas pares no presentan rayos dérmicos y están sostenidas exclusivamente por pterigióforos, como las aletas plesódicas de batoideos y ciertos tiburones paleozoicos, o las aletas filiformes de algunos dipnoos (p.ej., *Lepidosiren*). A diferencia de las aletas impares, los pterigióforos de las aletas pares tienen su origen embrionario en la placa somática del mesodermo lateral (Figura 6.2. C). De acuerdo con el número de elementos basales que articulan con la cintura y a su simetría, estas aletas se clasifican en: 1) euribasales, mesobasales y estenobasales (con más de tres, tres o dos, y solo un elemento contactando con la cintura, respectivamente); 2) mesorráquicas (=arquipterigia) o pleurorráquicas (=metapterigia) con los elementos de sostén dispuestos en torno a un eje central o en forma de abanico, respectivamente (Figura 6.9. B) (Gavrilov, 1959; Liem *et al*., 2001; Kardong, 2012). Un ejemplo de aleta estenobasal mesorráquica es la aleta arquipterigia, en la cual los pterigióforos basales se disponen formando un eje central y sólo el más proximal contacta con la cintura; los radiales se disponen en series a cada lado de la aleta (biserial) o de un solo lado (uniserial). Las aletas arquipterigias uniseriales pueden ser preaxiales o postaxiales, esto es, con los radiales dispuestos anteriormente o posteriormente al eje, respectivamente. Los peces sarcopterigios coanados antecesores de los tetrápodos presentan aletas arquipterigias uniseriales preaxiales y dicotómicas, ya que se interpreta que los radiales se habrían formado por división anterior y dicotómica de los basales (Figuras 6.6. B y 6.9. C).

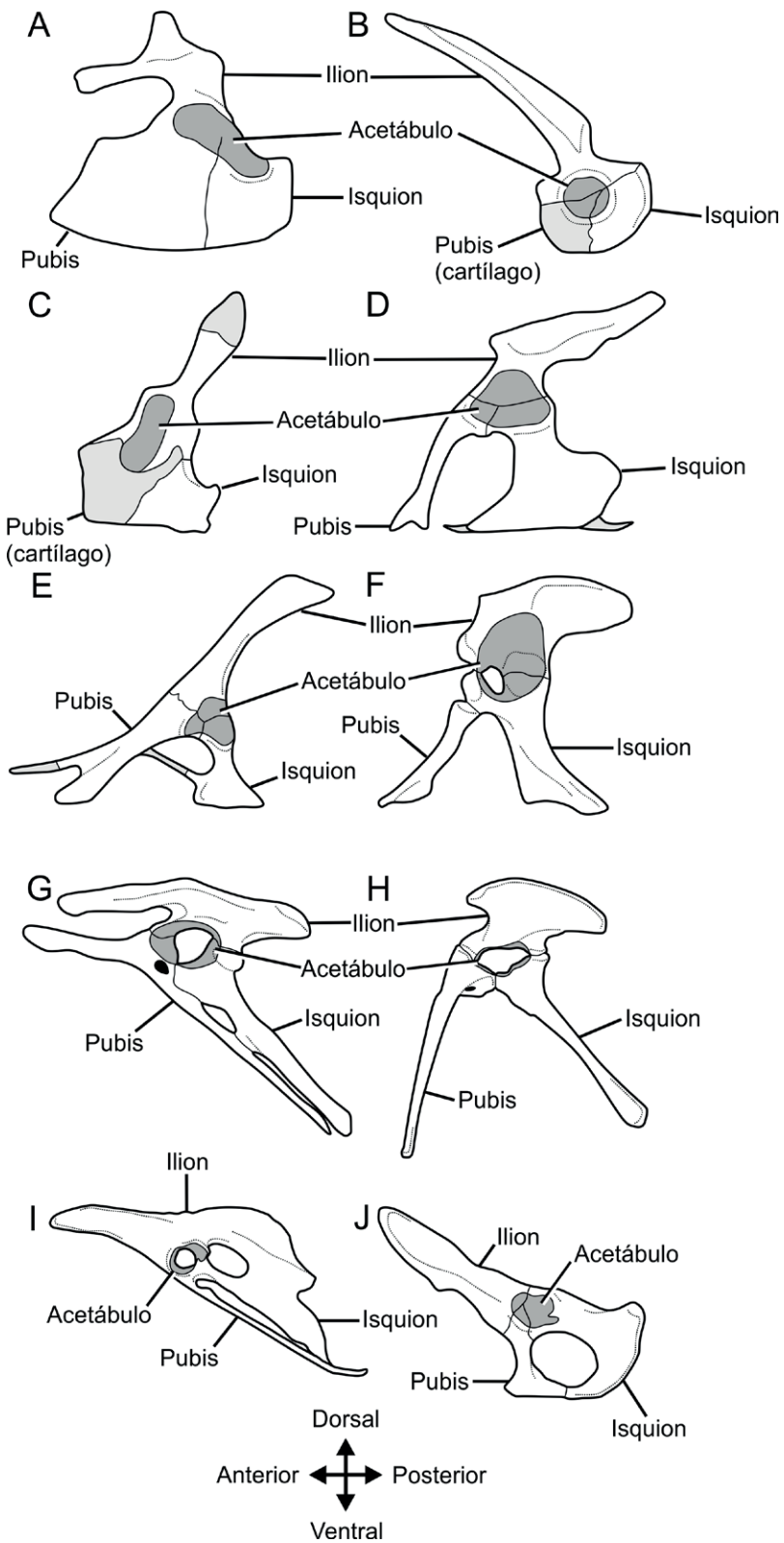


Figura 6.8. Esquemas mostrando la configuración general de la cintura pélvica en los principales grupos de vertebrados. **A,** *Ichthyostega*. **B,** anuro. **C,** salamandra. **D,** lacertilio. **E,** tortuga. **F,** cocodrilo. **G,** dinosaurio ornitisquio. **H,** dinosaurio saurisquio. **I,** ave. **J,** mamífero. Figuras modificadas de Romer (1956), De Ilulis (2011), Kardong (2012) y Sereno *et al.* (2013).

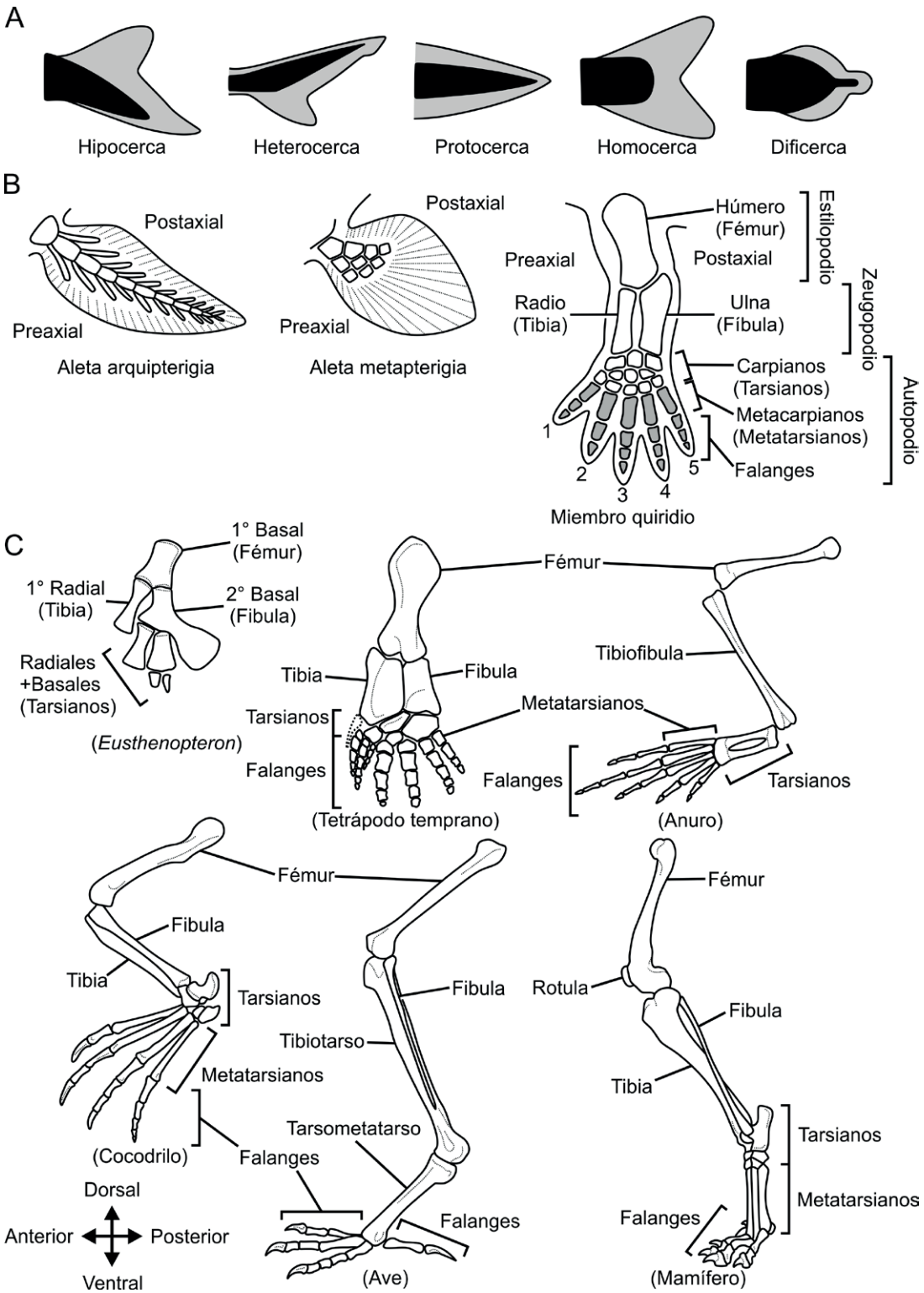


Figura 6.9. Aletas caudales y miembros pares en vertebrados. **A,** tipos de aleta caudal en peces. **B,** configuración general de aletas pares y miembro quiridio. **C,** miembro posterior en los principales grupos de sarcopterigios mostrando distintas configuraciones. Figuras modificadas de Reynolds (1897), Hildebrand (1974), Meteyer *et al.* (2000), Liem *et al*. (2001), Boisvert (2005), Kardong (2012).

En los tetrápodos la marcha es de tipo apendicular. Los miembros pares o quiridios son, entonces, los responsables de la locomoción y la postura de los animales en el medio terrestre (Figuras 6.7 y 6.9). En cuanto a su estructura y función, el quiridio se divide en distintos segmentos, los cuales son (de proximal a distal): el estilopodio (húmero en el miembro anterior o fémur en el posterior), zeugopodio (radio y ulna en el miembro anterior, tibia y fíbula en el posterior), y el autopodio (Figura 6.9. B). El autopodio se divide también en una porción más proximal o basipodio (formada por elementos carpianos y tarsianos en el miembro anterior y posterior, respectivamente), y una más distal, formada por los dígitos. Estos últimos están formados por el metapodio (metacarpianos y metatarsianos en el miembro anterior y posterior, respectivamente) y por el acropodio con las falanges (Figura 6.9. B). Con relación a su embriogénesis y homología, el miembro quiridio se divide en un arquepodio y un neopodio (Westoll, 1943). El arquepodio es la porción más proximal (estilo-, zeugo- y basipodio), que se divide dicotómicamente y de forma preaxial durante su embriogénesis (Westoll, 1943). Éste es homologable, en parte, a distintos elementos basales y radiales proximales de una aleta arquipterigia dicotómica de un pez coanado (p.ej., *Eusthenopteron*, *Tiktaalik*, Schoch, 2014). El neopodio está representado por los dígitos o radios digitales y es una novedad evolutiva de los tetrápodos. Se interpreta como una porción de neoformación que se forma durante la embriogénesis por un cambio de polaridad del eje del miembro, el cual origina los dígitos en posición postaxial (Figura 6.9. B).

Si bien los tetrapodomorfos tempranos presentan un gran número de dígitos (polidactilia Figuras 6.7. B y 6.9. C), durante la evolución del grupo este número se estabiliza en cinco (pentadactilia, Figuras 6.7. B y 6.9. C). Las principales modificaciones del quiridio en los distintos linajes de tetrápodos ocurren a nivel del autopodio y, en general, se relacionan con el cambio en número y forma de los elementos del carpo/tarso y de los dígitos (Figuras 6.7. B y 6.9. C). Como ejemplo de esto puede mencionarse la formación del astrágalo en amniotas (Benton, 2015), los complejos tarsometatarsianos y carpometacarpianos de las aves (p.ej., Botelho *et al*., 2014; Ossa-Fuentes *et al*., 2020), la reducción de dígitos en mamíferos corredores (p.ej., en miembros paraxónicos, con el eje pasando entre los dígitos tres y cuatro, y mesoaxónicos, con el eje pasando por el dígito tres), la polidactilia, hiperfalangia e hipertrofia de falanges presentes en aletas y alas de distintos grupos de amniotas, entre otros (Figuras 6.7. B y 6.9. C). De acuerdo con su postura, los tetrápodos pueden presentar un miembro transversal u horizontal, esto es, con el estilopodio horizontal al suelo y el autopodio hacia adelante, y un miembro parasagital, con el estilopodio y zeugopodio perpendicular al suelo (paralelos al eje sagital) (Figura 6.7. A). La articulación de la porción más distal del miembro es intracarpiana e intratarsiana, excepto en mamíferos, en donde se establece una articulación zeugo-autopódica. En general, la articulación intratarsiana es mesotarsal, esto es, perpendicular al eje del miembro, pero en pseudosuquios, esta articulación es crurotarsal, ocurriendo entre el astrágalo y el calcáneo o fibular (Benton, 2015).

Estructura general del esqueleto en los principales linajes de eugnatostomados

Si bien los vertebrados incluyen importantes clados como los agnatos (p.ej., Ostracodermata, Cyclostomi) y los prognatostomados

(Placodermi), en esta sección se presentan las características generales del esqueleto en los principales grupos de eugnatostomados que serán abordados en este libro. Dado que sus principales linajes y representantes fósiles serán profundizados en los siguientes capítulos, aquí daremos una caracterización general del cráneo y el postcráneo de dichos linajes, basada en los principales nodos y en los taxones actuales que forman parte del *crown group* de cada uno de ellos (Tablas 6.1, 6.2 y 6.3).

Chondrichthyes. Los condrictios son un grupo de peces eugnatóstomos que presentan un esqueleto completamente cartilaginoso con calcificaciones prismáticas pericondrales, muy rara vez osificado y, de encontrar esta condición, siempre es acelular y pericondral (Lund y Grogan, 1997) y escamas de tipo placoide. Otras características que poseen son la ausencia de suturas craneanas en formas actuales, dientes generalmente no fusionados a las quijadas y de reemplazo en serie y cartílagos labiales más desarrollados en Chimaeriformes (Lund y Grogan, 1997). Los condrictios se registran desde el Silúrico hasta la actualidad y comprenden a los Holocephali y a los Elasmobranchii (Figura 6.10. A).

Si bien los holocéfalos están representados en la actualidad sólo por los Chimaeriformes, con alrededor de 47 especies, este grupo fue más diverso durante el Paleozoico Superior y el Mesozoico. Aunque algunos autores cuestionan su monofilia, todos los holocéfalos comparten ciertas características en su esqueleto (Tablas 6.1 y 6.2) y presentan placas dentales fusionadas con las quijadas y vinculadas con su dieta de tipo omnívora. A diferencia de los holocéfalos, los elasmobranquios presentan hendiduras branquiales a nivel de la faringe, abriendo independiente al exterior. Elasmobranchii comprende a los Selachii y Batoidea (Amaral *et al.*, 2017), los cuales se registran por primera vez en el Triásico Inferior y representan uno de los linajes de condrictios más exitoso y diverso. Este grupo alcanzó su mayor diversificación en el Jurásico–Cretácico (Underwood, 2006) y está representado actualmente por los tiburones y las rayas, cuyas principales características esqueléticas están resumidas en la Tablas 6.1 y 6.2.

Osteichthyes. Junto con los Acanthodii, los osteictios pertenecen al clado Teleostomi (Figura 6.10. A). Los Acanthodii o tiburones espinosos son un grupo completamente extinto que vivió durante el Paleozoico. Si bien gran parte de su registro fósil corresponde a las espinas que estos peces presentan en la parte ventral y dorsal del tronco (impares) y en la región pectoral y pélvica (pares), se conoce gran parte de su anatomía craneana. La misma puede ejemplificarse con el género *Acanthodes*: pobre osificación del condrocráneo, presencia de un opérculo por abertura branquial y una suspensión mandibular de tipo autostílica autodiastílica (aunque algunos autores proponen una anfistilia para algunas formas; p.ej., Liem *et al*., 2001)

Los osteictios comprenden a dos grandes linajes de peces, Actinopterygii y Sarcopterygii (los cuales a su vez incluyen a los Tetrapodomorpha; Figura 6.10. A). Los actinopterigios se registran desde el Ordovícico–Silúrico hasta la actualidad e incluyen a los teleósteos, que son el grupo de peces actualmente más diverso. Los actinopterigios presentan escamas de tipo ganoideas (típicas o modificadas por reducción de capas), y comparten una serie de características en su esqueleto, como aletas euri- o mesobasales pleurorraquicas, y otras que están resumidas en la Tabla 6.3. Los sarcopterigios incluyen a los Actinistia y a los Rhipidistia, los cuales a su vez comprenden a Dipnomorpha y Tetrapodomorpha (Figura 6.10. A). Los peces sarcopterigios se registran por primera vez en el Devónico, presentan

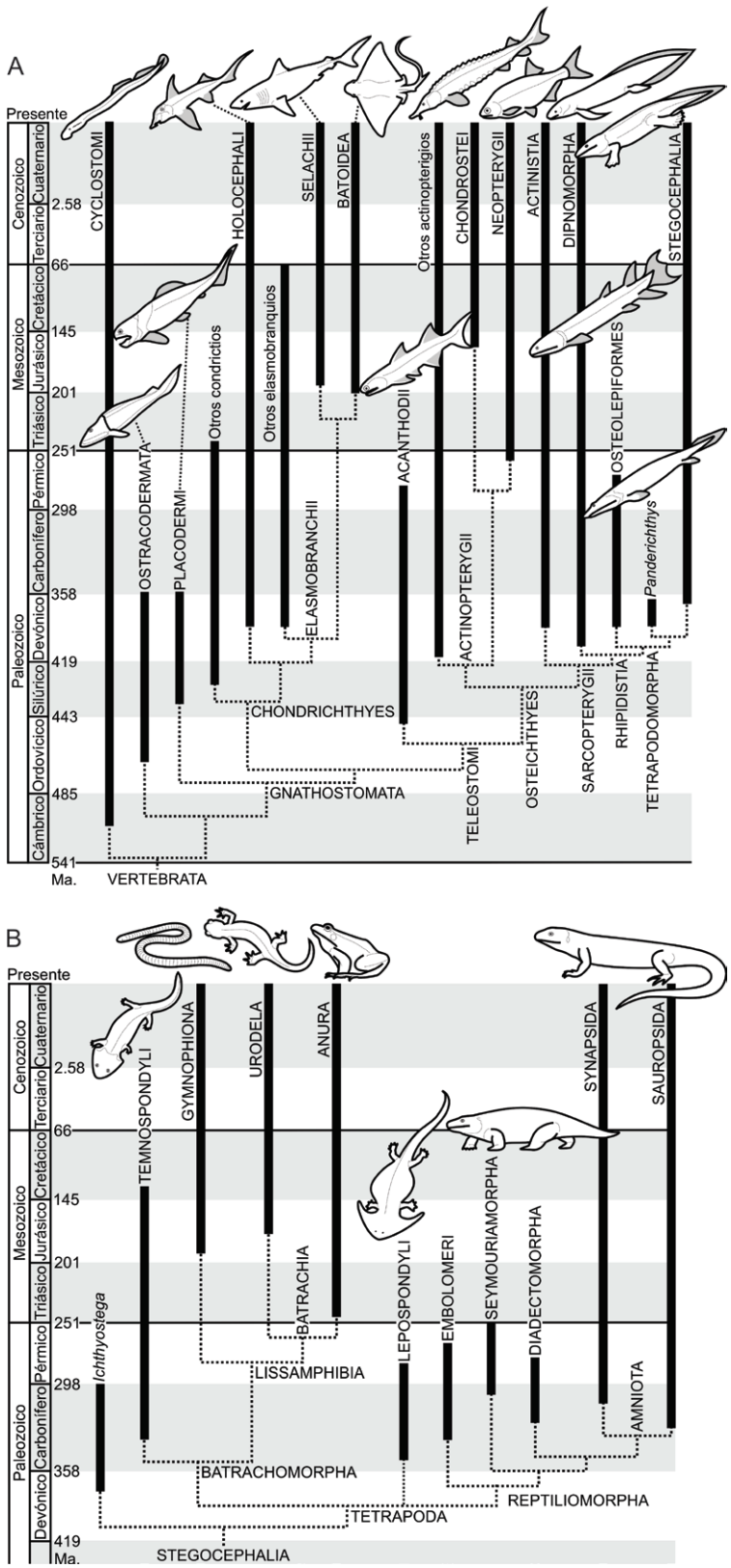


Figura 6.10. Principales linajes de los vertebrados y tetrápodos. **A,** el clado Vertebrata con sus principales grupos, que incluyen a los vertebrados sin mandíbulas (Cyclostomi + Ostracodermata [⊕]) y con mandíbulas (Gnathostomata). **B,** el clado tetrapoda, incluyendo sus dos principales líneas evolutivas: Batrachomorpha y Reptiliomorpha.

escamas de tipo cosmoideas (típicas o modificadas por reducción de capas), aletas carnosas de tipo arquipterigia y una serie de rasgos generales en el cráneo y postcráneo (Tablas 6.1 y 6.2). Los Dipnomorpha o peces pulmonados están representados en la actualidad por los géneros *Protopterus, Lepidosiren* y *Neoceratodus,* todos ellos con escamas de tipo elasmoideas, aletas pares estenobasales mesorraquicas biseriadas, uniseriadas o filiformes y una suspensión mandibular autostilica autosistílica, ya que los procesos del palatocuadrado se encuentran fusionados al neurocráneo. El cráneo de estos peces es de tipo platibásico, presenta una reducción en la osificación del condrocráneo y su cráneo está formado por numerosos huesos dérmicos de homologías poco claras; las narinas incurrente y excurrente abren en el paladar, por lo que algunos autores las han interpretado como coanas.

Tetrapodomorpha (= *Choanata = Osteolepimorpha*, según Montero y Autino, 2018). Los Tetrapodomorpha son un grupo de sarcopterigios extintos y actuales que incluyen a los Stegocephalia o Tetrapoda *sensu lato*, representados por taxones como *Ichthyostega*, *Acanthostega* y por los Tetrapoda *sensu stricto* (Figura 6.10. B). Algunas de las características diagnósticas de los tetrapodomorfos son la presencia de coanas (Zhu y Ahlberg, 2004), una aleta caudal dificerca o heterocerca; dientes de tipo laberintodonte (Montero y Autino, 2018) y un autopodio constituído por radios o lepidotricos en vez de dígitos, los cuales aparecen como una neoformación en los estegocéfalos. Estos últimos se registran con seguridad desde el Devónico y sus primeros representantes fueron formas semiacuáticas y polidáctilas. El primer registro de estegocéfalos verdaderamente terrestre es el género *Crassigyrinus* del Carbonífero temprano (Long y Gordon, 2004). Presentan, entonces, un miembro quiridio representado por un estilopodio, un zeugopodio y un autopodio con dígitos o dactilia (Wagner y Chiu, 2001) y una serie de características que autores como Laurin y Soler-Gijón (2006) recuperan como apomórficas para este taxón. Entre ellas se pueden citar la presencia de un cuello por pérdida de varios huesos craneanos que conectaban el cráneo con la cintura escapular, la pérdida huesos operculares (*Ichthyostega* conserva un subopérculo y *Acanthostega* conserva un anocleitro; p.ej., Coates y Clack, 1991), vértebras compuestas por intercentros y pleurocentros (p.ej., Danto *et al*., 2017), reducción de la notocorda; presencia de zigapófisis en los arcos neurales de las vértebras y una vértebra sacra que conecta el esqueleto axial con la cintura pélvica, entre otras. También debe mencionarse la presencia de un oído medio que implica un cambio en la suspensión mandibular y, por lo tanto, del hiomandibular contactando proximalmente con una *fenestra ovalis* en la cara lateral de la cápsula ótica. En formas más avanzadas, el hiomandibular se modifica en *columella*, la cual es un huesecillo delgado que transmite vibraciones desde una membrana timpánica. Los Tetrapoda *sensu stricto* incluyen a los Batrachomorpha y a los Reptiliomorpha, y presentan características generales en su esqueleto de las cuales las más conspicuas son la pentadactilia (aunque puede haber reducciones), pérdida de aletas impares (en estadios post-metamórficos en el caso de anfibios), presencia de cóndilo occipital y vértebras con cuerpos vertebrales generalmente formados a partir de un único centro de osificación, con tendencia al desarrollo del intercentro (Batrachomorpha) o el pleurocentro (Reptiliomorpha).

Los Batrachomorpha son un grupo de tetrápodos, entre los cuales se incluye una serie

de formas fósiles (Lepospondyli y Temnospondyli) y a los anfibios actuales (Figura 6.10. B). Si bien la sistemática y relaciones filogenéticas de los batracomorfos está muy discutida (p.ej., monofilia de los lepospóndilos y temnospóndilos, posición de los anfibios; Marjanovic y Laurin, 2007; Schoch, 2014; Ruta *et al*., 2007; Anderson, 2008), presentan ciertos caracteres más o menos constantes en su esqueleto. Entre ellos se pueden citar la presencia de cuatro dígitos en el miembro anterior, exoccipitales suturados con los postparietales, ausencia de hendidura ótica en el escamoso, vacuidades interpterigoideas en el paladar y parasfenoides con proceso cultriforme extendido hasta el margen anterior de las vacuidades (Milner y Sequeira, 1993). Dentro de este clado, los Amphibia son un grupo monofilético (Bolt, 1991; Duellman y Trueb, 1986; Laurent, 1986; Milner, 1988; Pough *et al*., 1999; Trueb y Cloutier, 1991; Marjanović y Laurin, 2007; Sigurdsen y Green, 2011; Jetz y Pyron, 2018), que se registra durante el Paleozoico (San Mauro *et al*., 2005) y se diversifica en el Mesozoico, luego de la gran extinción K-Pg (Feng *et al*., 2017; Jetz y Pyron, 2018). En esta radiación se registran los Lissamphibia o anfibios modernos, representados por los Albanerpetontidae (grupo completamente extinto) y por tres clados con representantes grupos actuales: Anura o Salientia (ranas y sapos), Urodela o Caudata (salamandras y tritones) y Gymnophiona o Apoda (cecilias) (Benton, 2015), cuyas características esqueléticas principales están expresadas en las Tablas 6.1, 6.2 y 6.3.

Los albanerpetónidos se registran desde el Jurásico medio hasta el Plioceno (Gardner, 2001; McGowan, 2002; Maddin *et al*., 2013; Benton, 2015) y presentan una apariencia general muy similar a la de las salamandras, dada por un cuerpo largo y flexible, costillas cortas, colas comprimidas y miembros robustos. Si bien muchas de las características anatómicas diagnósticas de los lisanfibios actuales se basan en su anatomía blanda, todos comparten la presencia de dientes pedicelados (Vasil'eva y Smirnov, 2001), un oído medio con *columella* (condición plesiomórfica) y con un *operculum* que capta vibraciones de baja frecuencia, un ciclo de vida complejo que en la mayor parte de los casos implica la metamorfosis de una larva acuática a un adulto terrestre (Reiss, 2002), costillas reducidas o ausentes y dos cóndilos occipitales articulando con el atlas.

Los Reptiliomorpha son un grupo de tetrápodos que se registran desde el Carbonífero-Pérmico y llegan hasta la actualidad con los representantes del clado Amniota (Figura 6.10. B). Las formas extintas paleozoicas (Anthracosauria según Romer, 1956) se agrupan en distintos taxones (p.ej., Embolomeri, Seymouriamorpha, Diadectomorpha, Cotylosauria). Varias características de su esqueleto están vinculadas con la terrestrialidad. Sus cráneos generalmente son tropibásicos, con tendencia a formar un cóndilo occipital, y presentan una reducción de huesos en la región temporal y parietal contactando con los tabulares, entre otras características. En el postcraneo presentan cuerpos vertebrales dominados por el pleurocentro, el esternón está conformado generalmente por tres porciones (proesternon, mesoesternon y metaesternon o xifiesternon) y el autopodio comienza a estandarizarse en el número de falanges (Liem *et al*., 2001; Kardong, 2012; Benton, 2015).

Amniota Sauropsida. Los Amniota poseen una gran diversidad de formas, hábitos de vida y un importante registro fósil que se remonta, al menos, al Carbonífero (Laurin y Reisz, 1995; Ford y Benson, 2020). Los primeros amniotas eran formas pequeñas con esqueletos bien osificados que se independizan

del ambiente acuático gracias a la presencia de un huevo con membranas extraembrionarias (corion, alantoides, saco vitelino y amnios) (Carroll, 1988; Kardong, 2012). Dentro de la diversidad morfológica presente en el esqueleto de este grupo, desde su registro más temprano, debe mencionarse la presencia/ausencia y número de fenestras en la región temporal del cráneo, vinculadas con un mejor desarrollo y acomodamiento de la musculatura aductora de las quijadas (p.ej., Ford y Benson, 2020). De esta manera, el cráneo de los amniotas puede no presentar fenestraciones (anápsido) o tener dos (diápsido) o una (sinápsido) (Figura 6.3. B). Las formas diápsidas pueden sufrir modificaciones por pérdida de huesos (p.ej., formas euriápsidas o parápsidas, como los sauropterigios, Carroll, 1988; Benton, 2015), o por recubrimiento de los huesos perifenestrales (p.ej., Testudinata, p.ej., Bever *et al*., 2016). El esqueleto postcraneano presenta un cuello con un atlas, axis y un número variable de vértebras, una región torácica con costillas bien desarrolladas que contactan con el esternón y cierran la caja torácica ventralmente, una cintura pélvica vinculada con, al menos, dos vértebras sacras, y un autopodio posterior con un astrágalo (p.ej., Carroll, 1988).

Los amniotas comprenden dos grandes linajes, Synapsida y Sauropsida (Figura 6.11). Aunque actualmente existen diferentes posiciones respecto de las relaciones filogenéticas internas y la macro sistemática del grupo (p.ej., Laurin y Reisz, 1995; MacDougall *et al*., 2018; Ford y Benson, 2020), los saurópsidos comprenden a los llamados parareptiles (representados por los Pareiasauridae, Procolophonidae y taxones relacionados) y a los eureptiles (Captorhinidae, Protorothyrididae y Diapsida) (p.ej., Laurin y Reisz, 1995) (Figura 6.11. A). Si bien algunos autores los recuperan dentro de Diapsida, como grupo hermano de Neodiapsida (p.ej., Ford y Benson, 2020), los parareptiles se caracterizan en general por presentar un cráneo anápsido (Figura 6.3. B, aunque hay formas que presentan una fenestra temporal) y una membrana timpánica sostenida por el escamoso y el proceso retroarticular (Carroll, 1988; Benton, 2015).

Entre los eureptiles, los diápsidos agrupan formas de amniotas con un cráneo diápsido o diápsido modificado (Figura 6.3. B). Se clasifican en distintos linajes (algunos de ellos con posiciones filogenéticas discutidas), muchos de los cuales presentaron una gran diversificación durante el Mesozoico, algunos completamente extintos (p.ej., Ichthyosauria), y otros que llegaron hasta la actualidad (p.ej., Lepidosauromorpha, Archosauromorpha y Pantestudinata; no obstante ver más adelante acerca de la posición filogenética de las tortugas) (p.ej., Carroll, 1988; Benton, 2015; Bever *et al*., 2016; Joyce, 2015; Lyson *et al*., 2013, 2017).

Uno de los grupos más controvertidos en cuanto a su origen y posición filogenética son los Testudinata, los cuales incluyen a las tortugas modernas (clado Testudines) y a varios grupos fósiles. Los Testudinata presentan un cráneo de tipo anápsido, rasgo tradicionalmente aceptado como una retención de la condición amniota ancestral, ya que este grupo fue históricamente considerado con relaciones filogenéticas cercanas a la base del clado, dentro de los parareptiles (p.ej., Gauthier *et al*., 1988; Laurin y Reisz, 1995; Lee, 1997; Müller, 2004; Joyce, 2015; Lyson *et al*., 2017). Sin embargo, muchos autores proponen a este clado en distintas posiciones dentro Diapsida (p.ej., de Braga y Rieppel, 1997; Rieppel y Reisz, 1999; Werneburg y Sánchez-Villagra, 2009; Lee, 2013; Bever *et al*., 2015). Los Testudinata se registran con varios géneros en el Triásico Superior (p.ej., *Proganochelys*, *Proterochersis*, *Palaeochersis* y *Waluchelys*; de la

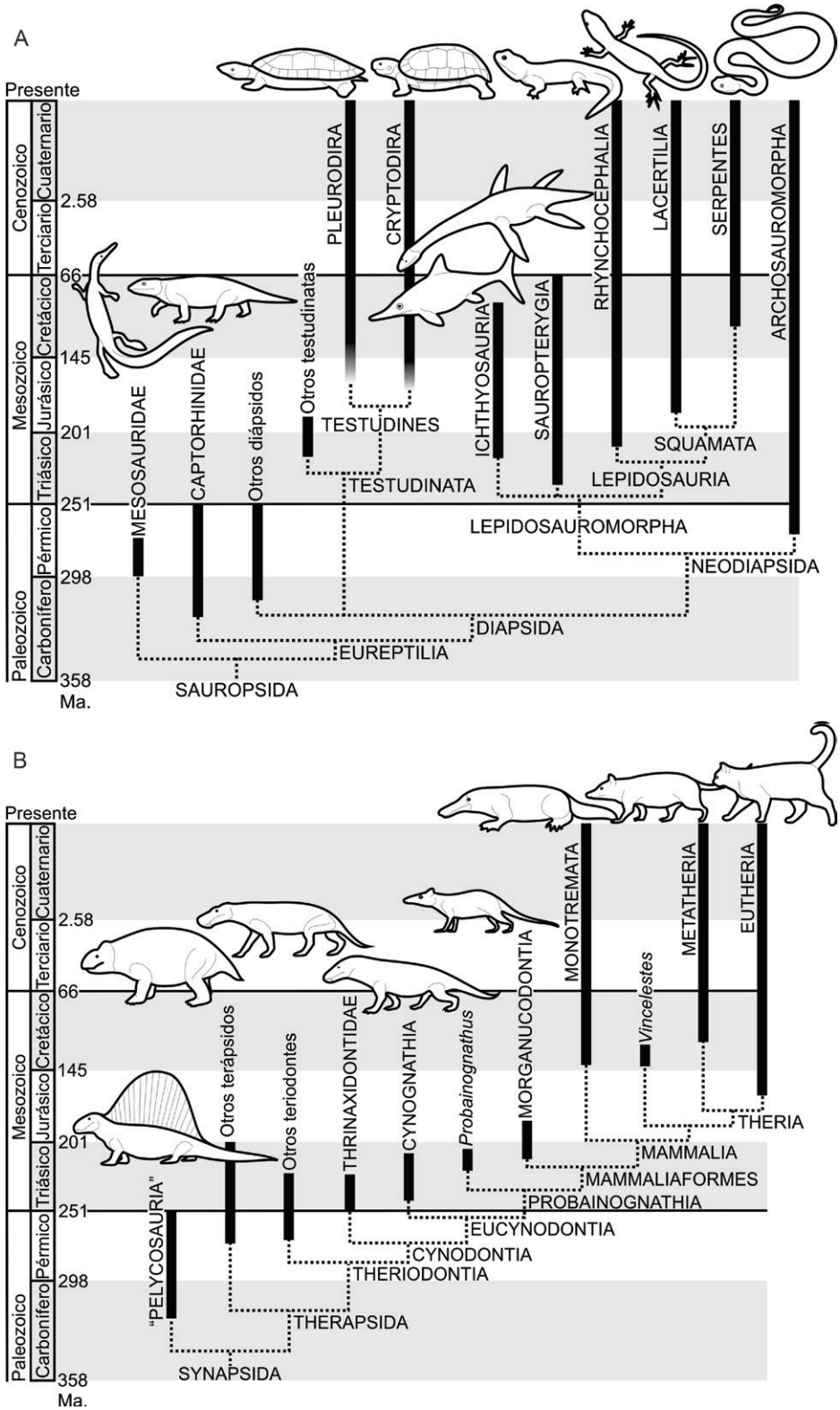


Figura 6.11. Principales linajes de amniotas. **A,** el clado Synapsida, que incluye el grupo parafilético 'Pelycosauria' y Therapsida, el clado que da origen a los mamíferos actuales (Mammalia). **B,** el clado Sauropsida incluye los linajes que dan origen a los reptiles actuales (Testudinata + Neodiapsida) y algunos linajes fósiles (*p.ej.,* Captorhinidae [⊞]).

Fuente *et al.*, 2021). Los Testudinata presentan un caparazón formado por osteodermos (de osificación metaplásica) recubiertos de escudos, el cual involucra en su osificación a las vértebras troncales y a las costillas (estas últimas son característicamente de posición externa a la cintura escapular). Los Testudinata exhiben una gran diversidad de hábitos de vida (terrestres, acuáticos, marinos) y tamaños corporales. El *crown group* Testudines incluye a los Pleurodira y a los Cryptodira (Figura 6.11. A), los cuales presentan una serie de características en el cráneo y postcráneo, que se encuentran resumidas en las Tablas 6.1, 6.2 y 6.3.

Los Lepidosauromorpha son un grupo compuesto tanto por formas fósiles como actuales, que se registra a partir del Mesozoico (Triásico). Si bien el contenido taxonómico de este clado es discutido (p.ej., posición filogenética de Ichthyosauria y Sauropterygia; ver Fernández, Volumen II de esta obra; O'Gorman y Gasparini, Volumen II de esta obra), este clado incluye a los lepidosaurios, cuyos representantes actuales y fósiles se agrupan en dos grandes linajes: los Rhynchocephalia y los Squamata (Figura 6.11. A). Los Lepidosauria presentan una serie de características compartidas en su esqueleto (muchas de ellas sinapomorfias del grupo) como un cráneo diápsido típico o modificado (Figura 6.3. B), implantación dentaria superficial, primitivamente pleurodonte, aunque en algunos casos modificada en acrodonte (Jenkins *et al*., 2017), vértebras con articulaciones accesorias (zigantros y zigosfenos) y fenestra tiroidea en la cintura pélvica (Evans, 2003), entre otros. Los Rhynchocephalia son un grupo de reptiles que actualmente se restringen a un único género, *Sphenodon* o tuataras, sin embargo tuvieron una amplia diversificación y distribución geográfica durante el Mesozoico (Jurásico y Cretácico). Las características más sobresalientes del esqueleto de los rincocéfalos se encuentran resumidas en las Tablas 6.1, 6.2 y 6.3. Por su parte, los Squamata representan el grupo de lepidosaurios más diverso, especialmente en la actualidad, en cuanto a número de especies, tamaños corporales y hábitos de vida. Presentan una marcada tendencia a la reducción parcial o total de sus miembros (p.ej., Serpentes), vinculado con un alargamiento general del cuerpo, así como una serie de caracteres en su esqueleto que se encuentran resumidos en las Tablas 6.1, 6.2 y 6.3. Entre estos se pueden mencionar un cráneo diápsido modificado por pérdida de uno (Lacertilia) o ambos (Serpentes) puentes zigomáticos, cinesis intracraneal y estreptostilia (excepto en Amphisbaenidae), vértebras generalmente procélicas, y ausencia de gastralia.

Los Archosauromorpha son un gran grupo de saurópsidos diápsidos precursores de cocodrilos, pterosaurios y dinosaurios, que fueron muy diversos durante el Triásico (Benton, 2015; Ezcurra, 2016; Pinheiro *et al*., 2016; Ezcurra *et al*., 2020a, 2020b; de Ricqlès *et al*., 2021; ver Capítulo 19, volumen II de esta obra). Entre los diversos linajes de arcosauromorfos, el clado dominante es el de los Archosauria, que agrupa el subclado Ornithodira (también llamados Avemetatarsalia o Pan-Aves; el linaje que dio origen a los pterosaurios, dinosaurios, y de estos últimos las aves; ver sección siguiente), y el subclado Pseudosuchia (también llamados Crurotarsi o Crocodilotarsi; linaje que dio origen a los cocodrilos), (Benton y Clark, 1988; Sereno, 1991; Brusatte *et al*., 2010; Nesbitt, 2011) (Figura 6.12). Entre las características craneanas presentes en los arcosaurios se pueden mencionar un cráneo diápsido típico (Figura 6.3. B), con una fenestra anteorbitaria (que puede estar obliterada secundariamente como en los cocodrilos actuales), fenestra mandibu-

lar externa (abertura lateral en la mandíbula inferior, que también puede estar obliterada secundariamente), lateroesfenoides osificado (parcialmente o completamente) formando la pared anterolateral de la caja craneana, y dientes tecodontes o implantados en alvéolos, entre otros (Sereno, 1991; Benton, 2015). En cuanto a las características postcraneanas, presentan vértebras cervicales con costillas articuladas, largos procesos transversos, ausencia de intercentro en vértebras troncales, osteodermos (con pérdida secundaria en algunos grupos), gastralia, fémur de forma sigmoidal con un cuarto trocánter (importante para la postura erecta y bípeda en algunos grupos) y un acetábulo perforado. Entre los Archosauria hay una tendencia al bipedismo (desde una postura extendida, semierecta a erecta), y se reconocen dos tipos de articulación en el tarso: crurotarsal y mesotarsal. (p.ej., Ezcurra *et al*., 2020b).

Los Pseudosuchia se registran desde el Triásico Inferior e incluyen un gran número de formas fósiles extintas (p.ej., Aetosauria, Ornithosuchidae, Rauisuchia, entre otros), y a los Crocodylomorpha (p.ej., Brusatte *et al*., 2010; Benton, 2015; de Ricqlès *et al*., 2021). Estos últimos incluyen formas mesozóicas completamente extintas de hábitos terrestres y pequeño tamaño (los Sphenosuchia) y a los Crocodyliformes (Figura 6.12). Estos últimos se caracterizan, entre otras cosas, por su tendencia a la formación de un paladar secundario y acinético, pterigoides y cuadrado formando parte de la pared lateral del neurocráneo, huesos craneanos con neumaticidad de desarrollo variable, isquion con proceso púbico desarrollado, alargamiento

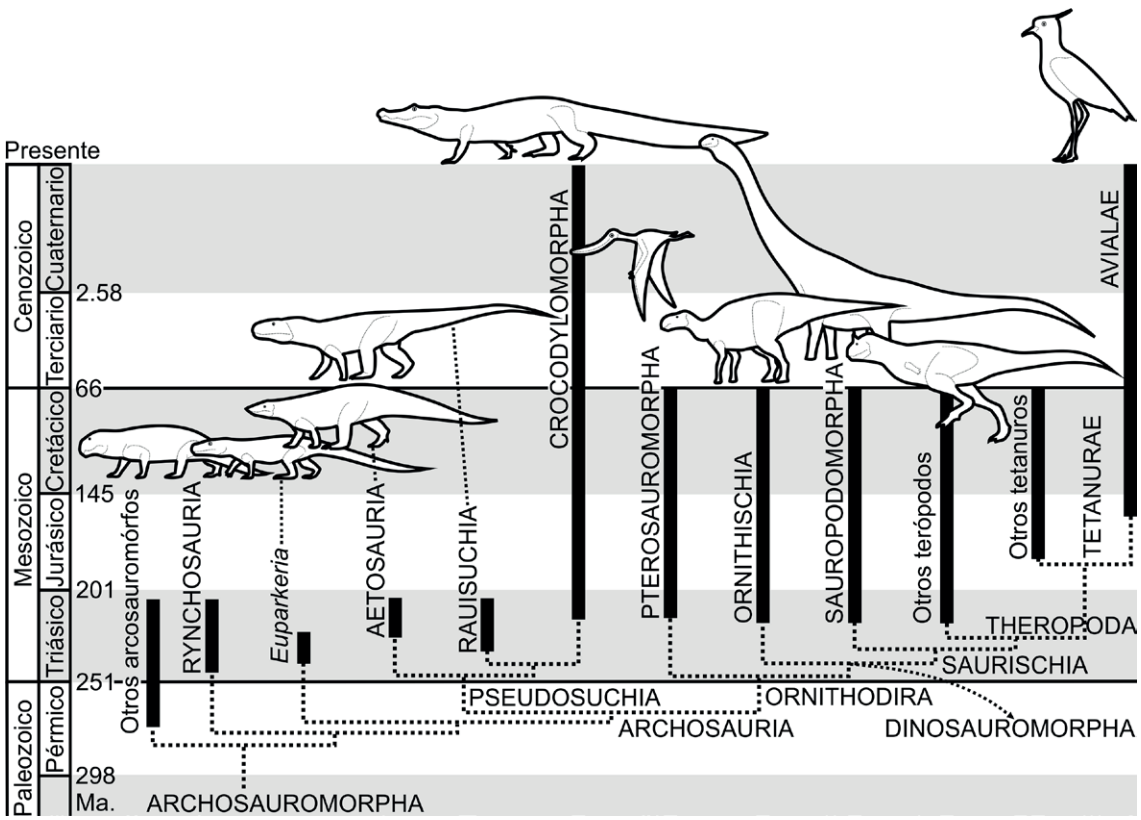


Figura 6.12. Principales linajes de arcosauromorfos. Archosauromorpha incluye dos grupos importantes por su diversidad y abundancia: Pseudosuchia y Ornithodira. De ellos, sólo llegan a la actualidad representantes de Crocodylomorpha (Pseudosuchia) y Saurischia (Ornithodira: Dinosauria).

de huesos carpales (radial y ulnar), y cola rodeada por osteodermos. Los Crocodyliformes comprenden a los Protosuchia (completamente extintos) y a los Mesoeucrocodylia (Clark, 1986; Benton y Clark, 1988; Russell y Wu, 1997; Brochu, 2001; Benton, 2015; Bronzati *et al*., 2015; Grigg y Kirshner, 2015; de Buffrénil *et al*., 2021). Entre algunas de las características de su esqueleto, los Mesoeucrocodylia presentan los pterigoides suturados por detrás de la coana, el pubis excluido del acetábulo, y un proceso anterior pequeño del íleon. Los mesoeucrocodilos incluyen a los Notosuchia y a los Neosuchia (ver Pol, este volumen). Los Neosuchia llegan hasta la actualidad con el *crown group* Crocodylia, los cuales presentan una serie de características en su esqueleto, vinculadas con hábitos anfibios principalmente, que se encuentran resumidas en las Tablas 6.1, 6.2 y 6.3 (Clark, 1986; Benton y Clark, 1988; Grigg y Gans, 1993; Pol *et al*., 2013; Grigg y Kirshner, 2015; Leardi *et al*., 2020).

Los arcosaurios Avemetatarsalia (o Pan-Aves, *sensu* Ezcurra *et al*., 2020a) corresponde al otro linaje de arcosaurios, que incluye a Ornithodira (Pterosauromorpha y Dinosauromorpha) más Aphanosauria (Nesbitt *et al*., 2017a) (Figura 6.12). Avemetatarsalia es un grupo de reptiles diápsidos que se caracteriza por una disparidad ecomorfológica marcada, registrándose en un amplio espectro de tamaños, hábitos alimenticios y nichos ecológicos (excepto el medio acuático) (Benton, 1999; Nesbitt *et al*., 2017a). Se registran desde el Triásico Inferior, llegando hasta la actualidad a través de las aves modernas. Aphanosauria corresponde a formas de pequeño tamaño, cuello largo, carnívoras y no cursoriales que vivieron predominantemente durante el Triásico Inferior y mayormente en el hemisferio sur (Nesbitt *et al*., 2017a, b; Ezcurra *et al*., 2020a). Dentro de Ornithodira, Pterosauromorpha incluye a un grupo de formas bípedas cursoriales de pequeño tamaño precursoras de los dinosaurios (Lagerpetidae) y a Pterosauria (Figura 6.12). Este último grupo se caracteriza principalmente por la presencia de un plan corporal adaptado para el vuelo: cintura escapular con un coracoides elongado posteroventralmente, miembro anterior con al hueso pteroide y el dígito cuatro hipertrofiado, el cual soporta un ala membranosa y cintura pélvica con un hueso prepúbico y un proceso preacetabular muy desarrollado. Pterosauria se registra desde el Triásico Superior al Cretácico Superior alrededor del mundo (Ezcurra *et al*., 2020a).

Finalmente, Dinosauromorpha está integrado por Dinosauria (incluyendo a las aves modernas) y su grupo hermano, Silesauridae, caracterizado por formas gráciles, de postura cuadrúpeda, dientes en forma de hoja y mandíbula inferior con forma de pico (Nesbitt *et al*., 2010; Ezcurra *et al*., 2020a). Dinosauria incluye a Ornithischia y Saurischia (Figura 6.12), cuyas principales diferencias radican en la configuración de los huesos de la cadera, estando el pubis orientado posteriormente en los primeros, y anteriormente en los últimos. Las aves modernas forman parte de un linaje de saurisquios (Theropoda: Coelurosauria) cuya diversificación se registra hacia el período Cretácico e incluyen modificaciones extremas tanto del esqueleto axial como el apendicular, en función de su adaptación al medio aéreo (Tablas 6.1, 6.2 y 6.3). Entre ellas se pueden citar la presencia de un pico córneo, fusión de huesos de las extremidades y cintura pélvica, reducción de los elementos caudales y la presencia de plumas, entre otros.

Amniota Synapsida. Los sinápsidos hacen su primera aparición en el registro fósil en el Carbonífero–Pérmico, donde se registran con numerosas formas terrestres de pequeño

a mediano tamaño, herbívoras y carnívoras/animalívoras, tradicionalmente agrupadas dentro del grupo (parafilético) Pelycosauria (Figura 6.11. B). Los sinápsidos presentan una única fenestra temporal (Figura 6.3. B), primariamente delimitada por el postorbital, yugal y escamoso, la cual se modifica en formas derivadas, en donde se abre dorsalmente (por desconeccion del postorbital con el yugal, o por pérdida del postorbital), generando una amplitud de la fosa temporal, probablemente vinculada con una mejor acomodación de la musculatura aductora mandibular (Romer, 1956; Liem *et al*., 2001; Kardong, 2012). De esta manera, los Therapsida (clado que incluye a los Mammalia; Figura 6.11. B) presentan una serie de modificaciones esqueléticas vinculadas principalmente a un mayor desarrollo de su sistema nervioso central (encefalización), la endotermia y un aumento del metabolismo. Entre estas modificaciones se pueden mencionar, la mayor amplitud de la cavidad cerebral (y encéfalo) dada por la incorporación de la cavidad epiptérica (presencia de un aliesfenoides) y el desarrollo de un cráneo secundariamente platibásico; el desarrollo de una heterodoncia, un paladar secundario y de turbinales (osificaciones en la región nasoetmoidal que aumentan el epitelio que tapiza a las cápsulas nasales); la presencia de un dentario como único hueso formando la quijada inferior y una articulación dentario-escamosal de la quijada; la presencia de un oído medio que incorpora huesos mandibulares en su formación; la presencia de un miembro parasagital y de una articulación zeugoautopódica en el miembro posterior; la diferenciación de una región lumbar en la columna vertebral (vinculada con la presencia un diafragma y mecanismos de ventilación costo diafragmáticos), entre otros (Romer, 1956; Gavrilov, 1959; Liem *et al*., 2001; Kardong, 2012). Los Mammaliaformes son el *crown group* de este linaje, se registran desde el Mesozoico (Triásico Superior–Jurásico) hasta la actualidad y comprenden varios linajes (*p.ej.*, (Morganucodontia, Monotremata y Theria). Entre estos, los Theria (Metatheria, Eutheria) comprenden la gran diversidad de mamíferos actuales distribuidos en todos los continentes y mares del mundo, y cuyas principales características anatómicas están expresadas en la Tabla 6.1 y 6.2.

SECCIÓN II. RECONSTRUCCIONES MUSCULARES: METODOLOGÍA Y APLICACIONES.

Generalidades del sistema musculoesquelético en tetrápodos

El sistema musculoesquelético de los vertebrados es una compleja asociación de tejidos óseo, conectivo y muscular. Como fue mencionado en la sección anterior, el hueso actúa como marco estructural para tendones, ligamentos y músculos. La función de los tendones es conectar el músculo con el hueso. Los ligamentos son más rígidos que los anteriores y conectan los huesos entre sí. Tanto los tendones como los ligamentos están sometidos a esfuerzos de tracción. Los músculos brindan la fuerza para el movimiento y hacen posible que los huesos se muevan gracias a la formación de un sistema de palancas entre ambos sistemas (esquelético y muscular). De esta manera, ambos sistemas necesitan de la presencia del otro para cumplir su función. Los músculos también pueden ayudar a estabilizar articulaciones previniendo dislocaciones. Finalmente, el cartílago actúa como un amortiguador en las articulaciones para distribuir las cargas entre los huesos, de manera que

está mayormente sometido a fuerzas de compresión.

Los tejidos musculares se clasifican en lisos y estriados, los cuales son involuntarios y voluntarios, respectivamente. La musculatura estriada, a su vez, se divide tradicionalmente en esquelética y cardíaca, a las cuales se puede adicionar la musculatura estriada visceral (*sensu* Pawlina y Ross, 2020). La musculatura estriada esquelética es la que se tratará en este capítulo. Cada músculo está compuesto por fibras, a su vez organizadas en haces, que se reúnen y conforman un paquete (Liem *et al*., 2001). Tanto las fibras, los haces y el músculo en sí mismo están asociados a tejido conectivo, el cual, al consolidarse en los extremos de los músculos, forman los tendones (Figura 6.13). Estos últimos se unen al periostio a través de accidentes localizados en él, como apófisis o rugosidades (Benjamin *et al*., 2006). Las uniones del músculo al hueso en las que no intervienen tendones se denominan carnosas o directas y, en general, no dejan marcas importantes en el hueso (Hildebrand, 1988). Tanto los tendones como los ligamentos, al unirse en un elemento óseo, lo hacen a través de fibras de colágeno que se mineralizan en el hueso. Estas zonas de unión tendinosa o ligamentosa se denominan entesis (Benjamin *et al*., 2006).

Los patrones bajo los cuales los músculos se originan e insertan varían notablemente. Un músculo puede originarse a partir de una amplia fascia (p.ej., láminas de tejido conectivo que vinculan grupos de músculos entre sí, o el músculo a la piel) e insertarse por un tendón simple, como lo hace el músculo *caudofemoralis longus* en cocodrilos; o casi toda la superficie del hueso puede servir como zona de unión muscular, como es el caso del músculo *femorotibialis* en el mismo taxón (Romer, 1923). Hay músculos que no se insertan en los huesos, pero distribuyen sus fuerzas a través de láminas delgadas resistentes de tejido conectivo, llamadas aponeurosis (Hildebrand, 1988).

Todo músculo tiene, al menos, dos puntos de anclaje: un origen y una inserción. En términos generales, el origen es una superficie plana o deprimida, y corresponde a la unión que permanece más fija durante la contracción muscular; por ejemplo, el músculo *iliofemoralis* de cocodrilos se origina en una superficie levemente cóncava de la lámina ilíaca (Romer, 1923; Rowe, 1986; Wilhite, 2003) (Figura 6.13). Los sitios de inserción, por el contrario, suelen ser áreas positivas (apófisis, tubérculos, rugosidades); así, el músculo *caudofemoralis longus*, principal retractor del fémur en reptiles, se inserta sobre un área positiva del fémur

LOS MUSCULOS ESQUELÉTICOS

Los músculos esqueléticos están compuestos por células multinucleadas, dentro de las cuales los principales componentes son dos proteínas: actina y miosina, que en conjunto con proteínas estructurales, forman las unidades funcionales del músculo denominadas *sarcómeros*. Las células multinucleadas del músculo esquelético son las que componen las *fibras*, las cuales están rodeadas de tejido conectivo que se denomina *endomisio*. Estas fibras se agrupan y son circundadas por otra envoltura del mismo tejido, denominado *perimisio*, para formar lo que se conoce como *fascículos*. Estos fascículos, a su vez, están rodeados por una tercera capa, denominada *epimisio*, la cual delimita lo que se conoce como paquetes musculares. Estos paquetes forman el músculo, que está delimitado por el *perimisio* (Figura 6.13)

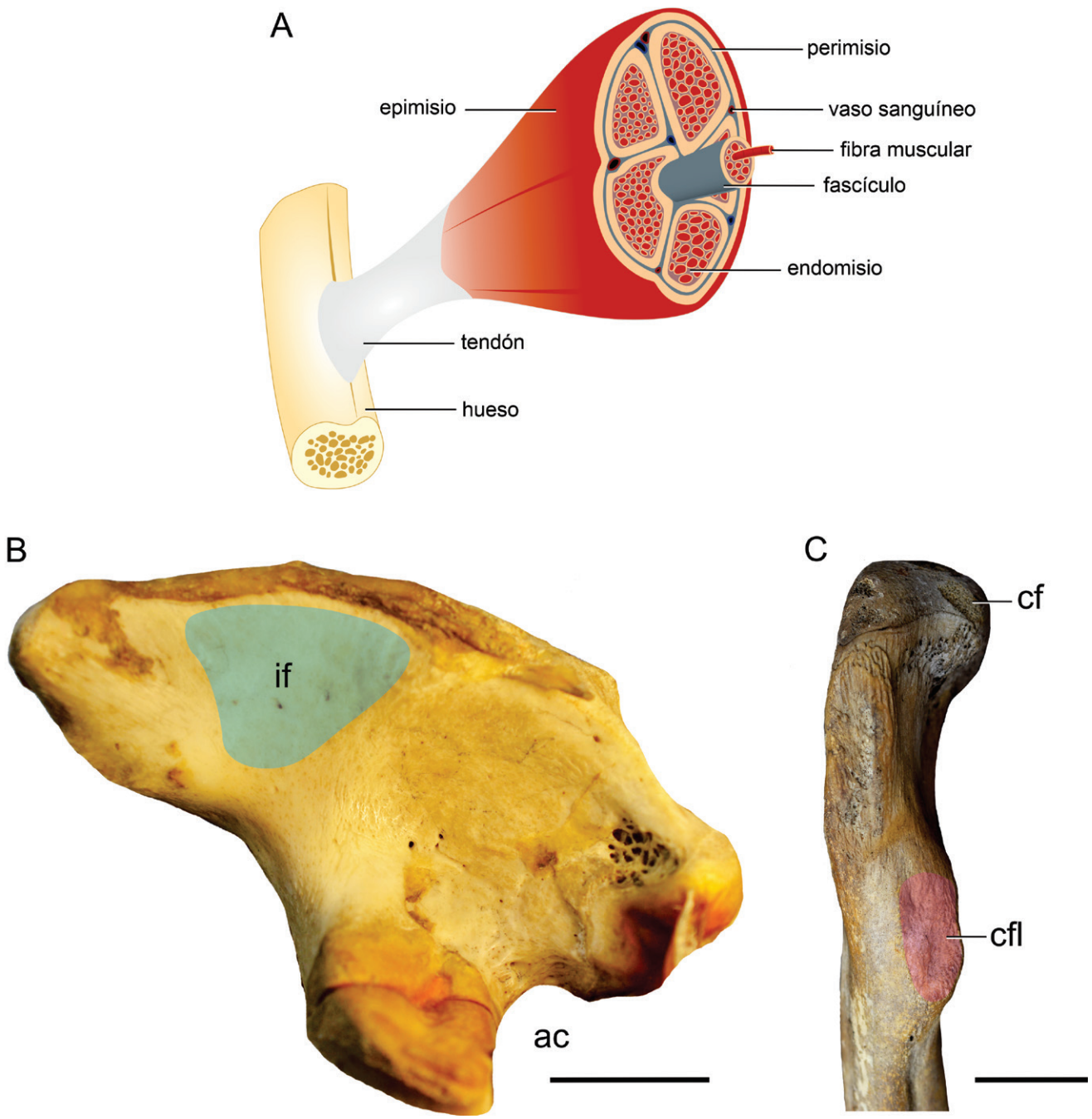


Figura 6.13. Arquitectura muscular y tipos de anclajes del músculo estriado. **A,** Esquema simplificado de los componentes musculares. **B,** Ilion derecho (vista lateral) de *Caiman yacare* (MLP-R 6772) donde se observa el sitio de origen del *m. iliofemoralis* (sombreado verde). **C,** Fémur izquierdo de *Crocodylus niloticus* (MLP-H-1) en vista posterolateral donde se observa el sitio de inserción del *m. caudofemoralis longus* (sombreado rosa). Nótese la superficie llana en B y estriada en C. Abreviaturas: ac, acetábulo; cf, cabeza femoral; cfl, *m. caudofemoralis longus*; if, *m. iliofemoralis*. Escala = 1 cm en B, 3 cm en C.

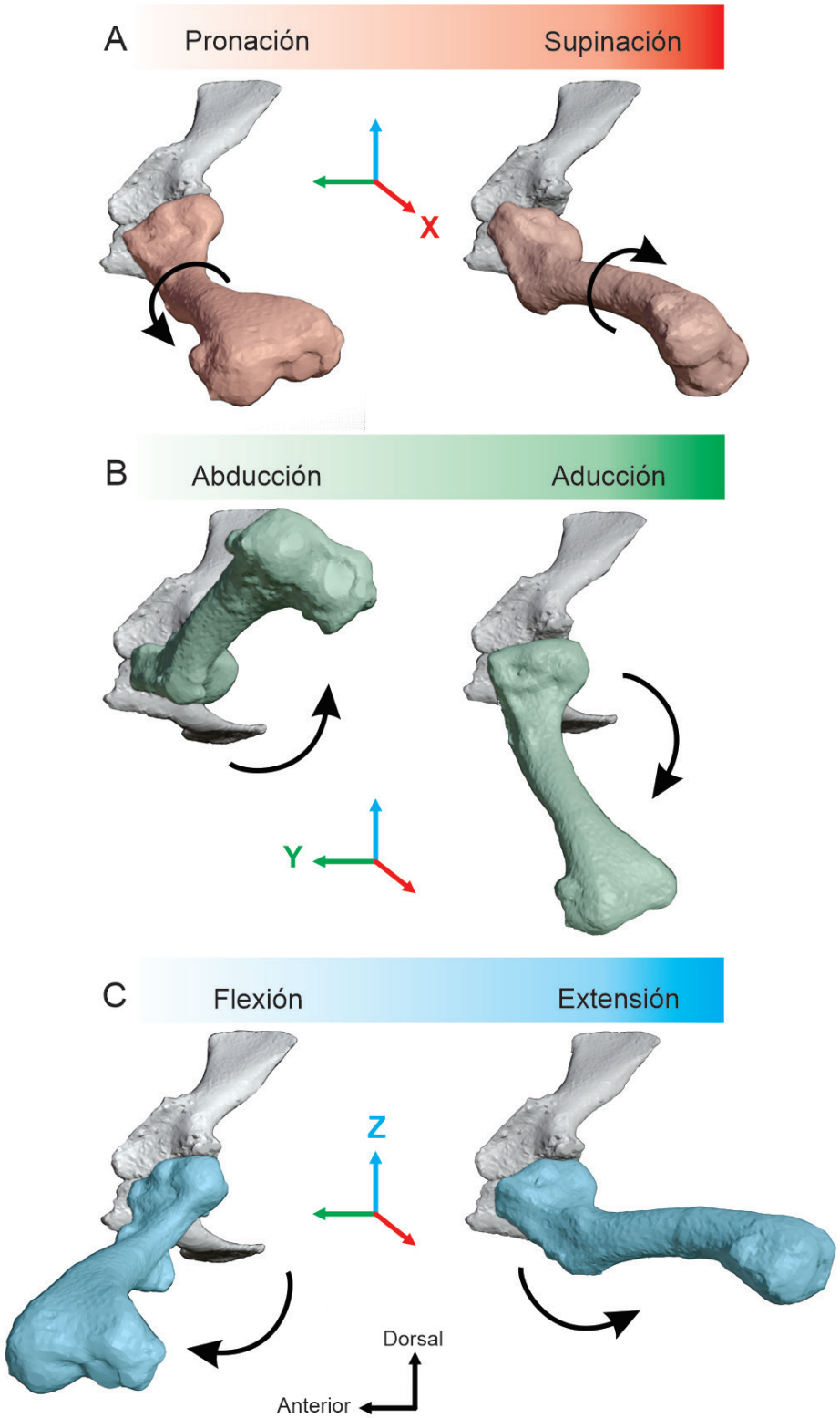


Figura 6.14. Nomenclatura para los movimientos de las articulaciones a lo largo de los ejes sobre los cuales se mueve el miembro (X: rotación sobre el eje mayor; Y: abducción y aducción; Z: protracción y retracción) tomando como ejemplo la articulación glenohumeral de *Crocodylus johnstoni* (modelo tomado de Otero *et al.*, 2017). Las flechas indican la dirección de movimiento del húmero.

denominada cuarto trocánter (Romer, 1923; Otero *et al*., 2010) (Figura 6.13). En el caso particular de las extremidades, los orígenes corresponden a la unión proximal y la inserción a la distal.

En las extremidades, los músculos pueden insertarse en diferentes ubicaciones, dependiendo de la función que cumplan. Si la inserción se ubica en la zona cercana a la articulación proximal del hueso, al contraerse producirá un movimiento rápido. Por el contrario, si la inserción se ubica en la zona cercana a la articulación distal del hueso, el brazo de palanca será mayor, y la contracción producirá un movimiento que prioriza la fuerza a expensas de la velocidad (McGowan, 1999). Los movimientos son producidos por músculos aislados o, más comúnmente, combinando sus esfuerzos con otros, generando movimientos de extensión, flexión, abducción, aducción, rotación interna (o pronación) y externa (o supinación) (Figura 6.14). Un mismo músculo no puede producir movimientos antagónicos por sí sólo, por ello existen músculos agonistas, que generan un movimiento en un sentido, y antagonistas, que se oponen al movimiento de los primeros. Por ejemplo, en mamíferos, el músculo *biceps brachii* es un músculo flexor de la articulación del codo, mientras que el músculo *anconeus* o *triceps brachii* es el antagonista, generando la extensión de la misma articulación (Sisson y Grossman, 1982). Merecen atención también los huesos sesamoideos, estructuras que derivan de los tendones y que, eventualmente, osifican (Haines, 1969). Se encuentran estrechamente ligados a determinados tendones, y actúan sobre surcos situados en prominencias de los huesos y su acción es la de cambiar la dirección de tiro de los tendones (ver Allen *et al*., 2017; Regnault *et al*., 2017).

La existencia, posición, desarrollo y función de los músculos varía en los diferentes grupos de vertebrados, dependiendo del tipo de actividad a la cual el grupo en cuestión se encuentre adaptado. Una adaptación muscular tiene su correlato óseo y muscular.

El estudio de las partes blandas en fósiles

El paleontólogo se caracteriza por trabajar con las partes duras del animal (p.ej., huesos y dientes), debido a que son las que más se suelen preservar. Sin embargo, aquellos interesados en la paleobiología, pretenden realizar una paleontología más 'neontológica'. Es decir, el desafío de los paleobiólogos, especialmente aquellos que hacen morfología funcional, es llevar a la vida a los animales extintos, realizando para ello preguntas sobre cómo funcionaba una determinada estructura, o cómo era el comportamiento y el modo de vida de los organismos extintos, para finalmente poder comprender su rol en los ecosistemas pasados o paleoecosistemas. Si bien resulta imposible contar con la misma cantidad de información que la que nos proveen los organismos actuales, ¿por qué conformarse sólo con aquella que nos proveen las partes duras?. Estudios integrales entre esqueleto y músculo nos permiten arribar a inferencias sobre paleobiología, a través de la relación histológica (Cerda *et al*., 2017; Pereyra *et al*., 2019) y biomecánica (Hutchinson *et al*., 2005; Otero *et al*., 2017) entre ambos sistemas.

Tres son las razones que establece Witmer (1995, 1997) para ahondar en el conocimiento de la anatomía blanda: 1) los tejidos blandos son, en buena parte, los respon-

sables de la existencia, posición, mantenimiento y forma de los huesos. De manera que los huesos, en buena medida, responden a controles gobernados por los tejidos blandos; 2) los juicios acerca de la forma y acciones de los tejidos blandos son la base de las inferencias paleobiológicas; 3) en relación a la sistemática, los tejidos blandos pueden proveer hipótesis contrastables sobre independencia o no independencia de caracteres filogenéticos. Es decir que, evaluando la presencia y disposición de los tejidos blandos en fósiles (p.ej., Burch, 2017; Otero, 2018) es posible arribar a inferencias sobre aspectos paleobiológicos (por ejemplo, cómo se movían, ver Bates y Schachner, 2012; Otero *et al*., 2017).

Cabe preguntarse de qué manera se relacionan los distintos tipos de información que se pueden obtener a partir de los datos osteológicos. Para ello, Witmer (1995, 1997) establece una pirámide invertida de inferencia, compuesta por niveles que representan, en mayor o menor grado, una jerarquía ecológica. Las inferencias hechas a partir de los niveles inferiores de la pirámide forman parte de la justificación para las inferencias a mayor escala. El hecho que la pirámide se encuentre invertida señala el mayor grado de especulación en las interpretaciones a medida que ascendemos de jerarquía (Figura 6.15. A).

Cuando se trabaja con material fósil no existe una metodología específica y única para inferir una función a partir de una estructura. Ello va a depender, en definitiva, de las herramientas con las que el investigador cuente. Una primera aproximación es el método filogenético (Stanley, 1970; Raup y Stanley, 1971; Radinsky, 1987; Bryant y Russell, 1992; Witmer, 1995, 1997), que se basa en la observación directa de taxones actuales relacionados filogenéticamente con el fósil, para inferir la función de una determinada estructura presente en este último. Idealmente, este método trabaja con estructuras homólogas presentes en los taxones actuales y fósiles. Puede darse la posibilidad, sin embargo, que el fósil bajo estudio posea características novedosas (apomorfías) no presentes en los taxones actuales. En este caso, se debe inferir la función a través de estructuras análogas en taxones actuales (Bakker, 1971; Radinsky, 1987; Lauder, 1995; Vizcaíno *et al*., este volumen). Caso similar ocurre cuando, para una misma estructura compartida por el taxón fósil y los grupos actuales de comparación, estos últimos poseen diferentes funciones, dificultando la inferencia de la función en el taxón fósil (Lauder, 1995). Estos tipos de aproximaciones reciben el nombre de históricas (Weishampel, 1995), ya que se utiliza un marco filogenético, ya sea para inferir una función o algún tipo de estructura en fósiles comparando con grupos actuales relacionados. Básicamente, este enfoque procura la transferencia o extrapolación de atributos (sean funcionales o no) desde los taxones actuales al fósil, sobre la base de una hipótesis filogenética que relaciona al grupo fósil bajo estudio con los taxones actuales de comparación (Bryant y Russell, 1992; Wu y Russell, 1997). En el caso que se trabaje con estructuras que no posean homólogos ni análogos actuales existen otros procedimientos. Rudwick (1964) propone el método paradigmático por el cual se infiere la función a partir de una estructura mediante la confección de modelos o abstracciones mecánicas, utilizando los principios de la física y de la ingeniería (ver Vizcaíno *et al*., este Volumen).

Al igual que el método filogenético, el paradigmático tiene sus limitaciones, por ejemplo, cuando más de una función está asociada a una estructura o si una función

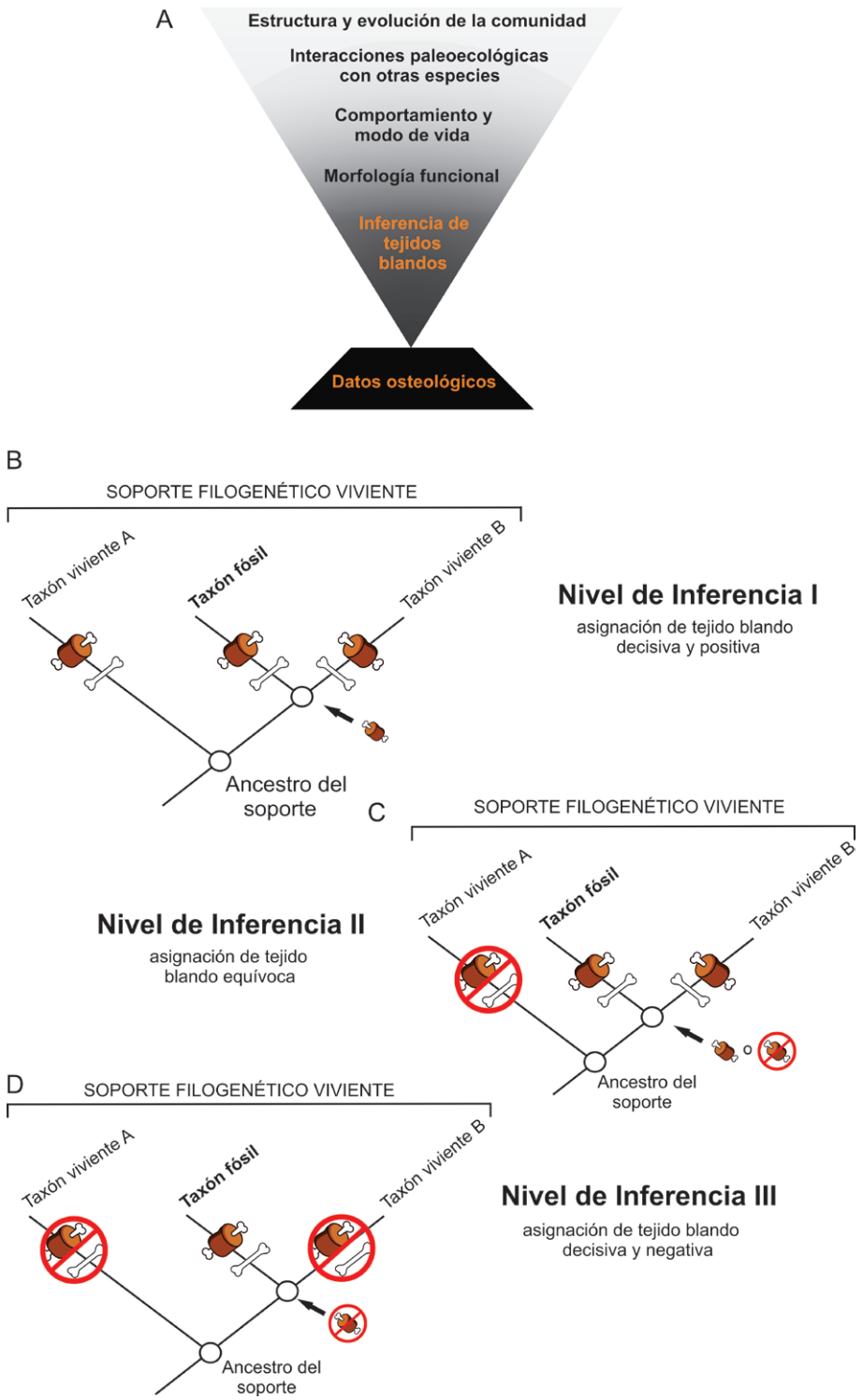


Figura 6.15. Bases lógicas para la inferencia de tejidos blandos según el Soporte Filogenético Viviente. **A,** Pirámide Invertida de Inferencia. El hecho que se encuentre invertida significa que las inferencias de los atributos paleobiológicos se hacen más especulativas a medida que se avanza en la jerarquía ecológica (hacia arriba). **B–D,** Niveles de Inferencia. **B,** Nivel de Inferencia I: ambos componentes del EPB poseen el tejido blando y su correlato osteológico causal. Asignación decisiva y positiva. **C,** Nivel de Inferencia II: un solo componente del EPB posee el atributo blando. Asignación equívoca o ambigua. **D,** Nivel de Inferencia III: ningún componente del EPB posee el tejido blando. Asignación decisiva y negativa. Basado y adaptado de Witmer (1995, 1997).

puede ser llevada a cabo por más de una estructura (Witmer, 1997). La pregunta es entonces ¿qué niveles de resolución se debe esperar al inferir la función de una estructura?. Como vemos, al menos hasta hoy, no se cuenta con un método que sea válido en todos los casos.

Se han desarrollado aproximaciones metodológicas que, si bien no nos brindan una determinación total, sí nos permiten trabajar con niveles de especulación a partir de los cuales se pueden generar hipótesis sobre las cuales trabajar (Witmer, 1995). En este sentido, el método de Soporte Filogenético Viviente (o EPB, Extant Phylogenetic Bracket; Witmer, 1995) se utiliza con el fin de reconstruir tejidos blandos en organismos extintos.

Específicamente, el método se basa en los principios de la cladística, ya que implica la comparación con grupos externos y el principio de parsimonia en el contexto de una hipótesis filogenética de la cual el taxón bajo estudio y los grupos actuales más emparentados formen parte (Bryant y Russell, 1992; Witmer, 1995, 1997; Carrano y Hutchinson, 2002). El método EPB procura: 1) determinar las asociaciones causales entre tejidos blandos y sus correspondientes correlatos osteológicos en los parientes actuales del taxón extinto, basadas en la relación de homología; 2) formular hipótesis en las cuales las similitudes entre taxones actuales en esas asociaciones sean compartidas por ancestralidad común, y 3) contrastar estas hipótesis, considerando los taxones extintos para el correlato osteológico. Los principales pasos para realizar inferencias filogenéticas son:

- Identificación de los grupos externos más cercanos al taxón bajo estudio, los cuales constituyen el Soporte Filogenético Viviente.
- Verificación de las homologías musculares en ambos taxones vivientes a través de comparación con el grupo externo.
- Identificación de correlatos osteológicos de cada músculo en los huesos.
- Identificación de correlatos osteológicos homólogos en el taxón fósil bajo estudio.
- Sobre la base de los correlatos osteológicos, reconocimiento de los sitios de origen e inserción de cada músculo.
- Reconocimiento de sitios de anclaje muscular de músculos cuyo correlato osteológico no es evidente en el hueso, teniendo en cuenta los orígenes e inserciones filogenéticamente inferidos como plesiomórficos y su relación con otros músculos.
- Utilización de los 'Niveles de Inferencia' para cada músculo en su origen e inserción con el fin de cuantificar la especulación inherente a cada reconstrucción.
- Inferencia de la línea de acción de cada músculo.

Una vez determinada la relación causal entre un determinado tejido blando y su correlato osteológico en los taxones actuales, es posible formular hipótesis sobre las características de ese tejido en el ancestro común del grupo bajo estudio. Las similitudes en los tejidos blandos y sus correlatos osteológicos en los taxones actuales pueden ser hipotetizados de estar presentes, al menos, en el ancestro común y todos los descendientes (Witmer, 1995). En otras palabras, la correspondencia entre los tejidos duros y blandos debe caracterizar al grupo monofilético comprendido. Sin embargo, existen situaciones en las cuales un carácter pasa la prueba de correspondencia 1:1 aunque no caracterice a un grupo monofilético, debido a que no se encuentra en todos los descendientes. En tal caso se estaría frente a

una homoplasia, no a una homología (Witmer, *op. cit.*).

Debido a que la especulación no puede ser completamente eliminada del análisis paleobiológico, Witmer incorporó el uso de 'Niveles de Inferencia', los cuales proveen una medida del nivel de especulación inherente de las reconstrucciones de tejido blando. De esta forma, pueden jerarquizarse en categorías las diferentes reconstrucciones de tejido blando, de acuerdo a su grado de fundamentación teórica. Nivel (I): asignación decisiva y positiva en el nodo del grupo externo, cuando ambos grupos actuales del EPB poseen el carácter (y su correspondiente correlato óseo) inferido en el taxón fósil; nivel (II): asignación equívoca en el nodo del grupo externo, cuando sólo uno de los grupos actuales del EPB posee el atributo; nivel (III): asignación decisiva-negativa en el nodo del grupo externo, cuando ningún componente actual del EPB posee el supuesto tejido blando. Sin embargo, en casos en los que se presentan los niveles II o III, la inferencia del supuesto tejido blando en el fósil puede ser justificada si existe suficiente evidencia morfológica (Figura 6.15. B-D).

Para los casos en los cuales los atributos observados en los taxones actuales no poseen correlatos osteológicos, se les atribuyen niveles de inferencia paralelos, denominados con el superíndice (′), es decir, I′, II′ y III′.

Una vez establecida la información anatómica, tanto osteológica, como miológica, es posible (en tanto el material lo permita) corroborar hipótesis biomecánicas a través de aproximaciones metodológicas, como el modelado musculoesquelético en 3 dimensiones (3D) (Figura 6.16; ver Bishop *et al.*, 2021). Una de las mayores ventajas de los análisis biomecánicos sobre modelos en 3D es la factibilidad de establecer los movi-

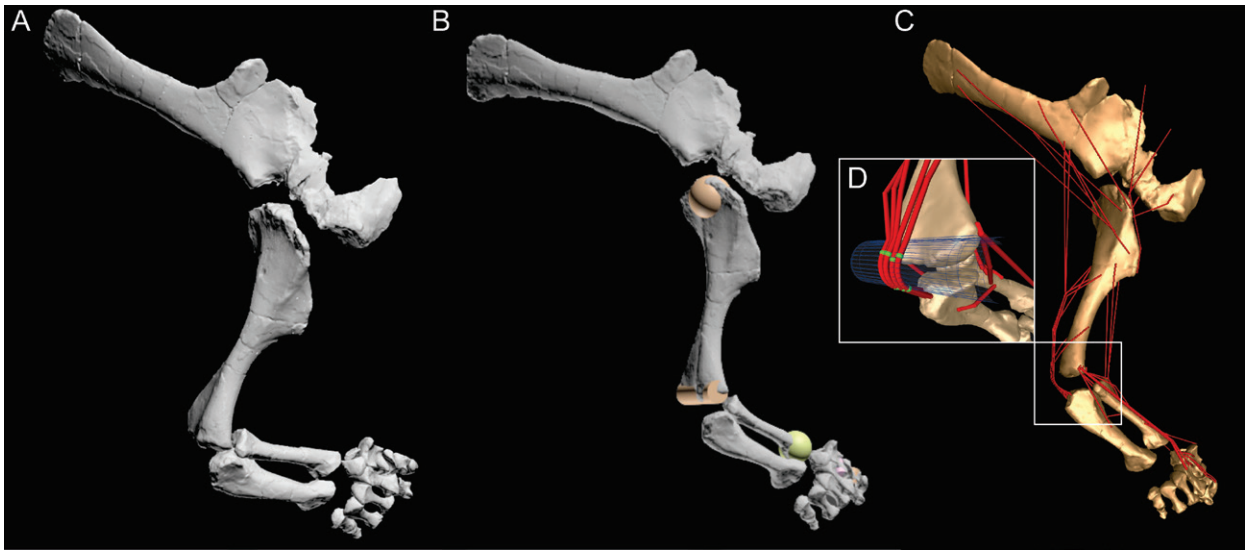


Figura 6.16. Modelado musculoesquelético del miembro anterior del sauropodomorfo no saurópodo *Mussaurus patagonicus*. **A,** modelo del miembro anterior derecho en posición anatómica. **B,** incorporación de objetos geométricos para modelar las articulaciones. **C,** incorporación de la musculatura. **D,** detalle de la articulación del codo mostrando la implementación de objetos geométricos envolventes que determinan el patrón de recorrido de los músculos *triceps* alrededor de la cápsula articular del codo. Sin escala. A y B modelado en Autodesk® 3D Studio Max®. C modelado en SIMM® (Software for Interactive Musculoskeletal Modeling, Musculographics, Inc., Chicago, IL, USA) (Delp y Loan, 1995, 2000). Modificado de Otero *et al*. (2017).

mientos sobre los 3 ejes espaciales sobre los que se mueven los huesos en las articulaciones (X, Y, Z), y así, establecer la acción que cada músculo realiza sobre cada eje (p.ej., Hutchinson *et al*., 2005; Otero *et al*., 2017).

Definiciones anatómicas

Para la nomenclatura anatómica, en cuanto a orientación de los huesos se refiere, no existe un consenso general. Esto se debe, en principio, a la diversidad morfológica existente entre los vertebrados, en particular si se consideran organismos adaptados a medio acuático y terrestre, lo que dificulta una estandarización al respecto (Harris, 2004; Wilson, 2006). En esta sección abordaremos la problemática inherente a los tetrápodos.

Vizcaíno *et al*. (2016) definen postura como la disposición del cuerpo de un animal cuando se encuentra inmóvil o en reposo, especialmente en relación a cómo su cuerpo es sostenido por los miembros. Se deben tomar recaudos al momento de comparar tetrápodos de marcha transversal o esparrancada (plesiomórfica) y aquellos de marcha parasagital (derivada) (Figuras 6.7. A, 6.17. B), ya que cada una de ellas implica orientaciones diferentes para un mismo hueso (p.ej., la superficie anterior del fémur en un ave corresponde a la superficie dorsal para el mismo hueso en un cocodrilo). Frente a esto, Jasinoski *et al*. (2006) discriminaron dos conceptos en cuanto a la orientación de los huesos: orientación del desarrollo y orientación funcional. La primera hace referencia a la orientación primitiva o temprana que caracteriza a los embriones de todos los tetrápodos. La orientación funcional, por el contrario, es aquella que presenta el organismo en el estado adulto y que varía de acuerdo a los diferentes grupos, en función del tipo de marcha y uso del sustrato (Figura 6.17. A).

La historia evolutiva de los tetrápodos muestra que los hitos más importantes ligados a la locomoción ocurrieron a lo largo de un contínuo entre modos esparrancados o de marcha aproximadamente transversal a modos aproximadamente erectos o de marcha parasagital (Hutchinson y Allen, 2009). A los fines prácticos, consideraremos estos modelos para explicar las configuraciones extremas en cuanto a posturas a lo largo de la evolución de los tetrápodos.

Tomando como ejemplo a los arcosaurios de la línea dinosauriana (Avemetatarsalia), los cocodrilos actuales presentan un tipo de marcha que se ajusta más al de tipo transversal, con una orientación de los elementos apendiculares que representa la configuración plesiomórfica para Tetrapoda. Por otro lado, la condición presente en dinosaurios, incluídas las aves, representa la configuración derivada, en la cual los miembros se ubican por debajo de la articulación femoro-acetabular y se denomina postura parasagital (Figura 6.17. B). Más allá del tipo de postura que adopte el organismo (lo que va a depender del momento o fase de la marcha, velocidad, etc.), es importante conocer la relación que existe entre los huesos y la manera en cómo se orientan, considerando los planos anatómicos que los involucran. El plano anatómico anteroposterior se define como el plano anteroposterior del cuerpo que incluye el eje mayor del húmero y ulna, o fémur y tibia. El plano anatómico dorsoventral es definido como el plano dorsoventral del cuerpo que contiene el eje mayor del húmero o fémur y es perpendicular al plano anteroposterior. El plano anatómico lateromedial es aquél que contiene el eje mayor de la ulna o tibia y que es perpendicular al plano craneocaudal (Blob

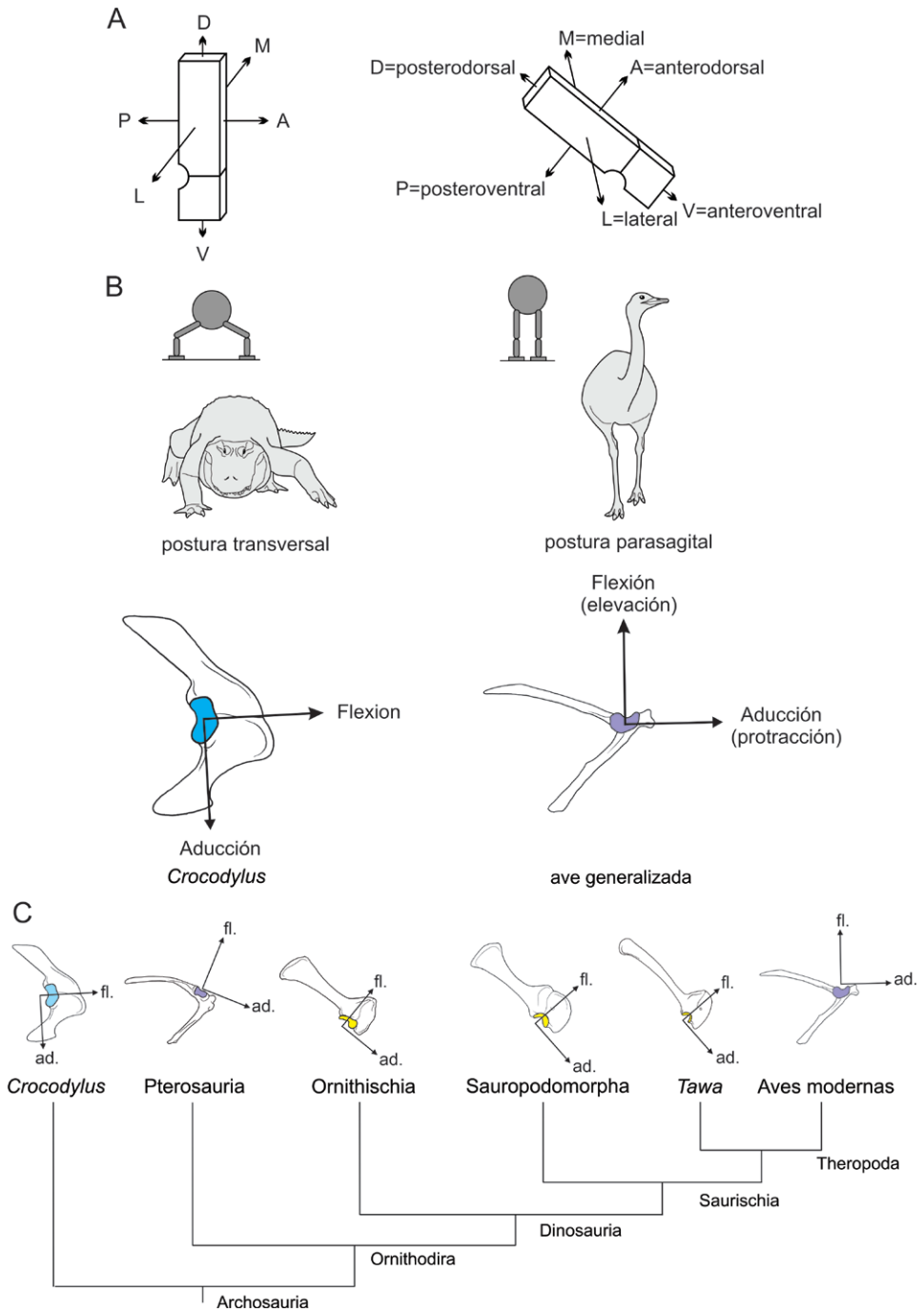


Figura 6.17. Relación entre las orientaciones de la cintura escapular y terminología para movimientos homólogos de la articulación glenoidea en arcosaurios. **A,** esquema de las orientaciones anatómica y funcional de la cintura escapular (según Jasinoski *et al.,* 2006). **B,** Tipos de postura en los vertebrados (modificado de Kardong, 2012). **C,** movimientos homólogos alrededor de la articulación glenoidea (perpendiculares al eje mayor de la superficie glenoidea -en color-) a lo largo de patrones locomotores extremos dentro de Archosauria: *Crocodylus* (izquierda) *versus* un ave generalizada (derecha). **D,** evolución de la acción muscular para el eje de flexión/extensión a lo largo del linaje de los Ornithodira a partir del patrón ancestral arcosauriano para un movimiento homólogo. El mismo color o tono indica la misma orientación de la articulación glenohumeral. Los dibujos de línea están modificados de: *Crocodylus* y ave generalizada (Gatesy y Baier, 2005); Pterosauria (Witton, 2015); Ornithischia (Maidment y Barrett, 2011); Sauropodomorpha (Wilson y Sereno, 1998) and *Tawa* (Burch, 2014). Abreviaturas: ad., aducción; fl., flexión.

y Biewener, 2001). Consecuentemente, tanto el húmero como el fémur se encuentran en una posición aproximadamente transversal y tanto los pares radio-ulna, como la tibia-fíbula lo hacen en una orientación vertical. El húmero presenta una orientación del eje mayor que es lateromedial y superficies dorsoventrales y anteroposteriores. La cresta deltopectoral se orienta anteroventralmente, mientras que el radio lo hace anteriormente y la ulna posteriormente. El cuarto trocánter del fémur se orienta posteroventralmente, mientras que la tibia se ubica medialmente a la fíbula.

Para el caso de tetrápodos con marcha parasagital, el plano anatómico anteroposterior pasa a través del eje mayor del fémur y la tibia, intersectando a ambos cóndilos distales del fémur. El plano anatómico dorsoventral es aquél que es perpendicular al plano anteroposterior. El plano anatómico lateromedial está contenido en el eje mayor del fémur y tibia, y es perpendicular al plano anteroposterior. Con esta distribución de los planos anatómicos, idealmente, todos los huesos de las extremidades se disponen verticalmente. Las cabezas humeral y femoral se orientan medialmente, mientras que los cóndilos distales lo hacen lateromedialmente.

En el caso de las cinturas, es indistinto el tipo de marcha con el cual se desplace el organismo. En todos los casos, la escápula, el coracoides y el íleon poseen dos superficies planas que coinciden, idealmente, con el plano lateromedial. El pubis se orienta con las sínfisis contactando anteroventralmente, de manera que sus respectivas superficies se orientan anterodorsalmente y posteroventralmente. El eje mayor de los isquiones se dispone cercanamente vertical y sus extremos distales contactan entre sí, de manera que sus caras poseen una orientación mediodorsal y lateroventral.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

El esqueleto es el principal sistema responsable en dar forma y sostén al cuerpo de los vertebrados, interviniendo en funciones vitales, como el movimiento en el medio, la protección y sostén de estructuras respiratorias y otros órganos internos. Por su lado, el sistema muscular brinda la fuerza para el movimiento, haciendo posible que los huesos se muevan.

El estudio del sistema musculoesquelético es fundamental para comprender acabadamente a los vertebrados. En este sentido, no es posible arribar a conclusiones certeras a través del estudio aislado, tanto del esqueleto, como de los músculos, en tanto su estructura y función dependen de la estrecha relación que existe entre ambos sistemas.

Si bien el estudio de estos sistemas datan de antes del Siglo VI a.c. (Blits, 1999), los estudios integrales y aproximaciones metodológicas recientes nos han permitido arribar a inferencias sobre paleobiología, a través de la relación histológica (Cerda *et al*., 2017; Pereyra *et al*., 2019) y biomecánica (Hutchinson *et al*., 2005; Otero *et al*., 2017) entre ambos sistemas.

Tabla 6.1. Principales características del esqueleto axial (cráneo) de los grupos de vertebrados incluidos en este capítulo.

Grupos	Tipo de cráneo	Suspensión mandibular	Fenestración temporal	Huesos craneanos más característicos
Holocephali	tropibásico	holostílica	-	-
Selachimorpha	platibásico	anfistilia, hiostilia	-	-
Batoidea	platibásico	euhiostilia	-	-
Actinopterygii	tropibásico (*e.g.*, teleósteos y gran parte de los "holósteos") y platibásico (*e.g.*, condrósteos y *Amia*)	anfistílica, hiostílica/metiostílica	-	dermoesfenótico, supramaxilar, extraescapulares en numero par, varios huesos rostrales en condrósteos; huesos operculares (3 en condrósteos, 4 en "holósteos" y teleósteos); pterótico y esfenótico en el oído interno (ej., teleósteos); ausencia de frontal y escamoso; simpléctico presente (teleósteos), ausente o reducido (condrósteos y "holósteos")
Sarcopterygii	platibásico (sarcopterigios, incluyendo tetrápodos no amniotas) y tropibásico (amniotas)	anfistílica, (*e.g.*, actinistios), autosistílica (*e.g.*, dipnoos, lisanfibios), autodiastílica (*e.g.*, amniotas)	-	esplenial y postesplenial independientes; presencia de frontal y escamoso (contactando con el preopercular); septomaxilar; coanas en el paladar (en ripidistios coanados incluyendo a los tetrápodos), extraescapulares en número impar
Anura	platibásico	autosistílica	ausencia	mentomeckeliano condral en la sínfisis mandibular, dentario sin dientes; esfenetmoides, tendencia a la reducción de huesos (*e.g.*, lacrimal y otros huesos circumotbitales, supra y basioccipital, opistótico y epiótico, entre otros)
Caudata	platibásico	autosistílica	ausencia	parietal y frontal no fusionados; con fenestraciones
Gymnophiona	platibásico	autosistílica	ausencia	parietal y frontal no fusionados; cráneo muy osificado
Testudinata	tropibásico	autodiastílica	anápsidos modificados: con emarginaciones dorsales y ventrales de desarrollo variable en algunas especies.	exooccipital y basioccipital formando el cóndilo occipital; parietales y escamoso emarginados en muchos grupos (emarginaciones posteriores); prootico libre (formando procesos trocleares en cryptodiras), complejos epioticos-supraoccipital, epióticos-exoccipitales; pterigoides con procesos trocleares en pleurodiras; postfrontal y postorbital generalmente fusionados; epipterigoides, cuadrado yugal, nasales y lagrimales de presencia variable en los distintos grupos

Continua en página siguiente

Grupos	Tipo de cráneo	Suspensión mandibular	Fenestración temporal	Huesos craneanos más característicos
Rhynchocephalia	tropibásico	autodiastílica	diápsido típico	prootico libre, complejos epioticos-supraoccipital, epióticos-exoccipitales; epipterigoides; región temporal completa, con parietal, postorbital, escamoso yugal y cuadrado yugal
Squamata (incluir caracteres de saurios ofidios y anfisbénidos en cada box, aclarando	sauria: tropibásico ofidios: platibásico	autodiastílica	diápsido modificado (*e.g*. saurios y ofidios)	prootico libre, complejos epioticos-supraoccipital, epióticos-exoccipitalessaurios: con epipterigoides, ausencia de cuadrado yugal; parietales fusionados en la línea media; parabasiesfenoides con proceso cultrifrme desarrollado anteriormente, mandíbula completa, con dentario, esplenial, coronoides, prearticular, articular, angular y surangular independientes. Ofidios: tendencia a la reducción en número de huesos, por ausencia (*e.g*., epipterigoides, escamoso, yugal cuadradoyugal lagrimal) o por fusión (*e.g*., barra pterigopalatina, huesos postdentarios en la mandíbula) basiesfenoides
Crocodylia	tropibásico	autodiastílica	diápsido típico	lateroesfenoides, y cuadrado participando de las paredes laterales de la caja craneana, región circumorbital anterior con lacrimal y, prefrontal; frontales y parietales fusionados en la línea media; puentes temporales completos formados por postorbital-escamoso, yugal-cuadradoyugal; premaxilares, maxilares, palatinos y pterigoides formando un paladar secundario óseo; prearticular incorporado al articular. , prootico libre, complejos epioticos-supraoccipital, epióticos-exoccipitales.exoccipital, basioccipital
Avemetatarsalia (Pan-Aves)	tropibásico	autodiastílica	diápsido tipo o modificado (*e.g*., aves, por pérdida del postorbital)	premaxilar, maxilar, nasal, lacrimal, postorbital, jugal, cuadradoyugal, escamoso, cuadrado, prefrontal, frontal, parietal, palatino, vómer, pterigoides, ectopterigoides

Continua en página siguiente

Grupos	Tipo de cráneo	Suspensión mandibular	Fenestración temporal	Huesos craneanos más característicos
Mammalia (Monotremata, Metatheria, Eutheria)	platibásico secundario (tropibásico en embriones)	autodiastílica	sinápsido modificado por pérdida del postorbital	tendencia a la reducción en número de huesos por ausencia (*e.g.*, esplenial coronoides, cuadradoyugal, postorbital, epiótico) o por formación de complejos óseos: occipital (supra, basi y exoccipitales, interparietal), temporal (escamosos, timpánicos, petrosos, pro y opistóticos), esfenoidal (basiesfenoides, preesfenoides, aliesfenides, orbitoesfenlides, pterigoides), etmoidal (mesetmoides y ectetmoides), huesos postdentarios en el oído medio: y timpánico (angular) y martillo (articular-prearticular); cuadrado y columella modificados y en el oído medio (yunque y estribo, respectivamente), vomer impar; preesfenides

Tabla 6.2. Principales características del esqueleto axial (vértebras) de los grupos de vertebrados incluidos en este capítulo.

Grupos	Tipo de vértebras	Vértebras cervicales	Vértebras sacras	Características de las vértebras en los distintos segmentos de la columna	Tipo de costillas troncales; gastralia
Holocephali	aspóndilas	ausencia	ausencia	región troncal y caudal; vértebras caudales con arco hemal	ventrales
Selachimorpha	holospóndilas y anficélicas	ausencia	ausencia	región troncal y caudal; vértebras caudales con arco hemal; presencia de polispondilia en algunos grupos	ventrales
Batoidea	holospóndilas y anficélicas	ausencia	ausencia	región troncal y caudal; vértebras caudales con arco hemal; presencia de polispondilia en algunos grupos	ventrales
Actinopterygii	generalmente holospóndilas y anficélicas	ausencia	ausencia	región troncal y caudal; vértebras troncales con basapofisis para articulación de costillas ventrales, vértebras caudales con arco hemal; urostilo en teleósteos	ventrales y dorsales
Sarcopterygii		ausentes en peces, presentes y de número variable en tetrápodos (uno en no amniotas y dos o más de dos en amniotas)	ausentes en peces, presentes y de número variable en tetrápodos	región dorsal y caudal en peces; regiones cervical, troncal/torácica /lumbar, sacra y caudal en tetrápodos	costillas dorsales o troncales principalmente ventrales
Anura	vértebras simples con predominio del intercentro	una única vértebra cervical (atlas)	1	región cervical (1), troncal (4 a 9), sacra (1), caudal (urostilo)	costillas troncales reducidas o ausentes y dorsalizadas; gastralia ausente
Caudata	vértebras simples con predominio del intercentro	una única vértebra cervical (atlas)	1	región cervical (1), troncal (4+), sacra (1), caudal (variable)	reducidas o ausentes
Gymnophiona	vértebras simples con predominio del intercentro	una única vértebra cervical (atlas)	1	región cervical (1), troncal (200+), sacra (1), caudal (corta)	reducidas o ausentes
Testudinata	biconvexa, biconcava, anficélica, procélica, opistocélica. Las tortugas pleurodiras flexionan el cuello lateralmente. Las tortugas criptodiras flexionan el cuello verticalmente	presencia. 8 en total, 7 con movilidad, la octava está fusionada al caparazón	presencia: 2 o 3 sacras	regiones cervical, dorsales (10) y sacras (fusionadas al caparazón), caudales libres	costillas con una única cabeza y fusionadas al caparazón
Rhynchocephalia	anficélicas				gastralias y procesos uncinados en las costillas.
Squamata (incluir caracteres de saurios ofidios y anfisbénidos en cada box, aclarando	procélica	sauria: variable	sauria: 2	sauria: regiones cervical, dorsal, sacra y caudal. ofidios: dorsal y caudal	monocípita o bicipita

Continua en página siguiente

Grupos	Tipo de vértebras	Vértebras cervicales	Vértebras sacras	Características de las vértebras en los distintos segmentos de la columna	Tipo de costillas troncales; gastralia
Crocodylia	anfiplanas, anficélicas, procélicas	8 o 9	2 o 3	cervicales y torácicas con costillas, torácicas y lumbares poco diferenciadas, 30 a 40 caudales, diapofisis y parapófisis de disposición variable en las diferentes regiones (vertical, oblicua y horizontal), hipoapófisis en cervicales y torácicas	con tubérculo y capítulo separados y disposición variable (vertical, oblicuo, horizontal), presencia de intercostilla, con gastralia
Avemetatarsalia (Pan-Aves)	holospóndilas con concavidad variable	presencia en número variable	presencia en número variable	regiones cervical, dorsal, sacra y caudal con arcos hemales	ventrales y gastralia
Mammalia (Monotremata, Metatheria, Eutheria)	generalmente anfiplanas o acélicas	presentes en número de 7	presentes, en número variable (de 2 a 5). En estadios adultos pueden fusionarse formando un sacro o un sinsacro (xenartros)	columna vertebral dividida en regiones cervical, torácica, lumbar y sacra. Vértebras cervicales con pleuroapófisis, vértebras torácicas con diapófiis y foseta parapofisaria, vértebras lumbares con meta y anapófisis (apófisis xenartrales en xenartros) y apófisis transversas (=diapófisis), presentes también en las caudales, caudales con huesos en chevrón (=arcos hemales).	costillas ventrales en la región torácica

Tabla 6.3. Principales características del esqueleto apendicular de los grupos de vertebrados incluidos en este capítulo.

Grupos	Tipo de aleta caudal	Tipos de rayos dérmicos sosteniendo las aletas	Tipo de miembro	Postura corporal según disposición de miembro	Elementos de la cintura escapular
Holocephali	heterocerca epicerca	ceratotricos	pterigios; aletas de tipo mesobasales pleurorraquicas (metapterigiales), con reducción del número de basales (2) en aletas pélvicas; machos con claspers	-	barra/placa coracoescapular con cóndilo para la articulación de la aleta, cartílagos supraescapulares
Selachimorpha	heterocerca epicerca	ceratotricos; algunas formas tienen aletas plesódicas (ausencia de rayos dérmicos y con hileras de radiales hasta el borde de la aleta)	pterigios; aletas de tipo mesobasales pleurorraquicas (metapterigiales), con reducción del número de basales (2) en aletas pélvicas; machos con claspers	-	barra coracoescapular con cóndilo para la articulación de la aleta; cartílagos supraescapulares
Batoidea	heterocerca epicerca	ceratotricos, en general ausentes en aletas pares plesódicas (las hileras de radiales se extienden hasta el borde de la aleta)	pterigios; aletas plesódicas de tipo mesobasales pleurorráquicas (metapterigiales), con reducción del número de basales (2) en aletas pélvicas; machos con claspers	-	barra coracoescapular con cóndilo para la articulación de la aleta; cartílagos supraescapulares fusionados en la línea media dorsal
Actinopterygii	heterocerca epicerca y abreviada, homocerca	lepidotricos y actinotricos (en aletas adiposas y en larvas)	pterigios; aletas de tipo mesobasales y modificadas por pérdida de los elementos basales en formas derivadas (*e.g.*, teleósteos)	-	cintura secundaria postemporal, supracleitro, postcleitro, cleitro y clavículas; cintura primaria: escápula coracoides y a veces mesocoracoides
Sarcopterygii	dificerca en peces actuales, ausente en estadios postembrionarios de tetrápodos	lepidotricos en la gran mayoría de los peces, ceratotricos en dipnoos	pterigio en peces, aletas estenobasales mesorráquicas (arquipterigio); quiridio en tetrápodos, con distintas modificaciones	variable en tetrápodos	peces: cintura secundaria postemporal, supracleitro, anocleitro, cleitro, clavículas e interclavícula; cintura primaria: escápula-coracoides y a veces mesocoracoides. Tetrápodos: se reduce y desaparece la cintura secundaria supracleitral y el cleitro
Anura	ausente en estadios postmetamórficos	-	quiridio; alargamiento del miembro posterior, incluyendo los huesos tarsianos; fusión de los huesos del zeugopodio anterior y posterior, cuatro dígitos en el miembro anterior	miembro de tipo horizontal	2 tipos de cinturas: formadas por escápula, supraescápula, coracoides, epicoracoides (fusionados o articulados en la línea media; cinturas firmisternia y arcífera, respectivamente), y cintura secundaria con clavículas mixtas y cleitro reducido e incorporado a la supraescápula

Continua en página siguiente

Grupos	Tipo de aleta caudal	Tipos de rayos dérmicos sosteniendo las aletas	Tipo de miembro	Postura corporal según disposición de miembro	Elementos de la cintura escapular
Caudata	ausente en estadios postmetamórficos, cola lateralmente comprimida	-	quiridio; cuatro dígitos en el miembro anterior	horizontal/ transversal	-
Gymnophiona		-	pérdida de los miembros	-	-
Testudinata	-	-	quiridio; 5 dígitos; falanges reducidas en número en tortugas terrestres; configuración general de carpianos: 3 proximales, 2 centrales, 4 distales; configuración general de tarsianos: 2 proximales (generalmente fusionados en un protarso), 1 central y distales variables; hueso ganchoso	horizontal	escápula (hoja escapular + acromion), coracoides, interclavicula (fusionada al endoplastron), clavicula (fusionada al epiplastrón)
Rhynchocephalia				semierecta	escápula, coracoides y clavícula
Squamata (incluir caracteres de saurios ofidios y anfisbénidos en cada box, aclarando	-	-	quiridio; ausente o extremadamente reducido en ofidios; saurios con astrágalo y calcáneo formando un protarso en el miembro posterior en muchos grupos, 5 dígitos; configuración general de carpianos: 3 proximales, 1 central, 4 distales; tarsianos: 2 proximales (generalmente fusionados en un protarso), 1 central; hueso ganchoso	horizontal	saurios: escápula, coracoides y clavícula
Crocodylia	-	-	quiridio; quinto dígito reducido en el miembro posterior, metatarsiano 5 formando un hueso ganchoso; astrágalo sin tibial; calcáneo con tuber	semierecta	escápula, coracoides, interclavícula, esternón

Continua en página siguiente

Grupos	Tipo de aleta caudal	Tipos de rayos dérmicos sosteniendo las aletas	Tipo de miembro	Postura corporal según disposición de miembro	Elementos de la cintura escapular
Avemetatarsalia (Pan-Aves)			quiridio; de configuración variable; tendencia a pérdida de dígitos en el miembro anterior: aves con tres dígitos (de homología discutida) modificados junto con el resto del miembro formando un ala en la mayoría de los grupos; en dinosaurios presencia de tarsianos distales 3 y 4; tarsianos en aves fusionados a la tibia (proximales y centrales), formando un tibiotarso; distales formando una osificación que se fusiona a los metatarsianos, formando el tarsometatarso	parasagital	escápula, coracoides, clavícula, esternón
Mammalia (Monotremata, Metatheria, Eutheria)	-	-	quiridio; pentadáctilo o con reducción de dígitos (*e.g.*, 4, miembro posterior de algunos carnívoros; 2, muchos artiodáctilos, 1, muchos perisodáctilos)	transversal/ horizontal en monotremas; parasagital con articulación zeugo-autopódica en terios	escápula (con proceso coracoideo en metaterios y euterios), clavículas (dérmicas en marsupiales y monotremas, mixtas en euterios), pre-esterno-interclavícula en monotremas, metacoracoides y precoracoides en monotremas

GLOSARIO

Ancestro común: individuo hipotético (representado por los nodos en un árbol filogenético) del cual ramifican dos o más taxones.

Apomorfías: caracteres o estados de caracteres que son derivados respecto de caracteres o estados primitivos (plesiomorfías) y que identifican a un determinado taxón.

Arcos viscerales: estructuras esqueléticas (cartilaginosas u óseas) pares, que se desarrollan en la pared de la faringe (a partir de células de las crestas neurales), y son laterales (agnatos) o mediales (gnatostomados) a las bolsas branquiales. El primer arco funcional de gnatostomados se modifica en un arco mandibular, al que le siguen un arco hioideo y 5 o 6 arcos branquiales. En este grupo existe un relicto de un arco premandibular, el cual forma las trabéculas de la base del neurocráneo cartilaginoso.

Brazo de palanca: es la mínima distancia que existe entre la línea de acción de un músculo y el centro de rotación de una articulación. Es un estimador de la ventaja mecánica de un músculo así como también determina la acción muscular. Músculos con mayores brazos de palanca (o de momento) generan mayores momentos en la articulación para un determinado nivel de fuerza muscular ejercida.

Cladística: es una rama de la biología que establece relaciones de parentesco entre los organismos sobre la base de caracteres derivados o apomorfías. Constituye la base de la mayoría de los sistemas modernos de clasificación biológica que buscan agrupar a los organismos por sus relaciones evolutivas.

Contracción muscular: acortamiento de las fibras musculares bajo el estímulo del sistema nervioso. El estímulo viaja a través de un tipo de célula nerviosa llamada neurona motora.

Crestas neurales: células que se originan en los pliegues neurales del tubo neural en formación y luego migran hacia diferentes regiones del cuerpo, contribuyendo al desarrollo de diferentes tejidos y órganos. Estas células constituyen un cuarto tejido embrionario (ectomesodermo), exclusivo de los vertebrados.

Esclerótomo: región ventromedial de los somitos del mesodermo paraxial o epímero. Sus células se diferencian y migran alrededor del tubo neural y la notocorda formando gran parte del esqueleto axial (columna vertebral, la región postótica del neurocráneo, costillas y probablemente parte del esternón) y el tejido fibroso que sirve de envoltura y anclaje de la musculatura somática axial.

Homología: en un sentido amplio, equivalencia de partes (una misma estructura presente en distintos individuos). Este concepto incluye la homología primaria o anatómica, definida con base en los criterios topográfico, conectividad y/u origen embrionario, y homologia filogenética o secundaria, la cual refiere a la similitud que puede ser parsimoniosamente explicada a la ancestría omún.individuos,.Finalmente, la homología serial, es aquella en la que una misma estructura es repetida serialmente en un organismo (concepto de metamería). Para profundizar más en el tema de homología se sugiere consultar los trabajos teóricos de de Pinna (1991) y Rieppel (1994).

Mesoaxonia: condición presente en ungulados perisodáctilos, en donde el eje del autopodio y el sostén del peso del cuerpo pasa por el dígito 3, y suele ir acompañada por una reducción de dígitos.

Mesodermo paraxial o epímero: la más dorsal de las tres tres regiones principales en las que se divide inicialmente el mesodermo en la región troncal, y a diferencia de las otras dos (hipómero, ventral, y mesómero, intermedio), se extiende desde la porción port ótica de la cabeza hasta la cola. Se forman como condensaciones de células a modo de cordones paralelos a cada lado de la notocorda y en estadios avanzados es metamérico (somitos) y diferencia un esclerótomo (medial) y un dermo-miótomo (lateral).

Morfología funcional: disciplina que analiza de qué manera la forma causa, permite o restringe las funciones que puede realizar un organismo.

Ontogenia: secuencia de transformación o cambio estructural por la que atraviesa un organismo (sin que éste pierda su organización), que ocurre desde la fertilización del huevo o cigoto hasta la muerte, pasando por el estadio adulto, y que incluye a todos los procesos que operan en ese lapso de tiempo. La ontogenia embrionaria es aquella que ocurre antes del nacimiento.

Parafilético: grupo que incluye al ancestro común pero no a todos sus descendientes.

Paraxonia: condición presente en mamíferos ungulados artiodáctilos, en donde el eje del autopodio y el sostén del peso del cuerpo pasa entre los dedos tres y cuatro. En general va acompañada de una reducción de dígitos.

Tejidos conectivos: subyacen y dan sostén a otros tejidos y presentan un elevado contenido de matriz extracelular. Los diferentes tipos de tejidos conectivos se definen a partir del contenido de la matriz extracelular y las características de las células y pueden estar mineralizados, como los huesos y las dentinas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Allen, V. R., Kambic, R. E., Gatesy, S. M. y Hutchinson, J. R. (2017). Gearing effects of the patella (knee extensor muscle sesamoid) of the helmeted guineafowl during terrestrial locomotion. *Journal of Zoology*, 303(3), 178–187.

Amaral, C. R., Pereira, F., Silva, D. A., Amorim, A. y de Carvalho, E. F. (2017). The mitogenomic phylogeny of the Elasmobranchii (Chondrichthyes). *Mitochondrial DNA Part a*, 29(6), 867–878.

Anderson, J. S. (2008). Focal review: the origin(s) of modern amphibians. *Evolutionary Biology*, 35(4), 231–247.

Apesteguía, S. (2005). Evolution of the Hyposphene-Hypantrum Complex within Sauropoda. En V. Tidwell y K. Carpenter (Eds.), *Thunder-Lizards: The Sauropodomorph Dinosaurs*. Indiana University Press, (pp. 248–267). Indianapolis, USA.

Bakker, R. T. (1971). Dinosaur physiology and the origin of mammals. *Evolution*, 25(4), 636–658.

Bates, K. T. y Schachner, E. R. (2012). Disparity and convergence in bipedal archosaur locomotion. *Journal of the Royal Society Interface*, 9(71), 1339–1353.

Benjamin, M., Toumi, H., Ralphs, J. R., Bydder, G., Best, T. M. y Milz, S. (2006). Where tendons and ligaments meet bone: attachment sites ('entheses') in relation to exercise and/or mechanical load. *Journal of anatomy*, 208(4), 471–490.

Benton, M. J. (1999). *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 354(1388), 1423–1446.

Benton, M. J. (2015). *Vertebrate Palaeontology*. Cuarta edición. Wiley Blackwell.

Benton, M. J. y Clark, J. M. (1988). Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. En M. J. Benton (Ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volumen 1: Amphibians, Reptiles, Birds*. Clarendon Press, (pp. 295–338).

Bever, G. S., Lyson, T. R., Field, D. J. y Bhullar, B. A. S. (2015). Evolutionary origin of the turtle skull. *Nature*, 525(7568), 239–242.

Bever, G. S., Lyson, T. R., Field, D. J. y Bhullar, B. A. S. (2016). The amniote temporal roof and the diapsid origin of the turtle skull. *Zoology*, 119(6), 471–473.

Bishop, P. J., Cuff, A. R. y Hutchinson, J. R. (2021). How to build a dinosaur: Musculoskeletal modeling and simulation of locomotor biomechanics in extinct animals. *Paleobiology*, 47(1), 1–38.

Blits, K. C. (1999). Aristotle: form, function, and comparative anatomy. *The Anatomical Record*, 257(2), 58–63.

Blob, R. W. y Biewener, A. A. (2001). Mechanics of limb bone loading during terrestrial locomotion in the green iguana (*Iguana iguana*) and American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Experimental Biology*, 204(6), 1099–1122.

Boisvert, C. A. (2005). The pelvic fin and girdle of *Panderichthys* and the origin of tetrapod locomotion. *Nature*, 438(22/29), 1145–1147.

Bolt, J. R. (1991). Lissamphibian origins. En H-P. Schultze y L. Trueb (Eds.), *Origins of the higher groups of tetrapods: controversy and consensus*. Comstock Publishing Associates, (pp. 194–222). London, UK.

Borsuk-Bialynicka, M. y Evans, S. E. (2002). The scapulocoracoid of an Early Triassic stem-frog from Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 47(1), 79–96.

Botelho, J. F., Ossa-Fuentes, L., Soto-Acuña, S., Smith-Paredes, D., Nuñez-León, D., Salinas-Saavedra, M., Ruiz-Flores, M. y Vargas, A. O. (2014). New developmental evidence clarifies the evolution of wrist bones in the dinosaur–bird transition. *PLoS Biology*, 12(9), e1001957.

Brochu, C. A. (2001). Progress and future directions in archosaur phylogenetics. *Journal of Paleontology*, 76(6), 1185–1201.

Bronzati, M., Montefeltro, F. C. y Langer, M. C. (2015). Diversification events and the effects of mass extinctions on Crocodyliformes evolutionary history. *Royal Society open science*, 2(5), 140385.

Brusatte, S. L., Benton, M. J., Desojo, J. B. y Langer, M. (2010). The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *Journal of Systematic Palaeontology*, 8(1), 3–47.

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.

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.

Burch, S. H. y Carrano, M. T. (2012). An articulated pectoral girdle and forelimb of the abelisaurid theropod *Majungasaurus crenatissimus* from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(1), 1–16.

Carrano, M. T. y Hutchinson, J. R. (2002). Pelvic and hindlimb musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Morphology*, 253(3), 207–228.

Carroll, R. L. (1988). *Vertebrate paleontology and evolution*. Freeman & Co.

Cerda, I. A., Chinsamy, A., Pol, D., Apaldetti, C., Otero, A., Powell, J. E. y Martínez, R.N. (2017). Novel insight into the origin of the growth dynamics of sauropod dinosaurs. *Plos One*, 12, e0179707.

Clark, J. M. (1986). [Phylogenetic relationships of the crocodylomorph archosaurs]. Tesis doctoral, Faculty of the Division of Biological Sciences, University of Chicago, Illinois.

Coates, M. I. y Clack, J. A. (1991). Fish-like gills and

breathing in the earliest known tetrapod. *Nature*, 352(6332), 234–236.

Coues, E. (1894). *Key to North American birds*. Estes & Lauriat.

Croft, D. A. y Lorente, M. (2021). No evidence for parallel evolution of cursorial limb adaptations among Neogene South American native ungulates. *PLoS ONe*, 16(8), e0256371.

Danto, M., Witzmann, F., Pierce, S. E. y Fröbisch, N. B. (2017). Intercentrum versus pleurocentrum growth in early tetrapods: A paleohistological approach. *Journal of morphology*, 278(9), 1262–1283.

De Beer, G. R. (1937). *The development of the vertebrate skull*. University of Chicago Press.

de Braga, M. D. y Rieppel, O. (1997). Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 120(3), 281–354.

de Buffrenil, V., Laurin, M. y Jouve, S. (2021). Archosauromorpha: The Crocodylomorpha. En V. de Buffrénil, A. de Ricqlès, L. Zylbergerg y K. Padian (Eds.), *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology*. Taylor & Francis Group, (pp. 486–510).

De Iluliis, G. (2011). *The dissection of vertebrates. A laboratory manual*. Elsevier.

de la Fuente, M. S., Gonzalez-Ruiz, P. y Fernández, M. S. (2021). A juvenile specimen of *Neusticemys neuquina* (Testudinata: Thalassochelydia) from the Upper Jurassic of Neuquén Basin (Neuquén Province, Argentina). *Historical Biology*, 1–14.

Delp, S. L y Loan, J. P. (1995). A graphics-based software system to develop and analyze models of musculoskeletal structures. *Computers in Biology and Medicine*, 25(1), 21–34.

Delp, S. L y Loan, J. P. (2000). A computational framework for simulating and analysing human and animal movement. *IEEE Computing in Science & Engineering*, 2(5), 46–55.

De Pinna, M. C. (1991). Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7(4), 367–394.

de Ricqlès, A., de Buffrénil, V. y Laurin, M. (2021). Archosauromorpha: from Early Diapsids to Archosaurs. En V. de Buffrénil, A. de Ricqlès, L. Zylbergerg y K. Padian (Eds.), *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology*. Taylor & Francis Group, (pp. 467–485).

Duellman, W. E. y Trueb, L. (1986). *Biology of Amphibians*. Mc-Graw-Hill, New York.

Evans, S. E. (2003). At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. *Biological Reviews*, 78(4), 513–551.

Ezcurra, M. D. (2016). The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. *PeerJ*, 4, e1778.

Ezcurra, M. D., Nesbitt, S. J., Bronzati, M., Dalla Vecchia, F. M., Agnolin, F. L., Benson, R. B., Brissón Egli, F., Cabreira, S. F., Evers, S. W., Gentil, A. R., Irmis, R. B., Martinelli, A. G., Novas, F. E., da Silva, L. R., Smith, N. D., Stocker, M. R., Turner S. H. y Langer, M. C. (2020a). Enigmatic dinosaur precursors bridge the gap to the origin of Pterosauria. *Nature*, 588(7838), 445–449.

Ezcurra, M. D., Jones, A. S., Gentil, A. R. y Butler, R. J. (2020b). Early Archosauromorphs: the crocodile and dinosaur precursors. En D. Alderton y A. E. Scott (Eds.), *Encyclopedia of Geology, Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. Elsevier, (pp. 175–185).

Feng, Y. J., Blackburn, D. C., Liang, D., Hillis, D. M., Wake, D. B., Cannatella, D. C. y Zhang, P. (2017). Phylogenomics reveals rapid, simultaneous diversification of three major clades of Gondwanan frogs at the Cretaceous–Paleogene boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(29), E5864–E5870.

Ford, D. P. y Benson, R. B. (2020). The phylogeny of early amniotes and the affinities of Parareptilia and Varanopidae. *Nature Ecology & Evolution*, 4(1), 57–65.

Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F. J., Sire, J. Y., Zylberberg, L. y de Ricqlès, A. (1990). Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*, 1, 471–530.

Gardner, J. D. (2001). Monophyly and affinities of albanerpetontid amphibians (Temnospondyli; Lissamphibia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 131(3), 309–352.

Gatesy, S. M. y Baier, D. B. (2005). The origin of the avian flight stroke: a kinematic and kinetic perspective. *Paleobiology*, 31(3), 382–399.

Gauthier, J., Kluge, A. G. y Rowe, T. (1988). Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, 4(2), 105–209.

Gavrilov, K. (1959). *Curso de anatomía y fisiología comparadas*. Universidad Nacional de Tucuman.

Grassé, P. P. (1955). *Traité de Zoologie: anatomie, systématique, biologie*. Volumen 17. Masson et Cie, Paris.

Grigg, G. y Gans, C. (1993). Morphology and Physiology of the Crocodylia. *Fauna of Australia, Volume 2A, Amphibia and Reptilia*. Australian Government Publishing Service.

Grigg, G. y Kirshner, D. (2015). *Biology and Evolution of Crocodylians*. Cornell University Press.

Haines, R. W. (1969). Epiphyses and sesamoids. *Biology of the Reptilia*, 1(part 3), 81–115.

Hall, B. K. (2005). *Bones and cartilage: developmental and evolutionary skeletal biology*. Elsevier.

Harris, J. D. (2004). Confusing dinosaurs with mammals: tetrapod phylogenetics and anatomical terminology in the world of homology. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 281(2), 1240–1246.

Herrel, A., Van Damme, J. y Aerts, P. (2007). Cervical anatomy and function in turtles. En J. Wyneken, M. H. Godfrey y V. Bels (Eds.), *Biology of Turtles: From structures to strategies of life*. CRC Press, (pp. 163–212).

Hieronymus, T. L. (2016). Flight feather attachment in rock pigeons (*Columba livia*): covert feathers and smooth muscle coordinate a morphology wing. *Journal of Anatomy*, 229(5), 631–656.

Hildebrand, M. (1974). *Analysis of vertebrate structure*. John Wiley & Sons.

Hildebrand, M. (1988). Form and function in vertebrate feeding and locomotion. *American Zoologist*, 28(2), 727–738.

Hutchinson, J. R., Anderson, F. C., Blemker, S. S. y Delp, S. L. (2005). Analysis of hindlimb muscle moment arms in *Tyrannosaurus rex* using a three-dimensional musculoskeletal computer model: implications for stance, gait, and speed. *Paleobiology*, 31(4), 676–701.

Hutchinson, J. R. y Allen, V. (2009). The evolutionary continuum of limb function from early theropods to birds. *Naturwissenschaften*, 96(4), 423–448.

Jasinoski, S. C., Russell, A. P. y Currie, P. J. (2006). An integrative phylogenetic and extrapolatory approach to the reconstruction of dromaeosaur (Theropoda: Eumaniraptora) shoulder musculature. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 146(3), 301–344.

Jenkins, K. M., Jones, M. E., Zikmund, T., Boyde, A. y Daza, J. D. (2017). A review of tooth implantation among rhynchocephalians (Lepidosauria). *Journal of Herpetology*, 51(3), 300–306.

Jetz, W. y Pyron, R. A. (2018). The interplay of past diversification and evolutionary isolation with The oldest known stegocephalian (Sarcopterygii: Temnospondyli) from Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(2), 284–299.

Joyce, W. G. (2015). The origin of turtles: a paleontological perspective. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 324(3), 181–193.

Kardong, K. V. (2012). *Vertebrates: Comparative anatomy, function, evolution*. Sexta Edición. McGraw-Hill.

Kemp, T. S. (2006). The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(4), 1231–1247.

Lauder, G. V., Huey, R. B., Monson, R. K. y Jensen, R. J. (1995). Systematics and the study of organismal form and function. *BioScience*, 45(10), 696–704.

Laurent, R. F. (1986) Sous-classe des Lissamphibiens (Lissamphibia). Systématique. En P.-P. Grassé y M. Delsol (Eds.), *Traité de Zoologie, 14, Amphibiens, fasc. I-B*. Paris (Masson), (pp. 594–796).

Laurin, M. y Reisz, R. R. (1995). A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 113(2), 165–223.

Laurin, M. y Soler-Gijón, R. (2006). The oldest known stegocephalian (Sarcopterygii: Temnospondyli) from Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(2), 284–299.

Leardi, J. M., Pol, D. y Clark, J. M. (2020). Braincase anatomy of *Almadasuchus figarii* (Archosauria, Crocodylomorpha) and a review of the cranial pneumaticity in the origins of Crocodylomorpha. *Journal of Anatomy*, 237(1), 48–73.

Lee, J. C. (2001). Evolution of a secondary sexual dimorphism in the toad, *Bufo marinus*. *Copeia*, 4, 928–935.

Lee, M. S. Y. (1997). Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. *Zoological Journal of the Linnean society*, 120(3), 197–280.

Lee, M. S. Y. (2013). Turtle origins: insights from phylogenetic retrofitting and molecular scaffolds. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(12), 2729–2738.

Liem, K. F., Bemis, W. E., Walker Jr, W. F. y Grande, L. (2001). *Functional Anatomy of the Vertebrates*. Thomson: Brooks/Cole. The United States of America.

Long, J. A. y Gordon, M. S. (2004). The greatest step in vertebrate history: a paleobiological review of the fish-tetrapod transition. *Physiological and Biochemical Zoology*, 77(5), 700–719.

Lund, R. y Grogan, E. D. (1997). Relationships of the Chimaeriformes and the basal radiation of the Chondrichthyes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7(1), 65–123.

Lyson, T. R., Bever, G. S., Scheyer, T. M., Hsiang, A. Y. y Gauthier, J. A. (2013). Evolutionary origin of the turtle shell. *Current Biology*, 23(12), 1113–1119.

Lyson, T. R., Joyce, W. G. y Sertich, J. J. (2017). A new chelydroid turtle, *Lutemys warreni*, gen. et

sp. nov., from the Upper Cretaceous (Campanian) Kaiparowits Formation of southern Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(6), e1390672.

MacDougall, M. J., Modesto, S. P., Brocklehurst, N., Verrière, A., Reisz, R. R. y Fröbisch, J. (2018). Commentary: a reassessment of the taxonomic position of mesosaurs, and a surprising phylogeny of early amniotes. *Frontiers in Earth Science*, 6, 99.

Maddin, H. C., Venczel, M., Gardner, J. D. y Rage, J. C. (2013). Micro-computed tomography study of a three-dimensionally preserved neurocranium of *Albanerpeton* (Lissamphibia, Albanerpetontidae) from the Pliocene of Hungary. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(3), 568–587.

Maidment, S. C. y Barrett, P. M. (2011). The locomotor musculature of basal ornithischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(6), 1265–1291.

Marjanović, D. y Laurin, M. (2007). Fossils, molecules, divergence times, and the origin of lissamphibians. *Systematic Biology*, 56(3), 369–388.

McGowan, C. (1999). *A practical guide to vertebrate mechanics*. Cambridge University Press.

McGowan, G. J. (2002). Albanerpetontid amphibians from the Lower Cretaceous of Spain and Italy: a description and reconsideration of their systematics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 135(1), 1–32.

Meteyer, C. U., Loeffler, I. K., Fallon, J. F., Converse, K. A., Green, E., Helgen, J. C., Kersten, S., Levey, R., Eaton-Poole, L. y Burkhart, J. G. (2000). Hind limb malformations in free-living northern leopard frogs (*Rana pipiens*) from Maine, Minnesota, and Vermont suggest multiple etiologies. *Teratology*, 62, 151–171.

Milner, A. R. (1988). The relationships and origin of the living amphibians. En M. J. Benton (Ed.), *The phylogeny and classification of the tetrapods, vol. 1. Amphibians, reptiles, birds*. Academic Press, (pp. 59–102). New York.

Milner, A. R. y Sequeira, S. E. K. (1993). The temnospondyl amphibians from the Viséan of east Kirkton, West Lothian, Scotland. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 84(3-4), 331–361.

Mivart, G. J. (1881). *The cat. An introduction to the study of backboned animals, especially mammals*. John Murray, London.

Montero, R. y Autino, A. G. (2018). *Sistemática y filogenia de los vertebrados. Con énfasis en la fauna argentina*. Editorial independiente, San Miguel de Tucumán, Argentina.

Müller, J. (2004). The relationships among diapsid reptiles and the influence of taxon selection. En G. Arratia, M. V. H. Wilson y R. Cloutier (Eds.), *Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, (pp. 379–408). München, Germany.

Nesbitt, S. J. (2011). The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 352, 1–292.

Nesbitt, S. J., Sidor, C. A., Irmis, R. B., Angielczyk, K. D., Smith, R. M. y Tsuji, L. A. (2010). Ecologically distinct dinosaurian sister group shows early diversification of Ornithodira. *Nature*, 464(7285), 95–98.

Nesbitt, S. J., Butler, R. J., Ezcurra, M. D., Barrett, P. M., Stocker, M. R., Angielczyk, K. D., Smith, R. M. H., Sidor, C. A., Niedźwiedzki, G., Sennikov, A. G. y Charig, A. J. (2017a). The earliest bird-line archosaurs and the assembly of the dinosaur body plan. *Nature*, 544(7651), 484–487.

Nesbitt, S. J., Butler, R. J., Ezcurra, M. D., Charig, A. J. y Barrett, P. M. (2017b). The anatomy of *Teleocrater rhadinus*, an early avemetatarsalian from the lower portion of the Lifua Member of the Manda Beds (Middle Triassic). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(sup1), 142–177.

Ossa-Fuentes, L., Soto-Acuña, S., Bona, P., Sallaberry, M. y Vargas, A. O. (2022). Developmental evolution of the distal ankle in the dinosaur–bird transition. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 338(1–2), 119–128.

Otero, A. (2018). Forelimb musculature and osteological correlates in Sauropodomorpha (Dinosauria, Saurischia). *PLoS One*, 13(7), e0198988.

Otero, A., Gallina, P. A. y Herrera, Y. (2010). Pelvic musculature and function of *Caiman latirostris*. *The Herpetological Journal*, 20(3), 173–184.

Otero, A., Allen, V., Pol, D. y Hutchinson, J. R. (2017). Forelimb muscle and joint actions in Archosauria: insights from *Crocodylus johnstoni* (Pseudosuchia) and *Mussaurus patagonicus* (Sauropodomorpha). *PeerJ*, 5, e3976.

Paulina–Carabajal, A. (2015). Guía para el estudio de la neuroanatomía de dinosaurios Saurischia, con énfasis en Theropoda basales. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 15(1), 108–142.

Pawlina, W. y Ross, M. H. (2020). *Histology: a text and atlas: with correlated cell and molecular biology*. Lippincott Williams & Wilkins.

Pereyra, M. E., Bona, P., Cerda, I. A. y Desántolo, B. (2019). Osteohistological correlates of muscular attachment in terrestrial and freshwater Testudines. *Journal of anatomy*, 234(6), 875–898.

Pinheiro, F. L., França, M. A. G., Lacerda, M. B., But-

ler, R. J. y Schultz, C. L. (2016). An exceptional fossil skull from South America and the origins of archosauriform radiation. *Scientific Reports*, 6(1), 1–7.

Pol, D., Rauhut, O. W. M., Lecuona, A., Leardi, J. M., Xu, X. y Clark, J. M. (2013). A new fossil from the Jurassic of Patagonia reveals the early basicranial evolution and the origins of Crocodyliformes. *Biological Reviews*, 88(4), 862–872.

Pough, F. H., Janis, C. M. y Heiser, J. B. (1999). *Vertebrate life*. Prentice Hall. Upper Saddle River, NJ.

Radinsky, L. B. (1987). *Evolution of vertebrate design*. University of Chicago Press.

Raup, D. M. y Stanley, S. M. (1971). *Principles of Paleontology*. W.H. Freeman, San Francisco.

Regnault, S., Allen, V. R., Chadwick, K. P. y Hutchinson, J. R. (2017). Analysis of the moment arms and kinematics of ostrich (*Struthio camelus*) double patellar sesamoids. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 327(4), 163–171.

Reiss, J. O. (2002). The phylogeny of amphibian metamorphosis. *Zoology*, 105(2), 85–96.

Reynolds, S. H. (1897). *The vertebrate skeleton*. Cambridge University Press.

Richter, M. y Underwood, C. (2018). Origin, development and evolution of the fish skull. En Z. Johanson, C. Underwood y M. Richter (Eds.), *Evolution and development of fishes*. Cambridge University Press, (pp. 144–159).

Rieppel, O. (1994). Homology, topology: the history of modern debates. En B. K. Hall (Ed.), *Homology: The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, (pp. 63–100).

Rieppel, O. y Reisz, R. R. (1999). The origin and early evolution of turtles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30(1), 1–22.

Romer, A. S. (1923). Crocodilian pelvic muscles and their avian and reptilian homologues. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 48, 533–552.

Romer, A. S. (1956). *Osteology of the Reptiles*. Krieger Publishing Company, Florida.

Rowe, T. (1986). Homology and evolution of the deep dorsal thigh musculature in birds and other Reptilia. *Journal of Morphology*, 189(3), 327–346.

Rudwick, M. J. S. (1964). The inference of function from structure in fossils. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 15(57), 27–40.

Russell, A. P. y Wu, X. C. (1997). The Crocodylomorpha at and between geological boundaries the Baden-Powell approach to change? *Zoology*, 100, 164–182.

Ruta, M., Pisani, D., Lloyd, G. T. y Benton, M. J. (2007). A supertree of Temnospondyli: cladogenetic patterns in the most species-rich group of early tetrapods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1629), 3087–3095.

San Mauro, D., Vences, M., Alcobendas, M., Zardoya, R. y Meyer, A. (2005). Initial diversification of living amphibians predated the breakup of Pangaea. *The American Naturalist*, 165(5), 590–599.

Schoch, R. R. (2014). *Amphibian evolution: the life of early land vertebrates*. John Wiley & Sons.

Schwarz, D., Frey, E. y Meyer, C. A. (2007). Pneumaticity and soft-tissue reconstructions in the neck of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52(1), 167–188.

Sereno, P. (1991). Basal Archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11(4), 1–53.

Sereno, P. C., Martínez, R. N. y Alcober, O. (2013). Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(6), 83–179.

Sigurdsen, T. y Green, D. M. (2011). The origin of modern amphibians: a re-evaluation. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 162(2), 457–469.

Sisson, S. y Grossman, J. D. (1982). *Anatomía de los animales domésticos*. Salvat Editores.

Stanley, S. M. (1970). *Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca)*. Geological Society of America, Memoir 125. The Geological Society of America.

Stone, J. R. y Hall, B. K. (2002). Latent homologues for the neural crest as an evolutionary novelty. *Evolution & Development*, 6(2), 123–129.

Tambussi, C. P., Mendoza, R., Degrange, F. J. y Picasso, M. B. (2012). Flexibility along the neck of the Neogene terror bird *Andalgalornis steulleti* (Aves: Phorusrhacidae). *PLoS ONE*, 7(5), e37701.

Trueb, L. y Cloutier, R. (1991). A Phylogenetic investigation of the inter-and intrarelationships of the Lissamphibia (Amphibia: Temnospondyli). En L. Trueb y R. Cloutier (Eds.), *Origins of the higher groups of tetrapods*. Cornell University Press, (pp. 223–314).

Underwood, C. J. (2006). Diversification of the Neoselachii (Chondrichthyes) during the Jurassic and Cretaceous. *Paleobiology*, 32(2), 215–235.

Vasil'eva, A. B. y Smirnov, S. V. (2001). Pedicellate teeth and the problems of amphibian phylogeny. *Doklady Biological Sciences*, 376(5), 89–90.

Vickaryous, M. K. y Hall, B. K. (2006). Homology of the reptilian coracoid and a reappraisal of the evolution and development of the amniote pectoral apparatus. *Journal of anatomy*, 208(3), 263–285.

Vizcaíno, S. F., Toledo, N., Cassini, G. H. y Bargo, M. S. (este volumen). Nuevos enfoques paleobiológicos: bases conceptuales de morfología funcional, biomecánica y ecomorfología. En B. J. González Riga, L. Ortiz Davis y M. B. Tomaselli (Eds.), *Los vertebrados fósiles, Vol. I*. Fundación Félix de Azara.

Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Cassini, G. H. y Toledo, N. (2016). *Forma y función en paleobiología de vertebrados*. Edulp.

Wagner, G. P. y Chiu, C. H. (2001). The tetrapod limb: a hypothesis on its origin. *Journal of Experimental Zoology*, 291(3), 226–240.

Weishampel, D. B. y Thomason, J. (1995). Fossils, function, and phylogeny. En J. Thomason (Ed.), *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge University Press, (pp. 34–54).

Werneburg, I. y Sánchez-Villagra, M. R. (2009). Timing of organogenesis support basal position of turtles in the amniote tree of life. *BMC Evolutionary Biology*, 9(1), 1–9.

Westoll, T. S. (1943). The origin of the tetrapods. *Biological Reviews*, 18(2), 78–98.

Wilhite, D. R. (2003). [Biomechanical reconstruction of the appendicular skeleton in three North American Jurassic sauropods]. Tesis Doctoral, Louisiana State University and Agricultural & Mechanical College. Inédita. 185 p.

Wilson, J. A. (2006). Anatomical nomenclature of fossil vertebrates: standardized terms or 'lingua franca'?. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(3), 511–518.

Wilson, J. A. y Sereno, P. C. (1998). Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(S2), 1–79.

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. y Thomason, J. J. (1995). The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. En J. Thomason (Ed.), *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge University Press, (pp. 19–33).

Witton, M. P. (2015). Were early pterosaurs inept terrestrial locomotors?. *PeerJ*, 3, e1018.

Wu, X. C., Russell, A. P. y Brinkman, D. B. (1997). Discussion: phylogenetic relationships of *Sineoamphisbaena hexatabularis*: further considerations. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 34(6), 883–885.

Zhu, M. y Ahlberg, P. E. (2004). The origin of the internal nostril of tetrapods. *Nature*, 432(7013), 94–97.

BASES CONCEPTUALES DE MORFOLOGÍA FUNCIONAL, BIOMECÁNICA Y ECOMORFOLOGÍA

- Sergio F. Vizcaíno
- Néstor Toledo
- Guillermo H. Cassini
- M. Susana Bargo

EL "NUEVO" ENFOQUE FORMA-FUNCIÓN EN PALEOBIOLOGÍA DE VERTEBRADOS

La **paleobiología** es la rama de las ciencias naturales cuyo objetivo es dilucidar las adaptaciones de los organismos extintos y su forma de vida. Así fue definida por primera vez por el paleontólogo austríaco Othenio Abel (1875–1946) en su libro "*Principios de la paleobiología de los vertebrados*" (Abel, 1911; Figura 7.1.A).

Dado que la observación directa del comportamiento o la medición de variables fisiológicas y ecológicas es imposible en organismos extintos, los enfoques paleobiológicos están dirigidos a reconstruir sus modos de vida a partir de los fósiles disponibles (Jackson y Erwin, 2006), incluyendo sus interacciones con otros organismos y su relación con el resto del ambiente.

La paleobiología moderna comenzó a instalarse definitivamente en los programas de investigación paleontológicos a inicios de la década de 1970 (MacLeod en Sánchez Villagra y MacLeod, 2014: 247). Dos importantes contribuciones fueron *Evolutionary paleontology and the science of form* (Gould, 1970) y *Models in Paleobiology* (Schopf, 1972), si bien esta última fue considerada seminal y promisoria, pero también cuestionada por el valor potencial de sus modelos (ver Deevey, 1974; Demar, 1973; Rowell, 1972).

La capacidad de los organismos para realizar las actividades de su vida diaria está condicionada en gran medida por el diseño de sus sistemas mecánicos (*i.e.*, esqueleto, dientes, músculos, tendones y ligamentos). Esto es significativo para la paleobiología de vertebrados, pues en el registro fósil la información más abundante proviene de los huesos y dientes fosilizados. Así, principalmente en el Hemisferio Norte, desde la década de 1970 muchos investigadores adhirieron a modelos basados en la existencia de una **correlación forma-función.** Este principio sostiene que, puesto que existe una estrecha relación entre ambos componentes, puede inferirse la función a partir de la forma. Esta aproximación tiene raíces en las ideas del anatomista francés George Cuvier (1769–1832) y su **principio de correlación de las partes**.

Entre los paleobiólogos que adhirieron a este principio, Leonard B. Radinsky (1937–1985) contribuyó significativamente al desarrollo de los estudios de paleobiología de vertebrados basados en la correlación forma-función. Radinsky realizó estudios formales aplicando técnicas multivariadas de análisis de la morfología funcional en cráneos de mamíferos, pero probablemente su contribución más influyente fue su libro *The Evolution of Vertebrate Design* (Radinsky, 1987; Figura 7.1.B). Esta obra, escrita en un estilo comprensible y acompañado por originales ilustraciones, ha inspirado a numerosos investigadores jóvenes a adoptar enfoques funcionales en paleobiología (*e.g.* Bonnan, 2016; Cassini *et al*., 2021a, Vizcaíno *et al*., 2016; Vizcaíno y Bargo, 2021).

Para la misma época en América del Sur, particularmente en Argentina, los influyentes paleontólogos Osvaldo Reig (1929–1992) y Rosendo Pascual (1925–2012) fomentaban el desarrollo de los estudios de paleobiología de vertebrados con un enfoque forma-función (Vizcaíno *et al*., 2016: 11–12; Figura 7.2). Por entonces, en este continente el acceso a las publicaciones y a las grandes colecciones de especímenes actuales de América del Norte y Europa era bastante limitado y no había profesionales formados para asesorar a los estudiantes de doctorado en los fundamentos conceptuales de la paleobiología y sus metodologías. Después de algunas pu-



Figura 7.1. A, Othenio Lothar Franz Anton Louis Abel (1875–1946) o, simplemente, Othenio Abel. Paleontólogo y biólogo evolucionista austríaco nacido en Viena. Además de las ciencias naturales estudió leyes. Enseñó paleontología en la Universidad de Viena desde 1917 hasta 1934. Foto publicada en *Az ősvilági élet írta Dr Lambrecht Kálmán* en Hungría en 1938. Fue autor del libro *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere* (Principios de la paleobiología de los vertebrados) publicado en 1911. **B**, Leonard Burton Radinsky (1937–1985). Paleontólogo norteamericano nacido en Staten Island, Nueva York. Su interés particular fue la anatomía funcional de mamíferos fósiles y fue un notable propulsor de la paleoneurología. Activista político, se comprometió con la justicia social en el mundo más allá de su laboratorio. Foto cortesía de su hijo Adam Radinsky.

blicaciones iniciales (Fariña, 1985, 1988; Goñi y Goin, 1988), la paleobiología con una aproximación forma-función comenzó a instalarse firmemente en la región en la década de 1990. De esta manera se desarrollaron investigaciones alternativas y complementarias a los tradicionales enfoques sistemáticos, filogenéticos, bioestratigráficos y paleobio-



Figura 7.2. Rosendo Pascual (1925–2012; izquierda) y Osvaldo Alfredo Reig (1929–1992; derecha) durante las I Jornadas Argentinas de Mastozoología (26 al 28 de septiembre de 1985, Mendoza, Argentina). Pascual fue un paleontólogo argentino nacido en Mendoza. Llevó a cabo toda su actividad científica en la Universidad Nacional de La Plata, desde donde formó uno de los grupos de paleontólogos de vertebrados más numeroso del mundo y logró proyectarse como uno de los científicos de mayor reconocimiento internacional de su época. Reig fue un multifacético biólogo evolucionista argentino nacido en Buenos Aires. Actuó en las universidades de Buenos Aires, Tucumán y Mar del Plata y en el Instituto Miguel Lillo de Tucumán de Argentina, en la Universidad Central, la Universidad de Los Andes y la Universidad Simón Bolívar de Venezuela, en la Universidad de Chile y la Universidad Austral de Chile y en la Universidad de Barcelona y el Museo de Ciencias Naturales de Madrid de España. Foto gentileza de la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM).

geográficos. Hoy, por todo lo señalado, sería justo decir que el "nuevo" enfoque en paleobiología lleva varias décadas de desarrollo.

En los dos libros publicados por los autores de este capítulo sobre forma y función aplicada a la paleobiología de vertebrados, (Vizcaíno et al., 2016, 2024) recopilan múltiples herramientas conceptuales y metodológicas desarrolladas por paleobiólogos durante las últimas décadas, proporcionando un punto de partida para estudiantes e investigadores noveles interesados en esta disciplina. En las próximas secciones presentamos una síntesis actualizada sobre algunas de estas aproximaciones.

MARCO CONCEPTUAL Y DEFINICIONES

Uno de los conceptos asociados al principio de correlación forma-función es el de **diseño biológico**. Aunque algunos investigadores han preferido descartar su aplicación para evitar su asociación a lo que se conoce como "diseño inteligente", el término es utilizado frecuentemente por muchos biólogos, dando por sentado que detrás del diseño biológico no existen planes prefijados ni diseñador. Se define como **diseño biológico** a las formas, producto de soluciones muchas veces recurrentes a problemas funcionales comunes, que los organismos desarrollan a través de la evolución (Vizcaíno *et al*., 2016). Estas soluciones pueden ser estudiadas mediante la comprensión que la ingeniería aporta a aquellos problemas, lo que reafirma la aplicación del término diseño.

Una manera muy aceptada de inferir aspectos paleobiológicos es la aplicación del **principio de actualismo**, por el que se infieren los eventos del pasado por analogía con los procesos observables que actúan en el presente. Esta es una de las herramientas conceptuales más fuertes para modelar la estructura-función e inferir el comportamiento de especies extintas a partir de especies actuales. El concepto deriva del de uniformismo, la constancia de las variables físicas y los procesos a lo largo de la historia de la Tierra, y suele expresarse como "el presente es la

clave del pasado". En conjunto, estos conceptos han estado y continúan estando entre los paradigmas más robustos de las ciencias de la Tierra.

En este contexto, Radinsky (1987: 8) sostenía que la correlación forma-función implicaba identificar los comportamientos o funciones que se correlacionan con una forma anatómica particular en especies vivientes. Este conocimiento formaría la base para la inferencia de función a partir de la forma en organismos extintos. Ciertamente, las inferencias sobre funciones en estos organismos deben considerar la filogenia, ya que la morfología representa un compromiso de grado variable entre la adaptación del organismo y su historia evolutiva. La aplicabilidad del principio se reduce cuando la afinidad filogenética no es muy estrecha o cuando los linajes desarrollan morfologías no representadas en el rango de variabilidad de sus parientes actuales. Más aún, si un linaje desarrolla un fenotipo adaptado a una determinada condición ambiental, no necesariamente debe ser idéntico a los modelos actuales. En estos casos la aplicación de un enfoque actualista estricto y simplista puede producir reconstrucciones poco realistas o inverosímiles. Esto no invalida el actualismo y el uso de análogos, pero sugiere la necesidad de aplicar otros enfoques en las relaciones forma-función, que no necesariamente se extraen de especies existentes estrechamente relacionadas. Limitar la comparación únicamente a organismos actuales incurre en la falacia de asumir que el espectro de combinaciones forma-función presente en la actualidad es representativo de todas las posibles soluciones de diseño del pasado (ver Nieto Díaz y Rodríguez, 2003). Cuando la morfología del organismo extinto es tan radicalmente diferente de la de cualquier organismo viviente que hace que su uso como modelo plausible sea altamente dudoso, se puede apelar a análogos mecánicos (ver Aproximaciones Metodológicas). Esto plantea la posibilidad de registrar patrones de correlación forma-función en organismos extintos con morfologías no encontradas entre organismos actuales y la posibilidad de utilizarlos como modelos de comparación para otros organismos extintos (véase recuadro Actualismo Ingenuo y "Fosilismo").

Además, al igual que en otras disciplinas históricas, los paleobiólogos se enfrentan a datos incompletos: no pueden realizar la observación en vivo de los comportamientos de sus objetos de estudio ni manipularlos experimentalmente. Esto ha llevado a algunos filósofos y científicos a ser pesimistas sobre el potencial epistémico de las ciencias históricas, incluyendo la paleobiología. Sin embargo, usando como ejemplo el análisis de un artículo sobre la paleobiología del marsupial extinto *Thylacoleo carnifex* (Pleistoceno de Australia), el filósofo de la ciencia Adrian Currie afirma que las ciencias históricas a menudo producen hipótesis plausibles y sofisticadas basadas en dos características metodológicas (Currie, 2015). En primer lugar, considera que los científicos históricos son **omnívoros metodológicos** que construyen herramientas epistémicas especialmente diseñadas para generar evidencia sobre temas de investigación altamente específicos. Esto les permite reunir múltiples líneas de evidencia independientes y así maximizar su alcance epistémico. En segundo lugar, su enfoque se asemeja a un andamiaje de investigación: la investigación avanza de manera fragmentaria y la información solo adquiere relevancia como evidencia una vez que ciertas hipótesis están bien respaldadas.

Además de la identificación de un marco conceptual, los programas de investigación requieren de la definición de términos para

ACTUALISMO INGENUO Y "FOSILISMO"

Vizcaíno *et al*. (2017, 2018) señalaron que la aplicación estricta y simplista del actualismo puede producir interpretaciones no realistas, lo que calificaron como **actualismo ingenuo**. La morfología y el comportamiento de una especie están determinados por una interacción compleja de filogenia y adaptación. Por ello, no se puede suponer que la morfología de un animal extinto refleje estrictamente el nicho y el hábitat que ocupan sus parientes actuales. Por ejemplo, los perezosos terrestres y gliptodontes (Xenarthra) de gran tamaño difieren tanto de sus parientes actuales, los perezosos arborícolas y los armadillos, que fácilmente sugieren modos de vida marcadamente diferentes (Figura 7.3). Más aún, las proporciones lineales del esqueleto apendicular, indican que muchos xenartros extintos se parecen más a representantes actuales de otros grupos de mamíferos (Vizcaíno *et al*., 2018). Además, algunas de las ecuaciones derivadas de los xenartros actuales producen resultados poco realistas como producto de diferencias dimensionales y de forma entre la mayoría de los xenartros extintos y vivientes. En el caso del perezoso gigante *Megatherium americanum*, de tamaño aproximado al de un elefante, una estimación de su masa corporal utilizando el diámetro transverso del fémur (cuya morfología es muy particular) puede arrojar resultados de casi 100 toneladas (Fariña *et al*., 1998). También se ha postulado que "el pasado puede ser la clave del presente" o, incluso, "del futuro": Por ejemplo, estructuras icnológicas que se describieron e interpretaron originalmente como exclusivamente fósiles fueron más tarde identificadas también en ambientes actuales (**uniformismo inverso**; Frey y Seilacher, 1980).

De este modo se pueden predecir patrones o eventos geológicos futuros basados en el estudio de eventos y procesos pasados y presentes (Doe, 1983).

Finalmente, Vizcaíno (2014) propuso un enfoque con formas extintas bien caracterizadas biomecánicamente como análogas para la interpretación paleobiológica de formas extintas lejanamente relacionadas o sin representantes vivientes. Es decir "el pasado puede ser una clave para el pasado". Kay *et al*. (2021) se refirieron a este enfoque como "**fosilismo**".



Figura 7.3. Restricciones al uso de los representantes actuales filogenéticamente más cercanos como modelo en paleobiología. En el primer plano el perezoso de tres dedos *Bradypus*, de menos de 5 kg y hábitos estrictamente arborícolas. En el fondo, el perezoso gigante extinto *Megatherium*, de varias toneladas de peso. En ambos casos se presenta una silueta humana como referencia de tamaño. El extremo tamaño de *Megatherium* permite descartar fácilmente la posibilidad de trepar árboles y los rasgos de su esqueleto poscraneano difieren notablemente de los de su pariente actual.

generar un lenguaje que evite (o disminuya en la mayor medida posible) ambigüedades indeseadas en la comunicación. Presentamos aquí algunos términos que consideramos más relevantes para una aproximación forma-función a la paleobiología de vertebrados.

La **morfología** es el estudio de la forma (incluido el tamaño) y la estructura de los organismos. Implica aspectos de la organización del organismo (anatomía) que pueden estar acoplados a un resultado funcional (complejo forma-función). Por lo tanto, es necesario vincular la morfología con la función que las estructuras pueden (o podrían) realizar y luego inferir su posible significado biológico.

Siguiendo a Bock y von Wahlert (1965) y Plotnick y Baumiller (2000), se define como **rasgo** a cualquier parte, atributo o carácter de un organismo, sea morfológico, de comportamiento, fisiológico, etc., y como **forma** (en inglés, *form*) a la apariencia, configuración o composición de un rasgo, incluyendo el tamaño. Para la forma con exclusión del tamaño (en inglés, *shape*), se utilizan los términos **figura**, silueta o contorno. Para Dullemeijer y Barel (1977), la forma (cada rasgo) tiene cinco atributos o dimensiones: presencia, posición, silueta, tamaño y estructura. Asimismo, se distingue **función** (qué efecto produce un rasgo) de **facultad** (la actividad que puede hacer el organismo con esa función) y de **rol biológico** (para qué se utiliza la facultad). La distinción entre estos últimos tres términos puede quedar más clara con un par de ejemplos que reportamos a continuación. En mamíferos, como los armadillos (Vizcaíno *et al*., 2016: fig. 1.7), la contracción del músculo tríceps produce extensión del antebrazo (función) al cavar (facultad) para construir un refugio u obtener alimento (rol biológico). En vertebrados voladores (Figura 7.4), al atravesar el aire el ala produce sustentación (función), permitiéndole al animal volar (facultad) para desplazarse o procurarse alimento (rol biológico), entre otras cosas. En suma, un estudio paleobiológico integral implica una secuencia de análisis que incluye describir la forma, modelar o inferir la función, generar hipótesis sobre las facultades y especular sobre el rol biológico (Vizcaíno *et al*., 2016, 2018).

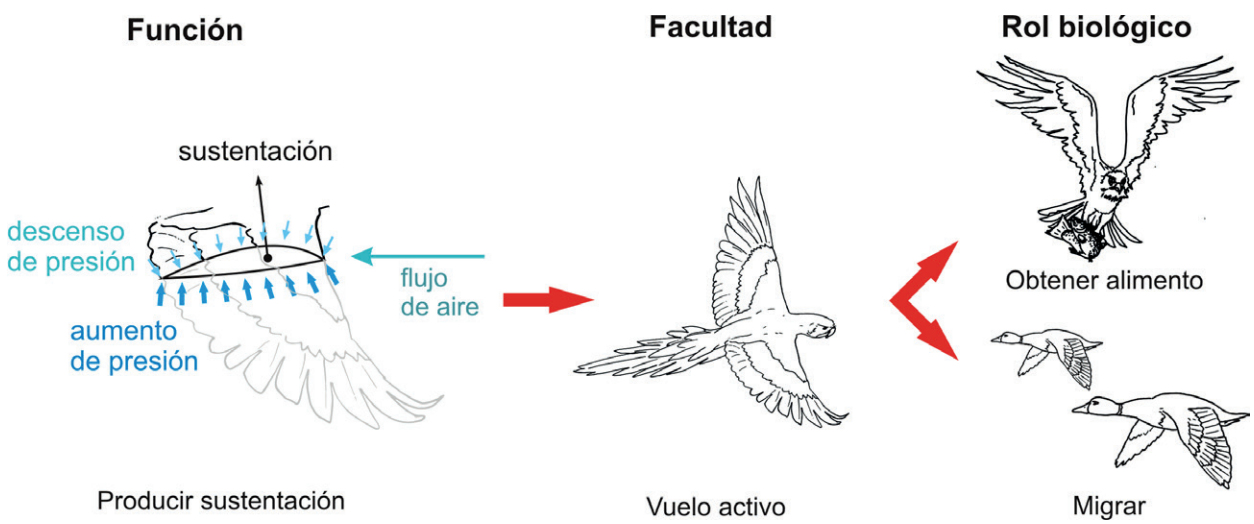


Figura 7.4. Ejemplo del uso de los términos función, facultad y rol biológico. En vertebrados voladores, la función del perfil alar es producir sustentación al atravesar el aire, lo que otorga al animal la facultad de volar que puede utilizar para diferentes roles biológicos, como obtener alimento o migrar.

PROTOCOLO PARA ESTUDIOS PALEOBIOLÓGICOS

Basándose en la correlación forma-función, los paleobiólogos han identificado tres atributos esenciales para hacer una caracterización paleobiológica básica de determinado taxón: **tamaño corporal**, **alimentación** y **preferencia y uso de sustrato** (Figura 7.5). El tamaño corporal influye notablemente en la historia de vida y los procesos de un organismo. Casi todas las variables biológicas están influidas decisivamente por, o correlacionadas con, el tamaño corporal. Como ejemplos se pueden mencionar el metabolismo, las dimensiones de los huesos de los miembros y la biomecánica de la locomoción, aspectos ecológicos como la densidad poblacional y el área de acción (*home range*), la organización y el comportamiento social y hasta la tendencia a la extinción. Asimismo, la morfología de los sistemas locomotor y mandibular permite interpretar los movimientos para los que están optimizados. El análisis del aparato locomotor permite realizar inferencias sobre el tipo de sustrato preferido y la forma en

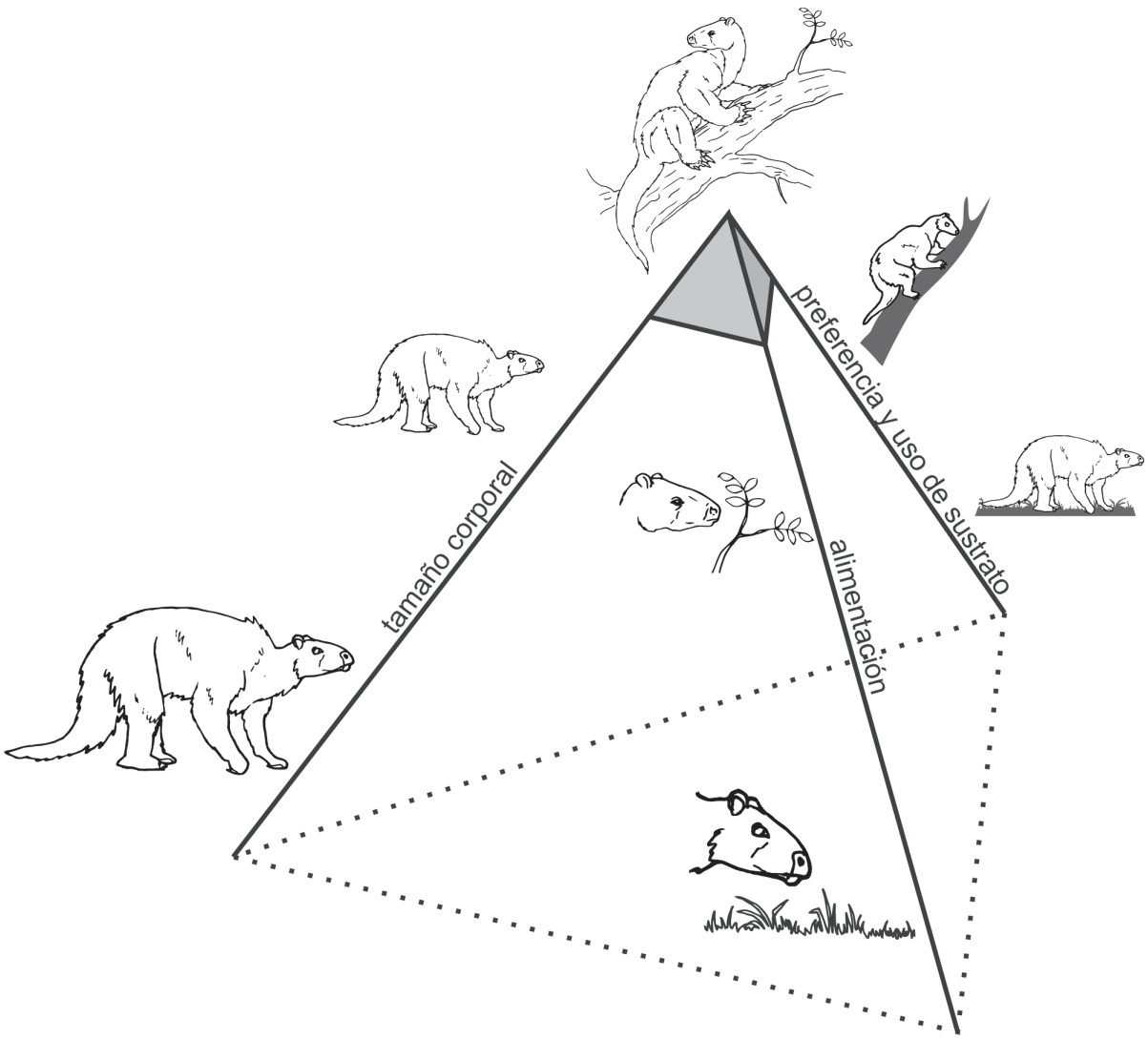


Figura 7.5. Protocolo para estudios paleobiológicos. Tamaño corporal, alimentación y preferencia y uso del sustrato, constituyen un trípode que sostiene la caracterización paleobiológica basada en un enfoque forma-función.

que éste es utilizado por el organismo (incluyendo diferentes modos de locomoción). El estudio de las quijadas y los dientes aporta información sobre la dieta del animal.

Reflejando los conceptos de Currie (ver más arriba), Vizcaíno *et al*. (2016) se han referido a la integración de los tres atributos biológicos mencionados como un **protocolo básico para estudios paleobiológicos** (el "andamiaje de investigación" de Currie) basados en la correlación forma-función. La aplicación de este protocolo permite interpretar a los organismos en su contexto paleoecológico, ya sea considerando una única especie (**paleoautoecología**) o las interacciones entre dos o más especies (**paleosinecología**). Además, la aplicación de otros enfoques permite la consideración de una gama más amplia de factores bióticos (como la paleohistología) o abióticos (como la tafonomía, icnología y paleontología isotópica) que permiten poner a prueba las hipótesis de correlación forma-función (la "omnivoría metodológica" de Currie) y contribuyen al desarrollo de reconstrucciones paleosinecológicas.

APROXIMACIONES METODOLÓGICAS

En esta sección se presentan algunas herramientas metodológicas que se pueden aplicar separadamente o en conjunto, como peldaños del andamiaje de investigación para llevar a cabo el protocolo básico mencionado. Estas herramientas incluyen la estimación del tamaño corporal y los análisis de correlación forma-función mediante la morfología funcional, la biomecánica y la ecomorfología. A modo de introducción sintética, la **morfología funcional** analiza cómo la forma permite o limita las funciones que puede realizar un organismo; la **biomecánica** analiza las relaciones entre la forma y la función en los organismos utilizando principios físicos y de ingeniería; finalmente, la **ecomorfología** analiza la variación de la forma en relación con el ambiente, la ontogenia y la filogenia (Plotnick y Baumiller, 2000). Un tratamiento mucho más detallado puede encontrarse en Vizcaíno *et al*. (2016, 2024).

Estimación del tamaño corporal

Los estudios de forma-función en paleobiología utilizan con frecuencia medidas que deben correlacionarse con el tamaño antes de hacer ulteriores interpretaciones. En general cualquier longitud puede usarse como representación o evaluación del tamaño; por ejemplo, largo, ancho o altura. Sin embargo, estas últimas no captan necesariamente el tamaño en un sentido tan biológicamente significativo como la masa.

Evaluar el tamaño en términos de masa (por lo tanto, masa corporal o tamaño corporal) facilita las comparaciones y proporciona una medida mucho más significativa porque brinda información sobre los rasgos biológicos relacionados con el volumen y sus relaciones con otras dimensiones (áreas y longitudes) e, indirectamente, con el metabolismo.

El concepto más relevante para la estimación del tamaño corporal es el de **alometría**, término que refiere a los cambios en las proporciones relativas de las partes del cuerpo correlacionados con los cambios en el tamaño general (Figura 7.6).

El objetivo de los estudios alométricos es evaluar la variación de las variables morfométricas u otras características de los organismos asociadas con la variación de tamaño (Alexander, 1985; Cock, 1966; Gould, 1966; Huxley, 1932). Estas relaciones también se formalizan

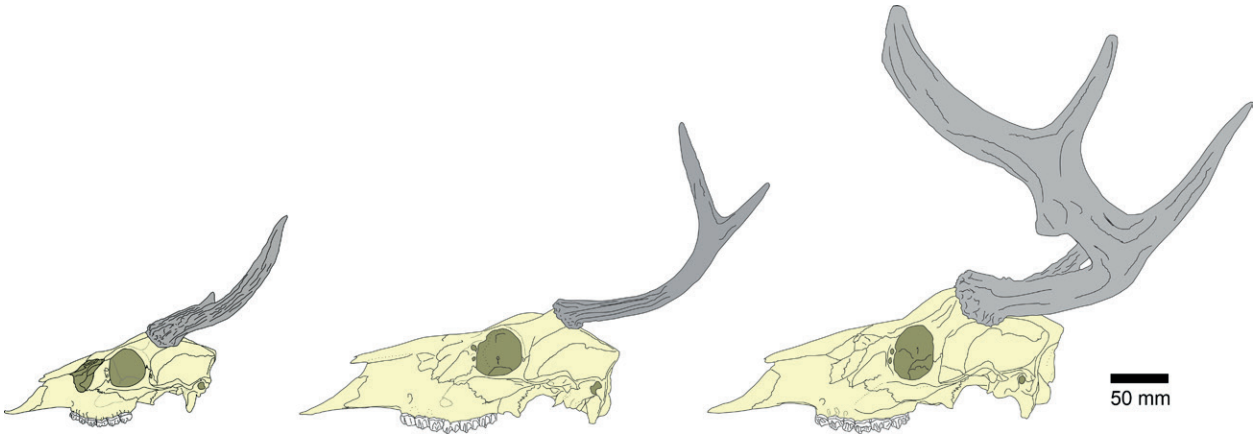


Figura 7.6. Alometría. Cambios de proporciones relativas de las partes del cráneo y astas en relación con el incremento en el tamaño total a lo largo de la secuencia ontogenética postdestete del venado de cola blanca (*Odocoileus virginianus borealis*).

matemáticamente mediante ecuaciones de potencia de tipo y $=ax^b$. Aplicar la transformación logarítmica convierte la ecuación de potencia en una ecuación lineal:

$$\log (y) = \log (a) + b \log (x)$$

Donde "y" es un rasgo biológico (por ejemplo, morfométrico, fisiológico, ecológico), "log (*a*)" es la ordenada al origen o constante de normalización, "*b*" es la pendiente o coeficiente alométrico y "x" es el tamaño corporal.

Cuando una ecuación de potencia se transforma logarítmicamente, convirtiéndola en una ecuación lineal, el coeficiente de potencia (*b*) y el factor de conversión (*a*) de la ecuación de potencia cambian de modo que el logaritmo de *a* se convierte en la ordenada al origen y *b* es igual a la pendiente de la ecuación lineal, lo que en ausencia de alometría representa la dimensionalidad de la razón de y/x.

Por ejemplo, cuando la variable independiente "x" es una masa o un volumen (dimensionalidad 3) e "y" es una medida lineal (dimensionalidad 1), *b* será de 1/3, mientras que si "y" es una superficie (dimensionalidad 2), *b* será de 2/3. Por supuesto, si se comparan longitudes (*i.e.*, largos, anchos, etc.) de dos elementos esqueléticos, la dimensionalidad estaría indicada por un exponente de 1; en otras palabras, si la longitud de un hueso se duplica, también lo hace la longitud del otro.

Cuando el cambio en un atributo biológico sigue una **similitud geométrica** con respecto al volumen (masa), o sea las proporciones se mantienen a pesar de los cambios de tamaño, se dice que sigue una **relación isométrica**. Entonces, para atributos de dimensionalidad 1 como las longitudes (*i.e.*, lineales) el coeficiente alométrico *b* será de 1/3.

Las desviaciones de esta relación isométrica, con un coeficiente *b* mayor o menor de lo esperado teóricamente, indican que las variables involucradas siguen una **relación alométrica**. Es decir, la alometría es el cambio no isométrico en un atributo (por ejemplo, la forma) que ocurre con el cambio de tamaño (Figura 7.7).

La alometría puede ser **positiva** si la variable aumenta más rápidamente que la parte de referencia en un organismo más pequeño (por ejemplo el tamaño del hocico respecto al cráneo en la ontogenia de la inmensa mayoría de los vertebrados) o **negativa** si lo hace

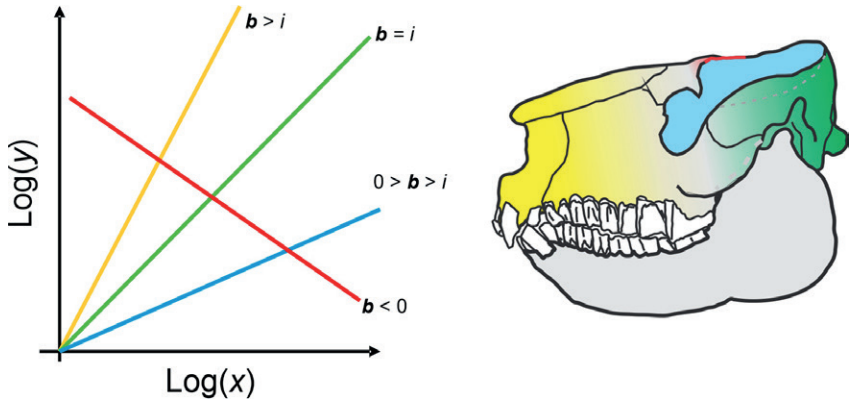


Figura 7.7. A la izquierda, relaciones entre variables. La recta roja, con pendiente negativa ($b<0$), corresponde a una relación enantiométrica, es decir un decremento en la variable *y* con el incremento de la variable *x*. La recta verde representa una relación isométrica, con pendiente positiva ($b=i$), en la que un incremento en *x* es acompañado por el mismo incremento en *y*. Es decir, guardan una proporción geométrica, de acuerdo con la dimensionalidad de las variables: $i=1$ (*x* e *y* son longitudes), $i=2/3$ (volumen en *x*, superficie en *y*), $i=2$ (longitud en *x*, superficie en *y*), $i=3$ longitud *x*, volumen en *y*), etc. Las líneas amarilla y celeste representan relaciones alométricas positiva y negativa, respectivamente. A la derecha, ejemplo de relaciones entre variables craneanas con respecto al largo del cráneo en la ontogenia del toxodóntido santacrucense *Nesodon imbricatus* (Cassini *et al*., 2012). La fosa masetérica y región occipital mantienen una proporción geométrica con el tamaño, la órbita y la bóveda craneana guardan una relación alométrica negativa y la región del rostro una alométrica positiva. O sea, comparados con los juveniles, los adultos de *Nesodon* muestran una región occipital proporcionalmente de igual tamaño, órbitas y bóveda craneana proporcionalmente más pequeños y rostro con incisivos proporcionalmente más grandes. En cambio, la constricción postorbitaria sigue una relación enantiométrica, es decir, que se achica durante la ontogenia postnatal. Mientras que en los juveniles dicho rasgo es, en valores absolutos, más grande que en los adultos.

menos rápidamente (por ejemplo el tamaño del globo ocular a lo largo de la ontogenia). Como resultado, los organismos más grandes tienen para tales características un valor más alto o más bajo que el esperado para su tamaño corporal. Cuando una variable disminuye con el aumento de otra, se denomina **enantiometría** (por ejemplo, la reducción de la cola durante la ontogenia de los anuros).

De manera recíproca, las ecuaciones alométricas constituyen el método más utilizado en paleobiología para estimar el tamaño corporal (expresado como masa) a partir de medidas lineales (Campione y Evans 2012; Damuth y McFadden. 1990; Fariña *et al*., 1998; Millien y Bovy, 2010; Toledo *et al*., 2014). Este método se basa en utilizar como marco de referencia un grupo de especies actuales para las cuales se conoce la masa corporal y la longitud entre puntos anatómicos homólogos de elementos óseos. Las ecuaciones de regresión por mínimos cuadrados ordinarios (simples o múltiples) se aplican utilizando la masa como variable dependiente y la/s medición/es como variable/s independiente/s mediante las ecuaciones lineales

$$\log(M) = \log(a) + b \log(l) \quad (1)$$

$$\log(M) = \log(a) + b_1 \log(l_1) + b_2 \log(l_2) + \ldots + b_j \log(l_j) \quad (2)$$

Donde $\log(a)$ es la ordenada al origen y b la pendiente en la ecuación simple (1) y b_1 a b_j los coeficientes (pendientes) que multiplican a cada longitud (l_1 a l_j) con j representando cantidad de longitudes (medidas) en la ecuación múltiple (2).

Por ejemplo, en la tabla 2 de Cassini *et al*. (2012a) se reportan las ecuaciones simples mientras que en la tabla 4 de Toledo *et al*. (2014) se reportan las ecuaciones múltiples

para estimar la masa en ungulados nativos y perezosos de edad santacrucense, respectivamente.

Los modelos de regresión por mínimos cuadrados son los más adecuados cuando se pretende estimar el valor medio e intervalo de confianza que tomaría la variable dependiente para un valor dado de la variable independiente (Warton *et al*., 2006).

Las ecuaciones alométricas son de gran utilidad dado que son de fácil construcción, contemplan el cambio de figura asociado al tamaño y pueden ser construidas a partir de cualquier atributo que tenga una buena correlación con la masa. Por ejemplo, diversos trabajos han demostrado la correlación estrecha entre el tamaño de centroide de una configuración de *landmarks* (coordenadas de puntos en dos o tres dimensiones) y la masa corporal (véase Hood, 2000).

El tamaño de centroide es la raíz cuadrada de la suma de cuadrados de las distancias de cada *landmark* al centroide de la forma y funciona como un indicador del tamaño de la estructura cuantificada. Por su parte, Ercoli y Prevosti (2011) y Cassini *et al*. (2012a) construyeron ecuaciones alométricas basadas en el tamaño del centroide para estimar la masa de carnívoros y ungulados sudamericanos extintos, respectivamente. Esta aproximación utiliza herramientas de la **morfometría geométrica** (*landmarks*) para capturar la forma (es decir, tamaño —como tamaño del centroide — y figura) y ecuaciones simples en lugar de ecuaciones múltiples con varias medidas.

Morfología funcional

La morfología funcional es el estudio anatómico y comparativo de las propiedades funcionales de la forma. Incluye la aplicación de principios de la física (al igual que la biomecánica, ver después), el uso de analogías y la proposición de hipótesis de causa-efecto para el binomio forma-función. El carácter comparativo y cualitativo de la morfología funcional la diferencia claramente de la biomecánica y de la ecomorfología.

Dado que el objetivo de la morfología funcional es estudiar cómo el diseño permite o restringe la función, uno de los conceptos importantes relacionados es el de **desempeño** (en inglés *performance*) que, siguiendo a Arnold (1983), Reilly y Wainwright (1994) y Betz (2006), puede definirse como el valor obtenido en la realización de una función o actividad cualquiera (por ej. fuerza desarrollada por un músculo, velocidad de locomoción, amplitud térmica tolerada). La inferencia de la función a partir de la forma —que se puede extender al análisis de la facultad y del rol biológico— implica necesariamente plantear una hipótesis, aunque sea de forma indirecta, sobre el desempeño de esa estructura.

Aunque se suele utilizar la cuantificación como un apoyo del análisis (Hutchinson y Gatesy, 2000; Tarquini *et al*., 2019), el núcleo de la argumentación se hace de forma cualitativa. Lejos de resultar una desventaja, este enfoque no cuantitativo otorga mayor flexibilidad al permitir incluir en el análisis especímenes raros, fragmentarios o incompletos y al no depender su aplicación del tamaño de la muestra, ni de otras limitaciones de un diseño experimental o estadístico (Oxnard, 1983). Al requerir de un conocimiento profundo de la morfología del organismo en estudio —y de sus análogos y homólogos actuales—, suele ir de la mano de descripciones anatómicas detalladas (Toledo *et al*., 2013, 2015; Richards *et al*., 2019).

Como se ha discutido anteriormente, la analogía es una de las herramientas analíticas más potentes de la paleobiología y la morfología funcional hace uso frecuente de ella. Si-

guiendo el razonamiento de Radinsky (1987), el conocimiento de la relación entre forma y función en animales vivientes (que actuarían como modelos biológicos) permite entender y reconstruir la función y el desempeño asociados a una morfología determinada de un organismo extinto. El razonamiento subyacente es el de la correlación de la función entre rasgos homólogos. Comparar la anatomía de un organismo extinto con la de uno o más organismos actuales de biología conocida es una de las formas más tradicionales de hacer estudios morfofuncionales, como los de Argot (2001) y Amson *et al*. (2015). Muchas veces estas comparaciones están acompañadas por inferencias biomecánicas cualitativas (Maidment y Barrett, 2012) que requieren disponer de una estimación de tamaño corporal y realizar una reconstrucción, al menos somera, de los músculos involucrados en la actividad. La reconstrucción de tejidos blandos, especialmente músculos, es una etapa previa y muchas veces imprescindible para los análisis morfofuncionales y biomecánicos, los que se nutren principalmente del conocimiento anatómico de los organismos actuales más cercanamente emparentados al fósil en estudio (para una revisión ver Perry y Prufrock, 2018).

Sin embargo, la analogía con modelos biológicos tiene sus limitaciones y puede ser fuente de errores si se la aplica de forma irreflexiva (Figura 7.8). Como se mencionó anteriormente, el conocimiento de las relaciones

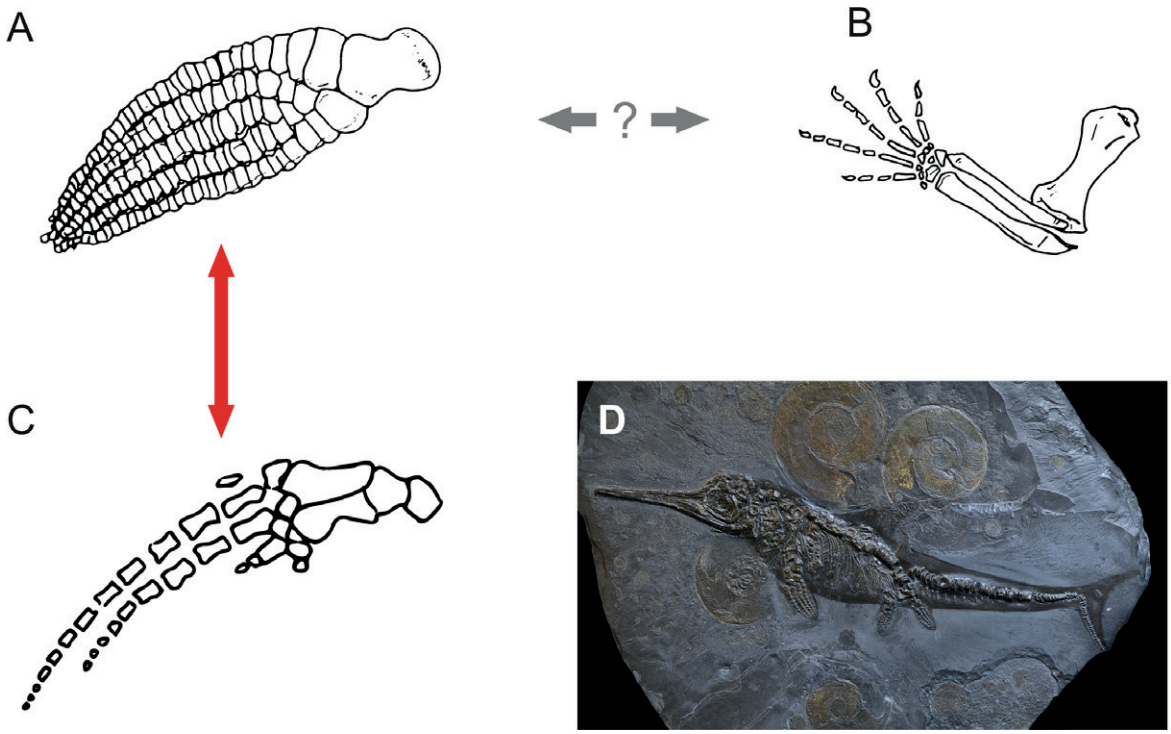


Figura 7.8. Dificultades en la inferencia de la función que pueden surgir durante un análisis morfofuncional. En el estudio funcional de los miembros anteriores de los ictiosaurios. **A,** a pesar de estar mucho más estrechamente emparentados con los saurios. **B,** el miembro anterior de los cetáceos. **C,** es mucho más útil como modelo, indicando similitudes basadas no en ancestralidad común sino en soluciones funcionales similares a requerimientos mecánicos comunes al desplazamiento en el agua. **D,** un ictiosaurio del género *Temnodontosaurus* (Jurásico de Alemania) excepcionalmente preservado. Figura modificada de una fotografía bajo licencia Creative Commons https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Harpoceras_%26_Ichtyosaure_(p).jpg

forma-función en el perezoso de tres dedos *Bradypus* puede ser poco informativo (y hasta fuente de errores) en inferencias funcionales del perezoso gigante extinto *Megatherium americanum* (Vizcaíno *et al*., 2018). Una alternativa es apelar a análogos biológicos más lejanamente emparentados pero que podrían parecer más adecuados por su tamaño o su modo de vida, como osos o elefantes para el caso del megaterio. Pero, nuevamente, esta comparación puede sesgar el análisis si resulta forzada o poco fundamentada, corriendo el riesgo de reconstruir al organismo extinto como una quimera de partes de animales actuales.

Otra opción es apelar al uso de análogos mecánicos, es decir modelos físicos simples, que pueden no estar presentes necesariamente en los organismos actuales, como en el análisis de las grandes crestas craneanas de muchos pterosaurios de Kellner y de Almeida Campos (2002). Estos modelos pueden ser máquinas reales o pueden ser dispositivos conceptuales, como en el **análisis paradigmático** de Rudwick (1964). Este autor desarrolló un protocolo de análisis funcional comparativo en el que se proponen varias hipótesis funcionales para una estructura particular de un organismo extinto en estudio (Figura 7.9). Luego se desarrollan "paradigmas", estructuras hipotéticas ideales, basadas en principios físicos, capaces de llevar a cabo las funciones propuestas. Estos paradigmas no son otra cosa que modelos diseñados (en teoría) para llevar a cabo cada función con el máximo **desempeño** (Rudwick utiliza el término "*efficiency*"); es decir, son funcionalmente "óptimas" (al menos localmente, Plotnick y Baumiller, 2000). A continuación se evalúa cualitativamente el

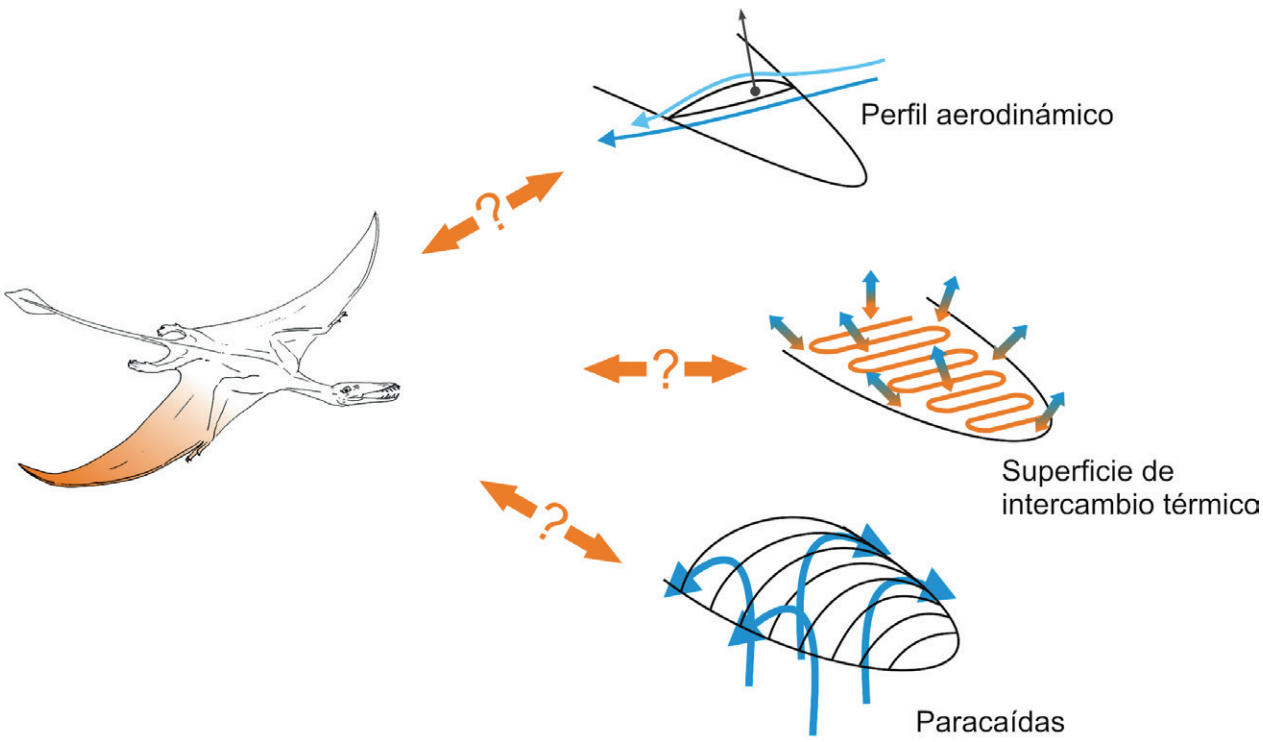


Figura 7.9. Aplicación de Modelos Paradigmáticos de Rudwick (1964). Para la estructura en estudio (en este caso el miembro anterior de un pterosaurio) se desarrollan modelos simples llamados "paradigmas", cada uno de los cuales cumple de forma óptima (máxima eficiencia) una función dada. El análisis implica la comparación de la estructura en estudio con tantos "paradigmas" como sea posible, evaluando su grado de similitud.

grado de semejanza de la estructura en estudio con los paradigmas, lo cual da una idea de qué función o funciones podría realizar (aunque no necesariamente lo haya hecho) y con qué desempeño. Sin embargo, es esperable que ninguna estructura biológica corresponda totalmente a un paradigma para una determinada función, es decir que esté "completamente optimizada", incluso podría ser que haya paradigmas alternativos para una misma función (Plotnick y Baumiller, 2000). Como ya se mencionó, las estructuras biológicas cumplen muchas funciones (pueden mostrar semejanzas con más de un paradigma) y su morfología puede ser informativa de interacciones muy complejas entre ambiente, desarrollo y herencia (Hickman, 1988). Un paso final implicaría testear la hipótesis de función y desempeño, buscando evidencia independiente que le otorgue soporte o que la refute (la etapa de "contraste de las predicciones", Nieto Díaz y Rodríguez, 2003).

Esta propuesta metodológica fue criticada por reduccionista y por su mecanicismo inherente (Lauder, 1995) y raramente es utilizada en paleobiología de vertebrados (Parrish, 1987; Shockey *et al*., 2007). Sin embargo, entendemos que es una de las metodologías más claras jamás propuestas para la elaboración y evaluación de hipótesis morfofuncionales. Podríamos sugerir incluso que esta elaboración de modelos o "paradigmas" se realiza de forma implícita cada vez que se hace un estudio de morfología funcional (y de forma mucho más explícita en biomecánica), por ejemplo cuando se reconstruye el funcionamiento de articulaciones (como en el tarso de los perezosos terrestres, McDonald, 2012; Toledo *et al*., 2018), comparándolas indirecta aunque implícitamente con bisagras, roldanas, cojinetes, etc. De acuerdo con Rudwick (1964: 33) "…el rango de nuestras inferencias funcionales acerca de los fósiles está limitado, no por el rango de adaptaciones que poseen los organismos vivos hoy sino por el rango de nuestro entendimiento de los problemas de ingeniería". Lo acertado de esta reflexión es que plantea una correlación directa y positiva entre la profundidad de nuestro conocimiento y la riqueza de hipótesis que podemos elaborar. En resumen, los mejores interrogantes (hipótesis) surgen cuando se dispone de grandes conocimientos sobre un tema. Rudwick además desacopló la inferencia de función del espectro de posibilidades de forma-función presente actualmente. Es decir, volviendo a lo que se explicó previamente, propone ir más allá de un **actualismo** superficial (los organismos extintos se parecían a los actuales), hacia un **uniformismo** mucho más profundo (los organismos extintos estaban sujetos a las mismas leyes físicas que rigen hoy para los actuales), el cual es también el fundamento principal de la biomecánica (Anderson *et al*., 2012).

Biomecánica

La biomecánica es la aplicación de los principios de la mecánica a los organismos para cuantificar las propiedades funcionales de las estructuras y evaluar sus efectos sobre su biología (es decir, la facultad y el rol biológico). Incluye los conceptos y métodos de la física y la ingeniería. La construcción de modelos biomecánicos permite predecir, ante determinadas condiciones, el comportamiento, la resistencia y la fatiga de los materiales y el funcionamiento de los sistemas físicos, como las palancas que componen diferentes partes del cuerpo (Figura 7.10. A-C).

La investigación biomecánica incluye, por ejemplo, el estudio de las fuerzas aplicadas

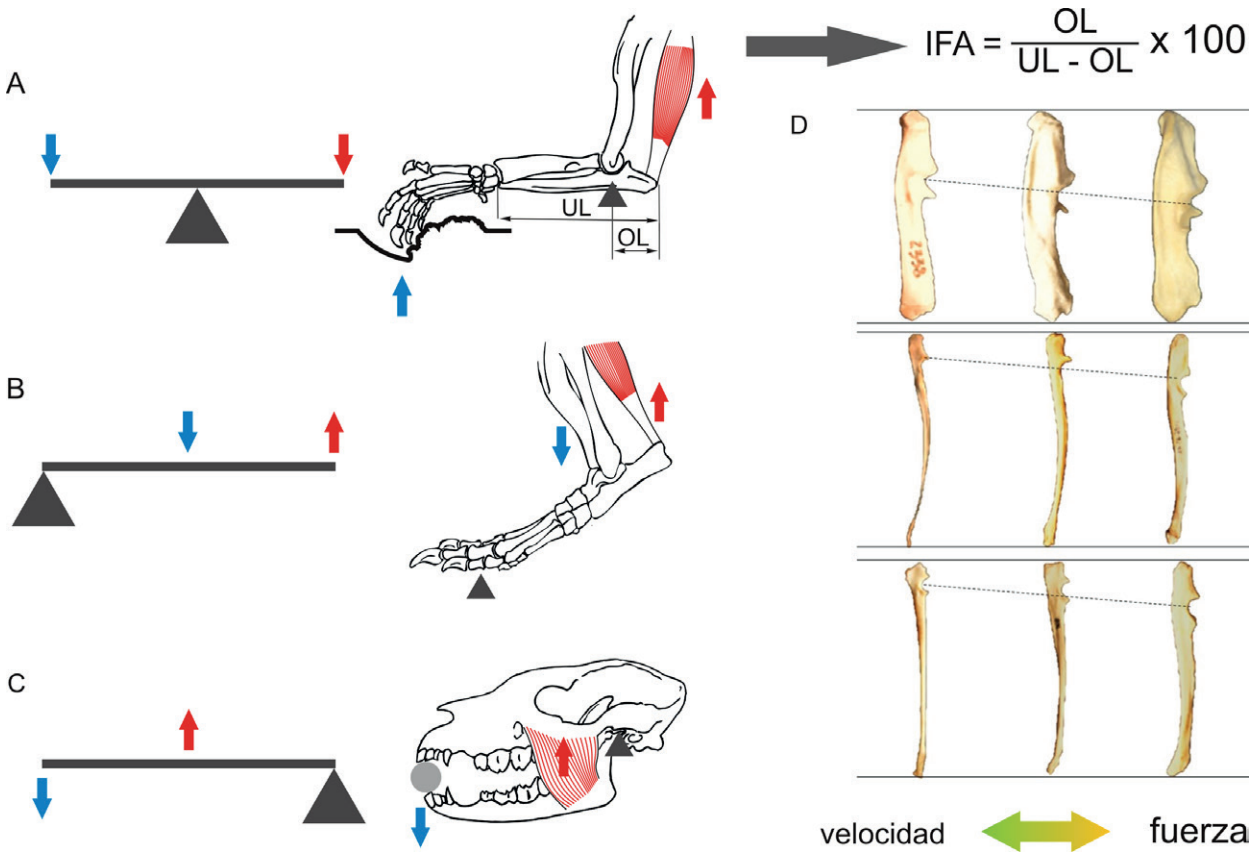


Figura 7.10. Sistemas musculo-esqueletarios modelizados como palancas. **A**, palanca de primera clase como modelo del sistema formado por la articulación del codo como pivote, el suelo como resistencia y la fuerza aplicada por el músculo tríceps como potencia. **B**, palanca de segunda clase como modelo del sistema formado por los dedos del pie apoyados en el suelo como pivote, el peso del cuerpo en el tobillo como resistencia y la fuerza aplicada por el músculo gastrocnemio como potencia. **C**, palanca de tercera clase como modelo del sistema formado por la articulación cráneo-mandibular como pivote, un ítem alimentario como resistencia y la fuerza aplicada por el músculo masetero como potencia. En particular respecto al sistema antebrazo-tríceps, este modelo simple de palanca puede describirse sencillamente mediante un cociente (ecuación arriba a la derecha) entre dos medidas: el largo del olécranon (OL) -que representa el brazo de entrada del músculo tríceps- y la sustracción entre el largo de la ulna (UL) y OL -que representa el brazo de salida de la palanca. Este cociente, que describe indirectamente la ventaja mecánica del tríceps, fue llamado Índice de Habilidad Fosorial (IFA por su sigla en inglés, ver Vizcaíno et al. 1999). **D**, distintas proporciones de la ulna reflejan ventajas mecánicas en animales de diferentes linajes (arriba, xenartros, en el medio, roedores, abajo carnívoros), mostrando gradientes desde configuraciones que favorecen la velocidad en detrimento de la fuerza (*Tolypeutes*, *Dolichotis* y *Chrysocyon*), hasta configuraciones que favorecen la fuerza en detrimento de la velocidad (*Priodontes*, *Lagostomus* y *Conepatus*), incluyendo formas intermedias (*Chaetophractus*, *Dasyprocta*, *Lycalopex*) (ver Vizcaíno y Bargo, 2021). La línea punteada indica la posición comparativa del pivote.

en las extremidades, la aerodinámica del vuelo de aves y quirópteros, la hidrodinámica de la natación de los peces y la locomoción en general. La **mecánica newtoniana** proporciona enfoques adecuados para muchos de estos temas. Hay enfoques más sofisticados, como la **mecánica de medios continuos (MMC)**, un modelo unificado para materiales (sólidos o fluidos) que se consideran como masas continuas y se describen mediante ecuaciones diferenciales. La mecánica de medios continuos puede estudiarse, por ejemplo, mediante el **análisis de elementos finitos** (FEA, *Finite Element Analysis*), desarrollado inicialmente para simular y predecir distribuciones de tensión /

deformación en objetos artificiales con geometría relativamente simple.

La biomecánica encontró su lugar en la interpretación de la paleobiología de vertebrados fósiles a fines de la década de 1980, con la aparición del libro *Dynamics of Dinosaurs and other Extinct Giants* (Alexander, 1989) del destacado zoólogo británico Prof. Robert McNeill Alexander (1934–2016). Su aplicación es similar a la **ingeniería reversa o inversa**, procedimiento mediante el cual se analiza cada componente de un objeto por separado para descubrir cómo funciona y replicarlo o mejorarlo.

En paleobiología de vertebrados se aplica frecuentemente la mecánica newtoniana a partes del esqueleto que funcionan como sistemas de palancas, siempre que se disponga de una reconstrucción confiable de la musculatura asociada. Por ejemplo, entre los mamíferos, los armadillos (Xenarthra) se caracterizan por ser buenos cavadores, rascando el suelo con sus fuertes garras mediante una poderosa extensión del antebrazo. El miembro anterior actúa como una máquina que transfiere al sustrato la fuerza producida por su musculatura. En consecuencia, se puede analizar la acción del antebrazo a través de un diagrama de cuerpo libre que considera a la ulna como una **palanca** con su fulcro en la articulación con el húmero (Figura 7.10.A D). El **brazo de entrada** está representado por el olécranon, la parte de la ulna en la que se inserta el músculo tríceps que tira (**fuerza de entrada**), produciendo un torque (**momento**) que resulta en la extensión del antebrazo. El **brazo de salida** es la porción de la ulna distal a la articulación, que transmite la fuerza de salida a la mano que actuará sobre el sustrato. Entre los armadillos actuales, la relación entre la longitud del olécranon y la de la ulna distal a la articulación es mayor en las especies que excavan con mayor frecuencia y/o intensidad. La relación entre ambos brazos de una palanca se conoce como la **ventaja mecánica**, la que puede expresarse como un índice dividiendo la longitud del olécranon (OL) por la diferencia entre la longitud de la ulna (UL) y la longitud del olécranon: OL / (UL-OL). Esta relación fue en principio utilizada como un **índice de habilidad fossorial** (IFA; Vizcaíno *et al*., 1999 y Vizcaíno y Milne, 2002) para evaluar las diferencias entre mamíferos en la ventaja mecánica del músculo tríceps durante la extensión del antebrazo. Pero en realidad su aplicación es más amplia ya que permite explorar la velocidad relativa del movimiento de la extremidad anterior (es decir, su desempeño en la locomoción en general); por lo tanto, es conveniente denominarlo **índice del olécranon**.

Como se mencionó anteriormente, es importante evaluar el impacto del tamaño corporal y la restricción evolutiva en la formulación de hipótesis paleobiológicas. En relación a lo primero, Vizcaíno y Milne (2002) pudieron descartar la influencia del tamaño corporal en el índice del olécranon en armadillos. En relación a lo segundo, aplicado a grupos de mamíferos menos especializados para excavar que los armadillos (por ejemplo Carnivora y Rodentia), el índice también resulta eficaz para identificar a los más cavadores, pero su expresión es diferente (Figura 7.10. D). Los cavadores más especializados dentro de cada grupo tienen un **índice del olécranon** más alto, pero más bajos que los observados en los armadillos menos cavadores (Vizcaíno *et al*., 1999; Vizcaíno y Bargo, 2021). Esto sugiere que la ancestralidad de este hábito en los armadillos ha impuesto severas restricciones a modificaciones posteriores.

El análisis de elementos finitos se ha convertido en una poderosa herramienta en la

investigación del comportamiento mecánico en estructuras biológicas complejas, y su naturaleza no destructiva le confiere un particular valor en la paleontología. Un enfoque de elementos finitos en modelos tridimensionales de cráneos permite evaluar la distribución de las zonas del cráneo que soportan mayor estrés y la formulación de hipótesis explicativas para esta distribución. Degrange *et al*. (2010) proveyeron un ejemplo de su aplicación a la paleobiología de vertebrados de América del Sur, mediante el estudio estrategias de captura de presas del fororraco *Andalgalornis*, un ave carnívora / carroñera extinta con una masa corporal estimada en 40 kg. Los resultados obtenidos mostraron que el cráneo de *Andalgalornis* sufrió tensiones relativamente altas cuando se sometió a cargas laterales y tensiones bajas cuando la fuerza se aplicó dorsoventralmente (sagitalmente) y a tracción hacia atrás. Por esta razón los autores consideraron poco probable que el ave luchara con su pico para dominar a presas grandes, porque esto sometería al pico a importantes cargas laterales. En consecuencia, propusieron que consumiría presas más pequeñas que pudiera matar y consumir de manera segura (por ejemplo, al tragarlas enteras) o que usara el pico para lanzar golpes sagitales bien dirigidos a fin de reducir la presa a porciones fáciles de ingerir.

Ecomorfología

La definición formal como "morfología ecológica" así como la enunciación de sus conceptos elementales fueron dadas a mediados del siglo XX por van der Klaauw (1948). De acuerdo con Reilly y Wainwright (1994), Schwenk (2000) y Betz (2006), la ecomorfología se considera como un ambicioso programa de investigación que abarca desde la descripción anatómica hasta el análisis del nicho ecológico, incluyendo la variación ontogenética y filogenética, integrando en su seno a la morfología funcional y a la biomecánica como etapas necesarias dentro de un andamiaje de investigación que se asienta en la selección natural y la adaptación. En pocas palabras, la ecomorfología es un área interdisciplinar que estudia la diversidad morfológica de los organismos teniendo en cuenta su historia y la interacción con su ecología: su objeto de investigación son las consecuencias evolutivas y ecológicas del diseño biológico (Reilly y Wainwright 1994). Hoy en día la mayoría de los estudios ecomorfológicos convergen hacia la cuantificación de la morfología y la evaluación de qué proporción de ella puede ser explicada por el ambiente (ajuste a una función, facultad o rol biológico) y la historia (ontogenia y filogenia; Cassini *et al*., 2021b). Es en este sentido que nos referimos a la ecomorfología en esta sección.

La ecomorfología, a semejanza de la morfología funcional y de la biomecánica, también se pregunta sobre el desempeño (ver después). Sin embargo, a diferencia de la morfología funcional y la biomecánica, que buscan relaciones de causa-efecto entre forma y función (y facultad), la ecomorfología no se pronuncia sobre la causalidad, sino simplemente sobre la existencia de una correlación entre forma y ecología (en cierto sentido centrándose en el rol biológico; Betz, 2006). En una etapa posterior al análisis, la ecomorfología se complementa con la morfología funcional y la biomecánica para desarrollar y validar hipótesis causales para los patrones morfológico-ecológicos hallados.

El razonamiento subyacente al análisis ecomorfológico es similar al postulado por

Radinsky (1987) para la forma-función: el conocimiento de la relación entre forma y ecología en organismos actuales permite la inferencia de la ecología a partir de la forma en organismos extintos. De este modo, aún en paleobiología, para llevar a cabo la mayoría de los análisis ecomorfológicos se necesitan amplias bases de datos ecológicos de organismos actuales con los cuales comparar los organismos extintos en estudio.

La ecomorfología es una disciplina fundamentalmente cuantitativa (pero véase Giannini y García Lopez, 2014). La forma se cuantifica usando comúnmente medidas lineales (morfometría clásica; Elissamburu y Vizcaíno, 2004) o landmarks (morfometría geométrica; Cassini y Toledo, 2021), pero cualquier otra manera de cuantificar es válida, como por ejemplo ángulos, superficies, proporciones u otro descriptor numérico. Una vez cuantificada la forma, se analiza qué proporción de la variación se correlaciona con los rasgos ecológicos o ambientales seleccionados. Éstos pueden ser variables discretas (categorías de sustrato, de locomoción, dieta, etc.) o continuas (composición de la dieta, velocidad de desplazamiento, fuerza de mordida, temperatura, área de acción, pluviosidad, etc.). Existen métodos para convertir variables discretas en continuas, y viceversa (Olsen, 2017). La elección de las variables ecológicas para un estudio debe ser tan cuidadosa y tan sólidamente fundamentada como la elección de las variables de forma.

La ecomorfología puede utilizar herramientas sencillas como la regresión lineal simple (Scott, 1985) o tan sofisticadas como el virtuosismo matemático de los investigadores lo permita (por ejemplo modelos algebraicos de ecología de comunidades; Rodrígues-Gómez *et al*., 2020). Entre las herramientas más comúnmente usadas se encuentran el Análisis de Componentes Principales, el Análisis de Agrupamientos, el Análisis de Varianza (ANOVA por su sigla en inglés: *Analysis of Variance*) y sus variantes, el Análisis Discriminante, el Análisis Canónico y los Cuadrados Mínimos Parciales (PLS por su sigla en inglés: *Partial Least Squares*) entre muchas otras y sus contrapartes englobadas en los métodos comparativos (ver abajo). El nivel de sofisticación y densidad de los datos obtenidos ha aumentado drásticamente en los últimos 15 años, yendo mucho más allá de las tradicionales medidas lineales y landmarks en dos dimensiones, pasando primero a los landmarks en tres dimensiones y luego a la modelización digital a partir de tomografías computadas, escaneos láser y fotogrametría. El desarrollo de software analítico de código abierto y uso gratuito ha democratizado el acceso a herramientas estadísticas de última generación, propiciando una explosión de diferentes líneas de investigación en ecomorfología (Cassini *et al*., 2021b).

Otro concepto subyacente al análisis ecomorfológico es el de **modelo**. Previamente también mencionamos los modelos, pero en el caso de la estadística se trata de elementos concretos: ecuaciones simples o complejas que describen la relación entre las variables respuesta y las variables explicativas. El procedimiento estadístico ayuda a seleccionar la combinación de variables que mejor se ajusta a los datos. Frecuentemente se utilizan pruebas de hipótesis y significancia para analizar (probabilísticamente o por permutación) el ajuste del modelo a los datos. Estos modelos de la relación forma-ecología jamás son completos, ya que contemplan los organismos y las variables que se utilizaron en el estudio y no otros. Al decir de Box (1979: 202) "todos los modelos son incorrectos, pero algunos son útiles".

ESTUDIO ECOMORFOLÓGICO DE UNGULADOS DEL MIOCENO DE PATAGONIA

Cassini *et al*. (2011, 2012b) y Cassini (2013) estudiaron a los Ungulados Nativos de América del Sur registrados en la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano-medio) con un enfoque ecomorfológico. En esa Formación están representados los órdenes Notoungulata (siete géneros repartidos entre toxodóntidos, homalodotéridos y tipoterios), Litopterna (cinco géneros distribuidos entre macrauquénidos y proterotéridos) y Astrapotheria (un género), con una gran diversidad morfológica: pequeños tipoterios (1 a 10 kg), proterotéridos de tamaño medio (10 a 100 kg), toxodóntidos, homalodotéridos y macrauquénidos de gran tamaño (100 a 1000 kg) y el gigantesco astrapoterio (más de 1000 kg). Bajo la teoría de partición de nichos, esta diversidad de formas supone una diferenciación en el forrajeo en distintos tipos de ambientes y el reparto del recurso alimentario vegetal. En un marco ecomorfológico, esta hipótesis se puso a prueba cuantificando la morfología a partir de medidas lineales y de *landmarks* y la elección de una base de ungulados actuales funcionalmente homólogos que, *a priori*, se clasificaron de acuerdo al tipo de hábitat en el que se alimentan (abiertos, mixtos y cerrados) y, dentro de cada hábitat, por categorías de dieta que reflejan distintas proporciones de diferentes ítems alimentarios consumidos (pastadores, intermedios, ramoneadores, frugívoros, omnívoros). Estos datos se analizaron en un ámbito estadístico multivariado (regresiones multivariadas de coordenadas de Procrustes alineadas contra el logaritmo del tamaño del centroide; análisis de componentes principales, análisis de discriminante flexible filogenético, técnicas de aprendizaje computacional, modelos de estimación de ecuación generalizada y otros métodos comparativos), que permitió buscar patrones y asociaciones entre las variables morfométricas y los rasgos ecológicos convergentes. Se trató de encontrar la relación forma-rol biológico para identificar el binomio forma-función que permitiera inferir, a partir de la morfología, los hábitos de vida de los ungulados extintos. La figura 7.11 muestra una relación dependiente del tamaño y el patrón de cambio alométrico del cráneo con la dieta: las especies pequeñas de hocico estrecho, rostro corto y fosa temporal amplia se alimentan de frutos y dicotiledóneas, mientras que las de tamaño grande poseen hocicos anchos, rostros alargados y fosa temporal estrecha. En la mandíbula, las relaciones con el uso del hábitat y dieta son más evidentes que en el cráneo y se registran convergencias entre las especies con mandíbulas robustas (con caninos o incisivos hipertrofiados) con aquellas con mandíbulas gráciles (con caninos de aspecto incisiviformes). En ambos grupos se observa una relación compleja entre la robustez de la sínfisis mandibular, el diastema, profundidad de la rama horizontal (vinculada al espacio requerido por dientes de corona alta: hipsodontes) y la relación con la región angular (sitios de inserción muscular). Las especies que forrajean en ambientes cerrados poseen mandíbulas de sínfisis gráciles, ramas bajas y ángulo entre esta y la región angular mayor a 90° y lo opuesto ocurre en las que lo hacen en ambientes abiertos. Esto permitió caracterizar a los ungulados santacrucenes como un ensamble que utilizaba un mosaico de ambientes, con diferentes formas forrajeando en áreas abiertas, en algunos casos asociadas a cursos de agua, zonas de ecotono y en áreas cerradas.

Anteriormente habíamos definido el desempeño como el valor o rango en una determinada actividad o habilidad y explicamos que tanto la morfología funcional como la biomecánica se ocupaban de estudiar su relación causal con la forma. El desempeño tiene implicancias directas en la vida de los organismos y la ecomorfología también se ocupa de su estudio. Por ejemplo, en la manera en la cual los organismos hacen uso de recursos como el espacio y el alimento (entre otros), lo cual coincide con una de las posibles definiciones de **nicho ecológico**. Éste es uno de los conceptos más importantes en ecología que, como otros en biología, ha variado a lo largo del tiempo (véase la revisión de Pocheville, 2015). Actualmente la Ecología conceptualiza el nicho ecológico en base

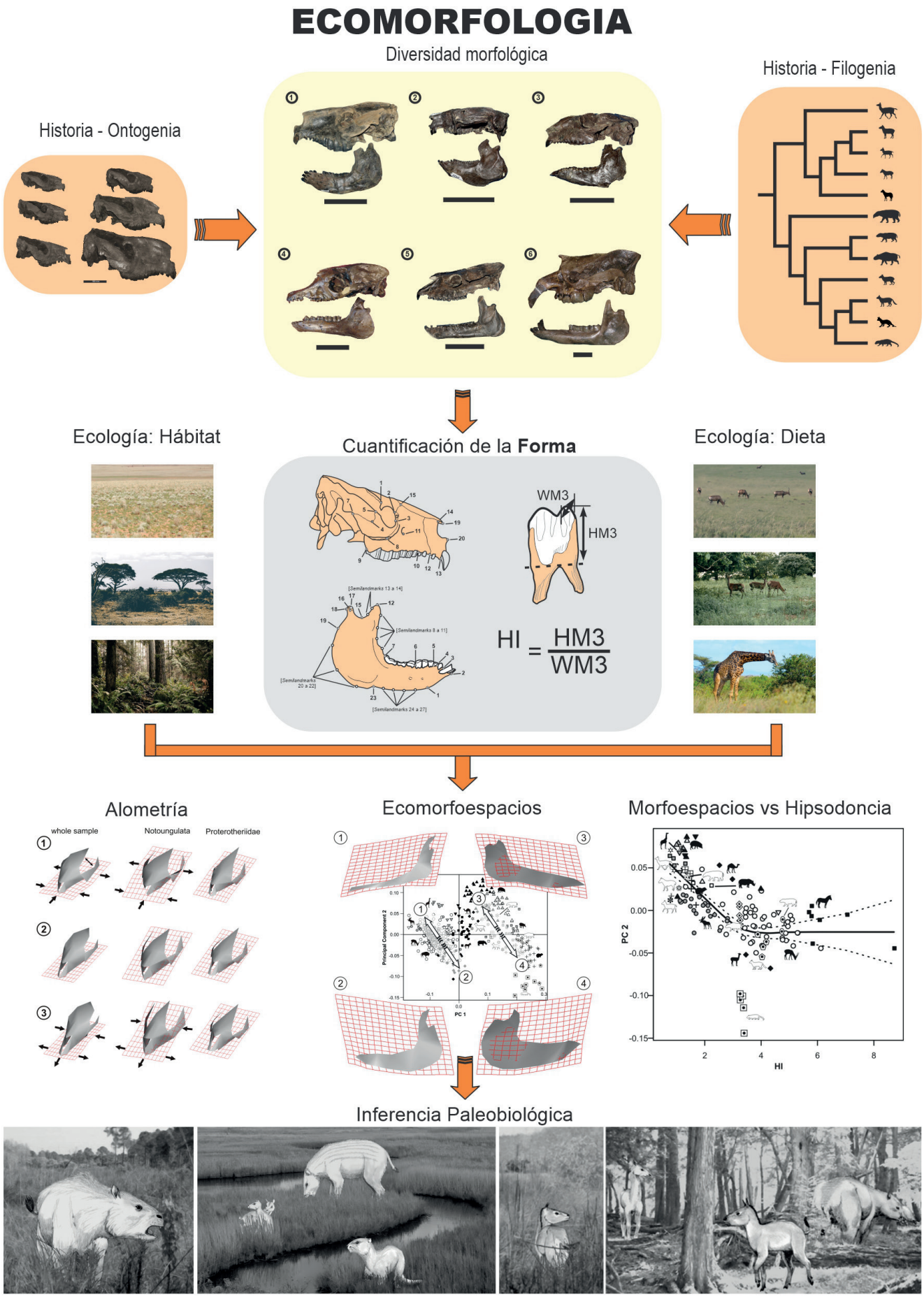


Figura 7.11. Ejemplo de aplicación de estudios ecomorfológicos en mamíferos ungulados del Mioceno de Patagonia, Argentina.

a la isoclina de crecimiento poblacional nulo, una aproximación que no es susceptible de interpretaciones morfológicas (Barbero *et al*., 2021). Por consiguiente, en ecomorfología se sigue utilizando el concepto tradicional de MacArthur y Levins (1967), definido como la distribución de utilización de recursos por parte de una especie y que se puede vincular directamente con el desempeño en la utilización de un recurso (alimento, espacio, tiempo, etc.).

Además, un elemento central de la ecomorfología es la distinción entre **nicho fundamental** y **nicho realizado** originalmente enunciada por Hutchinson (1957). El **nicho fundamental** representa el rango del máximo desempeño posible en la utilización de los recursos, el cual puede evaluarse utilizando la morfología funcional y la biomecánica, mientras que el **nicho realizado representa** el desempeño real, el cual es siempre más acotado que en el nicho fundamental. La ecomorfología de comunidades actuales podría ir un paso más allá y evaluar el impacto de la variación de diseño en el éxito reproductivo (*fitness*), mediante el estudio de patrones de selección natural y heredabilidad de rasgos en poblaciones, algo que no es posible para comunidades de organismos extintos. Resumiendo, en paleobiología la ecomorfología busca reconstruir el desempeño del uso de los recursos ambientales en los organismos extintos, a partir de los patrones de correlación forma-rol biológico en organismos actuales. En el recuadro Estudio Ecomorfológico de Ungulados del Mioceno de Patagonia se describe e ilustra un ejemplo de aplicación de ecomorfología en paleobiología.

Una adición importante a la ecomorfología son las herramientas de análisis de la variación atribuible a la herencia filogenética, llamada señal filogenética (Shanahan, 2011), en desarrollo desde hace un par de décadas. Aunque muy diversas y complejas, todas estas metodologías se basan en el principio de incluir las relaciones filogenéticas de los organismos en estudio en los modelos. La aplicación de estas herramientas permite evaluar la proporción de la variación de forma debida al legado filogenético, evitando el reduccionismo de asumir que todo es adaptativo (Gould y Lewontin, 1979). Actualmente la mayoría de los análisis ecomorfológicos (y también los de biomecánica, Button *et al*., 2014) incluyen entre sus etapas el análisis de la señal filogenética, así como el análisis de la influencia del tamaño corporal. Otro aspecto a menudo relacionado con el análisis ecomorfológico (aunque pertenece a otro campo de estudio) es el del estudio de la variación de forma asociada al desarrollo ontogenético, además de la asociada a la filogenia (Segura *et al*., 2021).

Otras herramientas

La aplicación del protocolo para estudios paleobiológicos permite aproximarnos a reconstrucciones paleoautoecológicas basadas principalmente en factores bióticos, incluyendo las tres disciplinas interrelacionadas de morfología funcional, biomecánica y ecomorfología. Otra disciplina que ha crecido recientemente es la paleohistología. Además, existen varios enfoques metodológicos, como la tafonomía, icnología y paleontología isotópica, que permiten la incorporación de una gama más amplia de factores abióticos que contribuyen a una comprensión paleosinecológica, permitiendo así el desarrollo de reconstrucciones paleoecológicas más completas. Estos enfoques son tratados en otros capítulos de este libro.

REFLEXIONES FINALES

Esperamos que el desarrollo de estos temas mayormente conceptuales, aunque también incluye metodológicos, ayude a reforzar la idea de que, además de ser imprescindibles para el análisis filogenético o para asignar una edad a los afloramientos en los que se encuentran, los fósiles nos dan información sobre los hábitos del organismo en vida, su entorno y su papel en el ecosistema donde vivieron. El fundador de la tafonomía, Ivan Efremov, consideró que la paleontología había pasado la etapa de recopilación de datos primarios y que la visión más geológica de la disciplina se estaba encauzando en el marco de la teoría evolutiva (Efremov, 1940). También sostuvo que, para el máximo desarrollo de este aspecto "teórico", la paleontología debía subdividirse en disciplinas con sus propios aspectos conceptuales y empíricos, que requieren enfoques especializados. Como ya nos expresamos en *Forma y Función en Paleobiología de Vertebrados* (Vizcaíno *et al*., 2016), y recientemente en *Vertebrate Paleobiology: A Form and Function approach* (Vizcaíno *et al*., 2024), a diferencia de Efremov, es posible que el tiempo de recopilación de datos nunca termine, ya que el desarrollo de nuevas técnicas y metodologías, la reformulación de paradigmas o, simplemente, la formulación de nuevas hipótesis, suelen requerir la adquisición de nuevos datos. En cambio, sí coincidimos con Efremov en la necesidad de desarrollar aspectos conceptuales y empíricos de cada enfoque disciplinar. En este contexto, la interpretación paleobiológica con una aproximación forma-función requiere profundizar en el conocimiento de una combinación de conceptos biológicos, físicos y epistemológicos.

Durante las últimas dos décadas, en la paleontología de vertebrados de América del Sur ha habido un creciente avance en este enfoque paleobiológico, sin dudas propiciado por las nuevas camadas de investigadores. Sin embargo, aún se registran vacíos sobre la temática en los programas de enseñanza y los proyectos de investigación. Quizás esto se deba a la falta de conciencia de su combinación única de asociaciones causales entre forma y función y del potencial unificador de la paleobiología como disciplina que aporta a la comprensión integral de la vida, relaciones, funcionamiento y contextos ecológicos de las formas extintas. En nuestra perspectiva, expandir y profundizar los estudios de correlación forma-función ayudará a entender mejor la gran diversidad de las singulares faunas de vertebrados fósiles de América del Sur, aportando a la identificación de adaptaciones y a descifrar procesos a nivel organísmico que servirán de base para encarar enfoques supraorganísmicos (incluida la reconstrucción ambiental) en los análisis evolutivos.

AGRADECIMIENTOS

A los editores del libro por su invitación a participar en este proyecto, a los organismos de financiación de ciencia y tecnología que nos han permitido desarrollar un programa de investigación en paleobiología, a los curadores de las colecciones de paleontología de vertebrados y mastozoología responsables de la conservación de los ejemplares sobre los que hemos aplicado estas aproximaciones, a las autoridades de los organismos que nos permitieron realizar el trabajo a campo, a quienes participaron en ellos, a los innumerables colegas con quienes hemos intercambiado ideas y a los editores y revisores de todas nuestras publicaciones por ayudarnos a mejorar nuestro trabajo y su comunicación.

GLOSARIO

Alometría: cambios en las proporciones relativas de las partes del cuerpo correlacionados con los cambios en el tamaño general. Puede ser positiva o negativa si la variable aumenta más o menos rápidamente que la parte de referencia. En paleobiología se utiliza para estimar tamaño corporal y otros parámetros biológicos. Véase también Similitud geométrica.

Correlación forma-función: principio que sostiene que existe una estrecha relación entre ambos componentes que puede observarse y medirse en especies actuales, por lo que en paleobiología puede inferirse la función a partir de la forma.

Diseño biológico: formas recurrentes que los organismos desarrollan a través de la evolución como soluciones a problemas funcionales comunes que pueden estudiarse desde una perspectiva de ingeniería. Esto reafirma la aplicación del término diseño independientemente de la existencia de un diseñador y un plan predeterminado.

Facultad: es la combinación entre una forma dada y una función particular. Es lo que un rasgo puede hacer en la vida del organismo. Una función puede servir a distintas facultades. Por ejemplo, un mismo animal puede extender el antebrazo para desplazarse o cavar. Véase también Función y Rol biológico.

Función: es lo que un rasgo hace o cómo funciona. Incluye las propiedades físicas emergentes de su forma. Por ejemplo, un músculo puede extender o flexionar una parte determinada del cuerpo. Véase también Facultad y Rol biológico.

Fosilismo: enfoque análogo al actualismo (inferencia de eventos del pasado por analogía con los procesos observables en el presente) que propone utilizar formas o comunidades extintas bien caracterizadas por el principio de correlación forma-función (u otro) como análogas para la interpretación paleobiológica de otras formas o comunidades extintas sin representantes vivientes.

Nicho ecológico: conjunto de factores ambientales, bióticos y abióticos, que condicionan la existencia de una especie. Se distingue un **Nicho fundamental** (rango del máximo desempeño posible en la utilización de los recursos; *e.g.* todo lo que podría comer en la naturaleza) y un **Nicho realizado (**el desempeño real; *e.g.* lo que efectivamente come).

Paleoautoecología: rama de la paleoecología que estudia la relación entre una especie en particular y su medio ambiente, incluyendo el análisis de las especializaciones o adaptaciones de esos organismos.

Paleosinecología: rama de la paleoecología que estudia los organismos en tanto comunidades integrantes de un ecosistema pasado, enfocándose en las relaciones ecológicas entre ellos y con el ambiente.

Paradigmas funcionales: modelos físicos ideales capaces de llevar a cabo una función con el máximo desempeño. Se utilizan como un espectro de soluciones de diseño hipotéticas y funcionalmente óptimas con las cuales comparar la estructura en estudio.

Principio de correlación de las partes: establece que la estructura anatómica de cada órgano está funcionalmente relacionada con todos los órganos de un animal y las características estructurales y funcionales de los órganos resultan de su interacción con el ambiente.

Programa de investigación: conjunto de proyectos orientados al logro de un objetivo común tendiente a descifrar uno o varios interrogantes. En epistemología es una unidad constituida por una secuencia de teorías científicas, con continuidad espacio-temporal que relaciona a sus miembros según un plan inicial común y facilita su abordaje teórico, sistematización y socialización.

Rol biológico: refiere a cómo el organismo utiliza una facultad durante su vida, en el contexto de su entorno. La misma facultad puede tener múltiples roles biológicos. La función de extender el antebrazo puede permitir la facultad de cavar para diferentes roles biológicos, como buscar alimento o construir una madriguera. Véase también Función y Facultad.

Similitud geométrica: ocurre cuando todas las dimensiones lineales correspondientes que caracterizan dos formas de diferente tamaño mantienen las mismas proporciones. Cambios en un atributo biológico que siguen una similitud geométrica definen una relación isométrica entre las mismas. Véase también Alometría.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abel, O. (1911). *Grundzüge der palaeobiologie der Wirbeltiere*. Stuttgart: Schweizerbart.

Alexander, R. McN. (1985). Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *83*, 1–25.

Alexander, R. McN. (1989). *Dynamics of dinosaurs and other extinct giants*. Columbia University Press, New York.

Amson, E., Argot, C., McDonald, H. G. y De Muizon, C. (2015). Osteology and functional morphology of the forelimb of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada). *Journal of Mammalian Evolution*, *22*(2), 169–242.

Anderson, P. S., Bright, J. A., Gill, P. G., Palmer, C. y Rayfield, E. J. (2012). Models in palaeontological functional analysis. *Biology Letters*, *8*(1), 119–122.

Argot, C. (2001). Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology*, *247*(1), 51–79.

Arnold, S. J. (1983). Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, *23*(2), 347–361.

Barbero, S., Teta, P. y Cassini, G. H. (2021). El concepto de nicho en Ecología y Ecomorfología: ¿diálogo o fragmentación disciplinar? *II Jornadas de Fundamentos y Aplicaciones de la Interdisciplina*. Universidad de Buenos Aires.

Betz, O. (2006). Ecomorphology: Integration of form, function, and ecology in the analysis of morphological structures. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, *15*, 409–416.

Bock, W. J. y von Wahlert, Y. G. (1965). Adaptation and the form-function complex. *Evolution*, *19*, 269–299.

Bonnan, M. T. (2016). *The bare bones: an unconventional evolutionary history of the skeleton*. Indiana University Press, Bloomington.

Box, G. E. (1979). Robustness in the strategy of scientific model building. In R. L. Launer y G. N. Wilkinson (Eds.), *Robustness in statistics* (pp. 201–236). Academic Press.

Button, D. J., Rayfield, E. J. y Barrett, P. M. (2014). Cranial biomechanics underpins high sauropod diversity in resource-poor environments. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1795), 20142114.

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*, 60.

Cassini, G. H. (2013). Skull geometric morphometrics and paleoecology of Santacrucian (late Early Miocene; Patagonia) native ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata). *Ameghiniana*, *50*, 193–216.

Cassini, G. H., Cerdeño, M. E., Villafañe, A. y Muñoz, N. A. (2012b). Paleobiology of Santacrucian native ungulates (Meridiungulata; Astrapotheria, Litopterna and Notoungulata)". En S. F. Vizcaíno, R. F. Kay y M. S. Bargo (Eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (pp. 243–286). Cambridge: Cambridge University Press.

Cassini, G. H., Mendoza, M., Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. (2011). Inferring habitat and feeding behaviour of early Miocene notoungulates from Patagonia. *Lethaia*, *44*, 153–165.

Cassini, G. H. y Toledo, N. (2021). An ecomorphological approach to craniomandibular integration in Neotropical deer. *Journal of Mammalian Evolution*, *28*(1), 111–123.

Cassini, G. H., Toledo, N. y Vizcaíno, S. F. (Eds.) (2021a). Form-function correlation paradigm in mammalogy. A tribute to Leonard B. Radinsky (1937-1985). *Special Issue Journal of Mammalian Evolution*, *28*(1), 1–171.

Cassini, G. H., Toledo, N. y Vizcaíno, S. F. (2021b). Form-function correlation paradigm in mammalogy. A tribute to Leonard B. Radinsky (1937–1985). *Journal of Mammalian Evolution*, *28*(1), 1–5.

Cassini, G. H., Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. (2012a). Body mass estimation in Early Miocene native South American ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks. *Journal of Zoology*, *287*, 53–64.

Cock, A. G. (1966). Genetical aspects of metrical growth and form in animals. *The Quarterly Review of Biology*, *41*(2), 131–190.

Currie, A. (2015). Marsupial lions and methodological omnivory: function, success and reconstruction in paleobiology. *Biology and Philosophy*, *30*, 187–209.

Damuth, J., y MacFadden, B. J. (1990). *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications*. Cambridge University Press, Cambridge.

Deevey, E. S. (1974). Models in paleobiology, Schopf, T. J. M. (Ed.), 1972. Freeman, Cooper y Co., San Francisco. 250 p. Book Review. *Limnology and Oceanography*, *19*(2), 375–376.

Degrange, F. J., Tambussi, C. P., Moreno, K, Witmer, L. M. y Wroe, S. (2010). Mechanical analysis of feeding behavior in the extinct "Terror Bird" *Andalgalornis steulleti* (Gruiformes: Phorusrhacidae). *PLoS ONE*, *5*(8), e11856.

Demar, R. E. (1973). Models in Paleobiology by T. J. M. Schopf. Freeman, Cooper y Co., San Francisco, 250 p., 1972. Book review. *The Journal of Geology*, *81*(4): 517.

Doe, B. R. (1983). The past is the key to the future. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *47*, 1341–1354.

Dullemeijer, P. y Barel, C. D. N. (1977). Functional morphology and evolution. In M. K. Hecht, P. C. Goody y B. M. Hecht (Eds.), *Major patterns in vertebrate evolution* (pp. 83-117). Springer, Boston, MA.

Efremov, I. A. (1940). Taphonomy: a new branch of Paleontology. *Pan American Geologist*, *74*, 81–93.

Elissamburu, A. y Vizcaíno, S. F. (2004). Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Zoology*, *262*(2), 145–159.

Ercoli, M. D., y Prevosti, F. J. (2011). Estimación de masa de las especies de Sparassodonta (Mammalia, Metatheria) de Edad Santacrucense (Mioceno temprano) a partir del tamaño del

centroide de los elementos apendiculares: inferencias paleoecológicas. *Ameghiniana*, *48*(4), 462–479.

Fariña, R. A. (1985). Some functional aspects of mastication in Glyptodontidae (Mammalia). *Fortschritte der Zoologie*, *30*, 277–280.

Fariña, R. A. (1988). Observaciones adicionales sobre la biomecánica masticatoria en Glyptodontidae (Mammalia; Edentata). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, *4*, 5–9.

Fariña, R. A., Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. (1998). Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical*, *5*(2), 87–108.

Frey, R. W. y Seilacher, A. (1980). Uniformity in marine invertebrate ichnology. *Lethaia*, *13*, 183–207.

Giannini, N. P. y García-López D. A. (2014). Ecomorphology of mammalian fossil lineages: identifying morphotypes in a case study of endemic South American ungulates. *Journal of Mammalian Evolution*, *21*, 195–212.

Goñi, R. y Goin, F. J. (1988). Morfología dentaria y biomecánica masticatoria de los cinodontes (Reptilia, Therapsida) del Triásico argentino: I *Andescynodon mendozensis* Bonaparte (Traversodontidae). *Ameghiniana*, *25*(2), 139–148.

Gould, S. J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *41*, 587–640.

Gould, S. J. (1970). Evolutionary paleontology and the science of form. *Earth Science Reviews*, *6*(2), 77–119.

Gould, S. J., y Lewontin, R. C. (1979). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, *205*, 581–598.

Hickman, C. S. (1988). Analysis of form and function in fossils. *American Zoologist*, *28*(2), 775–793.

Hood, C. (2000). Geometric morphometric approaches to the study of sexual size dimorphism in mammals. *Hystrix* (n.s.), *11*(1), 77–90.

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. In M. Demerec (Ed.), *Special issue: Population studies: Animal ecology and demography*. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22*, 415–427.

Hutchinson, J. R. y Gatesy, S. M. (2000). Adductors, abductors, and the evolution of archosaur locomotion. *Paleobiology*, *26*(4), 734–751.

Huxley, J. S. (1932). *Problems of relative growth*. New York: Lincoln MacVeagh-The Dial Press.

Jackson, J. B. C. y Erwin, D. H. (2006). What can we learn about ecology and evolution from the fossil record? *TRENDS in Ecology and Evolution*, *21*, 322–328.

Kay, R. F., Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Spradley, J. P. y Cuitiño, J. I. (2021). Paleoenvironments and paleoecology of the Santa Cruz Formation (Early-Middle Miocene) along the Río Santa Cruz, Patagonia. *Journal of South American Earth Sciences*, *109*, 103296.

Kellner, A. W. A. y de Almeida Campos, D. (2002). The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. *Science*, *297*(5580), 389–392.

Lauder, G. V. (1995). On the inference of function from structure. En J. J. Thomason (Ed.), *Functional morphology in vertebrate paleontology* (pp. 1–18). Cambridge University Press, Cambridge.

MacArthur, R. y Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, *101*, 377–385.

Maidment, S. C. y Barrett, P. M. (2012). Does morphological convergence imply functional similarity? A test using the evolution of quadrupedalism in ornithischian dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1743), 3765–3771.

McDonald, H. G. (2012). Evolution of the pedolateral foot in ground sloths: patterns of change in the astragalus. *Journal of Mammalian Evolution*, *19*(3), 209–215.

Millien, V. y Bovy, H. (2010). When teeth and bones disagree: body mass estimation of a giant extinct rodent. *Journal of Mammalogy*, *91*, 11–18.

Nieto Díaz, M. y Rodríguez, J. (2003). Inferencia paleoecológica en mamíferos cenozoicos: limitaciones metodológicas. *Coloquios de Paleontología*, *1*, 459–474.

Olsen, A. M. (2017). Feeding ecology is the primary driver of beak shape diversification in waterfowl. *Functional Ecology*, *31*(10), 1985–1995.

Oxnard, C. E. (1983). *The order of man: a biomathematical anatomy of the primates*. Hong Kong University Press, HKU.

Parrish, J. M. (1987). The origin of crocodilian locomotion. *Paleobiology*, *13*(4), 396–414.

Plotnick, R. y Baumiller, T. (2000). Invention by evolution: functional analysis in paleobiology. En D. H. Erwin, y S. L. Wing (Eds.), *Deep Time: Paleobiology's Perspective* (pp. 305–323). Supplement to *Paleobiology*, *26*(4).

Perry, J. M. y Prufrock, K. A. (2018). Muscle functio-

nal morphology in paleobiology: the past, present, and future of "paleomyology". *The Anatomical Record*, *301*(3), 538–555.

Pocheville, A. (2015). The ecological niche: history and recent controversies. En T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre, y M. Silberstein (Eds.), *Handbook of evolutionary thinking in the sciences* (pp. 547–586). Springer, Dordrecht.

Radinsky, L. B. (1987). *The Evolution of Vertebrate Design*. The University of Chicago Press, Chicago and London.

Reilly, S. M. y Wainwright, P. C. (1994). Conclusion: ecological morphology and the power of integration. En P. C. Wainwright, y S. M. Reilly (Eds.), *Ecological morphology. Integrative organismal biology* (pp. 339–354). The University of Chicago Press.

Richards, H. L., Wells, R. T., Evans, A. R., Fitzgerald, E. M. y Adams, J. W. (2019). The extraordinary osteology and functional morphology of the limbs in Palorchestidae, a family of strange extinct marsupial giants. *PLoS ONE*, *14*(9), e0221824.

Rodríguez-Gómez, G., Cassini, G. H., Palmqvist, P., Bargo, M. S., Toledo, N., Martín-González, J. A., Muñoz, N. A., Kay, R. F. y Vizcaíno, S. F. (2020). Testing the hypothesis of an impoverished predator guild in the Early Miocene ecosystems of Patagonia: An analysis of meat availability and competition intensity among carnivores. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *554*, 109805.

Rowell, A. J. (1973). Models in Paleobiology. Edited by T. J. M. Schopf. Freeman, Cooper y Co., San Francisco, 250 p. 1972. Book review. *Systematic Biology*, *22*(1), 94–95.

Rudwick, M. J. S. (1964). The inference of function from structure in fossils. *The British Journal for the Philosophy of Science*, *15*(57), 27–40.

Sánchez-Villagra M. R. y MacLeod, N. (Eds.) (2014). *Issues in Palaeobiology: A Global View. Interviews and Essays*. Scidinge Hall Verlag: Zürich.

Segura, V., Cassini, G. H. y Prevosti, F. J. (2021). Evolution of cranial ontogeny in South American canids (Carnivora: Canidae). *Evolutionary Biology*, *48*(2), 170–189.

Schopf, T. J. M. (Ed.) (1972). *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper y Co.

Schwenk, K. (Ed.) (2000). *Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates*. San Diego: Academic Press.

Scott, K. M. (1985). Allometric trends and locomotor adaptations in the Bovidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *179*(2), 197–288.

Shanahan, T. (2011). Phylogenetic Inertia y Darwin's Higher Law. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, *42*(1), 60–68.

Shockey, B. J., Croft, D. A. y Anaya, F. (2007). Analysis of function in the absence of extant functional homologues: a case study using mesotheriid notoungulates (Mammalia). *Paleobiology*, *33*(2), 227–247.

Tarquini, J., Morgan, C. C., Toledo, N. y Soibelzon, L. H. (2019). Comparative osteology and functional morphology of the forelimb of *Cyonasua* (Mammalia, Procyonidae), the first South American carnivoran. *Journal of Morphology*, *280*(3), 446–470.

Toledo, N., Bargo, M. S. y Vizcaíno, S. F. (2013). Muscular reconstruction and functional morphology of the forelimb of early Miocene sloths (Xenarthra, Folivora) of Patagonia. *The Anatomical Record*, *296*(2), 305–325.

Toledo, N., Bargo, M. S. y Vizcaíno, S. F. (2015). Muscular reconstruction and functional morphology of the hind limb of Santacrucian (Early Miocene) sloths (Xenarthra, Folivora) of Patagonia. *The Anatomical Record*, *298*(5), 842–864.

Toledo, N., Cassini, G. H., Vizcaíno, S. F. y Bargo M. S. (2014). Mass estimation of Santacrucian sloths from the Early Miocene Santa Cruz Formation of Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, *59*(2), 267–280.

Toledo, N., De Iuliis, G., Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. (2018). The concept of a pedolateral pes revisited: the giant sloths *Megatherium* y *Eremotherium* (Xenarthra, Folivora, Megatheriinae) as a case study. *Journal of Mammalian Evolution*, *25*(4), 525–537.

van der Klaauw, C. J. (1948). Ecological studies and reviews. IV. Ecological Morphology. *Bibliographia Biotheoretica*, *4*, 23–111.

Vizcaíno, S. F. (2014). Interview on Paleobiology. En M. R. Sánchez-Villagra y N. MacLeod (Eds.), *Issues in Palaeontology: A Global View. Interviews and Essays* (pp. 181–192). Scidinge Hall Verlag: Zürich.

Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. (2021). Views on the Form-Function Correlation y Biological Design. *Journal of Mammalian Evolution*, *28*, 15–22.

Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Cassini, G. H. y Toledo, N. (2016). *Forma y función en paleobiología de vertebrados*. Editorial Universidad Nacional de La Plata (Edulp), 268 pp. http://sedici.unlp.edu.ar/hyle/10915/55101

Vizcaíno, S.F., Bargo M.S., Cassini G.H., Toledo N. y De Iuliis, G. 2024. *Vertebrate Paleobiology: A Form and Function approach*. Indiana University Press 312 pp.

Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S. y Toledo, N. (2017).

Revaluación crítica de los mamíferos actuales como indicadores paleoambientales. Ejemplos de la mastofauna neotropical. *XXX Jornadas Argentinas de Mastozoología* (pp. 41). Bahía Blanca.

Vizcaíno, S. F., Fariña, R. A. y Mazzetta, G. (1999). Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos and other South American mammals. *Acta Theriologica*, 44, 309–320.

Vizcaíno, S. F. y Milne, N. (2002). Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Journal of Zoology*, *257*, 117–127.

Vizcaíno, S. F., Toledo, N. y Bargo, M. S. (2018). Advantages and limitations in the use of extant xenarthrans (Mammalia) as morphological models for paleobiological reconstruction. *Journal of Mammalian Evolution*, *25*, 495–505.

Warton, D. I., Wright, I. J., Falster, D. S. y Westoby, M. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *81*, 259–291.

PALEONEUROLOGÍA

- Ariana Paulina Carabajal[1]
- Teresa Dozo[2]
- M. Belén von Baczko[3]
- Gastón Martínez[4]

[1]Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Quintral 1250, San Carlos de Bariloche (8400), Argentina

[2]Instituto Patagónico de Geología y Paleontología, Centro Nacional Patagónico (IPGP, CCT CONICET-CENPAT), Boulevard Brown 2915 (U9120ACD), Puerto Madryn, Argentina

[3]Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN-CONICET), Avenida Ángel Gallardo 470 (C1405DJR), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina

[4]Museo de Paleontología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Vélez Sarsfield 249, Córdoba, X5000JJC, Argentina

INTRODUCCIÓN

La Paleoneurología es una rama de la paleontología que se dedica al estudio de la anatomía y evolución del sistema nervioso de animales extintos. Si bien hay estudios de tejidos nerviosos en invertebrados extintos, éstos son escasos, en contraste con su registro en vertebrados. Además, históricamente los estudios en paleoneurología se han focalizado en la anatomía del Sistema Nervioso Central, particularmente en el encéfalo y órganos de los sentidos, los cuales están alojados dentro del neurocráneo o caja craneana, mientras que la médula espinal (conocida a partir de moldes naturales del canal neural donde se aloja) y el Sistema Nervioso Periférico (recorrido de los nervios por fuera del neurocráneo y el canal neural) han sido relativamente muy poco estudiados. Esto se debe a diversos factores tales como la relativa escasez en el registro fósil, seguido de otras variables como el grado de preservación y el tamaño de los ejemplares pequeños, los cuales deben ser estudiados mediante microtomógrafos.

El encéfalo y los tejidos blandos asociados, como las meninges y los senos venosos intracraneanos, se degradan muy rápidamente después de la muerte del animal, haciendo que el estudio de la neuroanatomía de especies extintas sea difícil. A nivel mundial no hay prácticamente registros fósiles en los que se hayan preservado este tipo de tejidos blandos en vertebrados, salvo en unas pocas excepciones, como por ejemplo el tejido encefálico aparentemente preservado de un dinosaurio hadrosaurio Cretácico (Brasier *et al.*, 2016) o los nervios ópticos y olfatorios preservados en larvas de anuros (Báez y Púgener, 2003; Roček *et al.*, 2003; Chuliver *et al.*, 2024). Más allá de estos ejemplos extremadamente raros, la fuente de datos con la que cuentan los paleontólogos es, en la gran mayoría de los casos, de tipo indirecta: se trata de las impresiones o marcas que dejan los tejidos blandos en el interior de la cavidad endocraneana. Estas marcas, conocidas como "correlatos óseos", pueden ser estudiadas a partir de copias volumétricas tridimensionales denominados moldes endocraneanos (o c*ranial endocasts* en inglés) que son representaciones de la morfología superficial del encéfalo y nervios craneanos (Figura 8.1). Es por esto que, el hallazgo de neurocráneos bien preservados y completos resulta esencial para esta disciplina.

El encéfalo: forma y función

Este importante órgano controla las funciones vitales del organismo y se encuentra alojado en la cavidad endocraneana, cuyas paredes, piso y techo tienen la función de protegerlo. El neurocráneo es una estructura compleja formada por numerosos huesos pares e impares de distinto origen embrionario (condrales y dérmicos), atravesados por forámenes craneanos utilizados por nervios y vasos sanguíneos craneanos (ver Paulina-Carabajal, 2015 y referencias allí citadas). En el embrión de un vertebrado, tanto el condrocráneo cartilaginoso (o neurocranium, parte del cráneo que osifica a partir de cartílago) como el dermatocráneo (parte del cráneo que osifica a partir de membrana y formará los elementos del techo craneano, entre otras cosas) serán reemplazados por hueso en el estado adulto, sea en forma total o parcial, a excepción de los peces cartilaginosos (Kardong, 2011). En el caso de estos últimos (tiburones y rayas), solo la preservación excepcional de tejidos blandos permitirá el estudio de estructuras neurocraneanas (Bronson *et al.*, 2018). Los huesos que forman

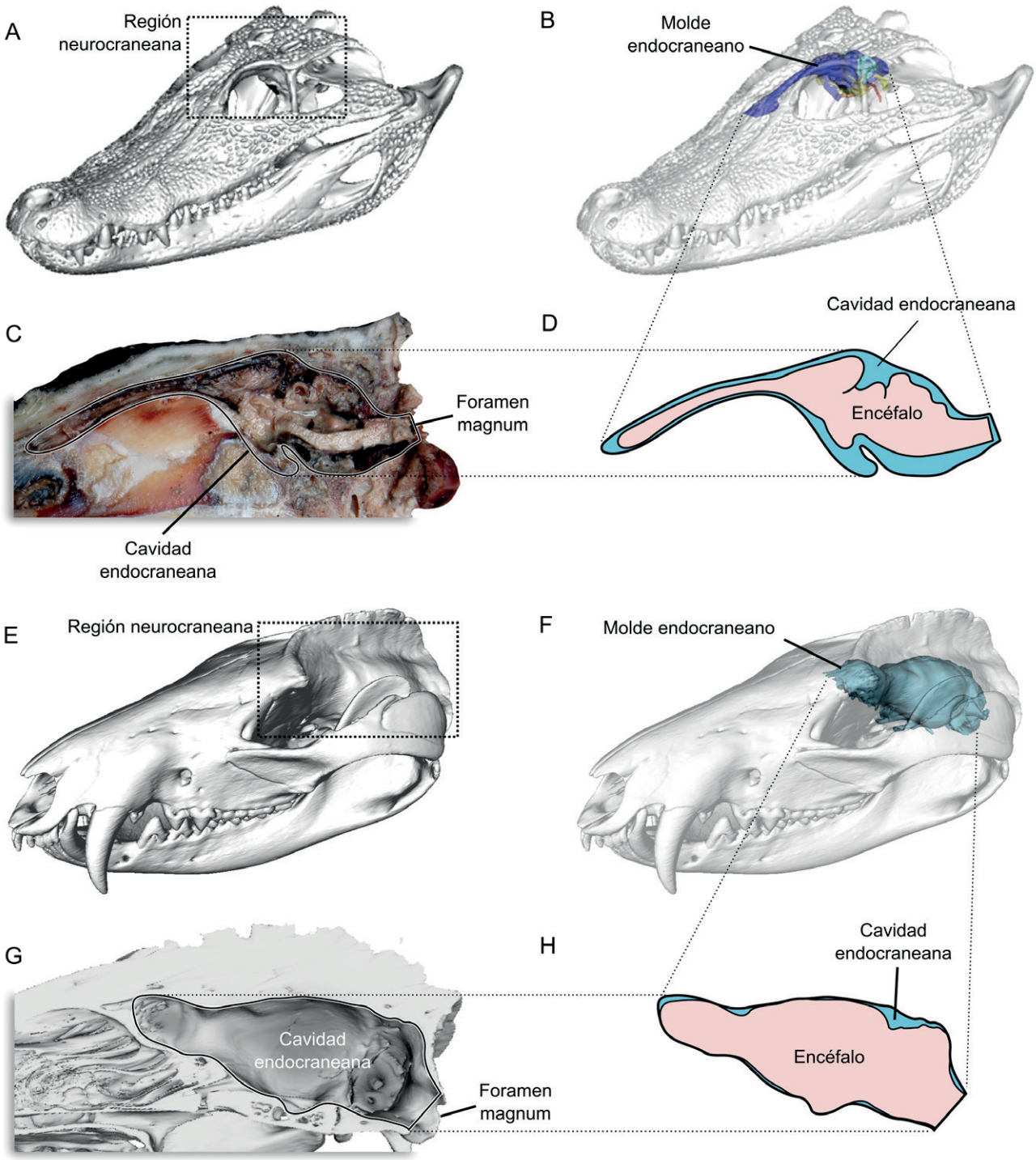


Figura 8.1. Cráneo, cavidad endocraneana y encéfalo de un reptil del grupo de los caimanes (*Caiman yacare*, A-D) y de un mamífero del grupo de las zarigüeyas (*Didelphis virginiana*, E-H). **A y E,** cráneo en vista general; **B y F,** cráneo en semitransparencia y molde endocraneano; **C y G,** detalle del neurocráneo en corte sagital (fresco en el caso del caimán, virtual en el caso de la zarigüeya); **D y H,** contorno esquemático en vista lateral de la cavidad endocraneana (celeste) y del encéfalo (rosa). Nótese la diferencia en cuanto a la proporción de la cavidad endocraneana ocupada por el encéfalo entre ambos ejemplos.

el neurocráneo se agrupan por regiones (por ejemplo: occipital, esfenoidal, etmoidal y techo craneano), donde el piso de la cavidad endocraneana (o basicráneo) está formado por varios elementos generalmente fusionados entre sí. Los nervios craneanos a su vez son muy conservativos en su recorrido hacia el exterior de la cavidad endocraneana, atravesando casi siempre los mismos huesos. Esta particularidad hace que los forámenes craneanos sean buenos indicadores para identificar los huesos del neurocráneo cuando no se observan suturas entre ellos, y viceversa (Currie, 1997).

El neurocráneo es una estructura esqueletaria bastante conservadora, y los elementos que lo conforman son mayormente homólogos en todos los grupos de vertebrados. No obstante, durante la radiación evolutiva de los diversos grupos puede haber desaparición de algunos elementos o fusión formando complejos óseos, y hasta surgimiento de elementos evolutivamente novedosos, como en el caso de los mamíferos (Kardong, 2011).

En este contexto, el análisis del patrón evolutivo del encéfalo se ve favorecido por los siguientes conceptos: 1) todos los vertebrados, a excepción de los agnatos (peces sin mandíbulas), comparten el mismo número de divisiones del encéfalo (Figuras 8.2 y 8.3);

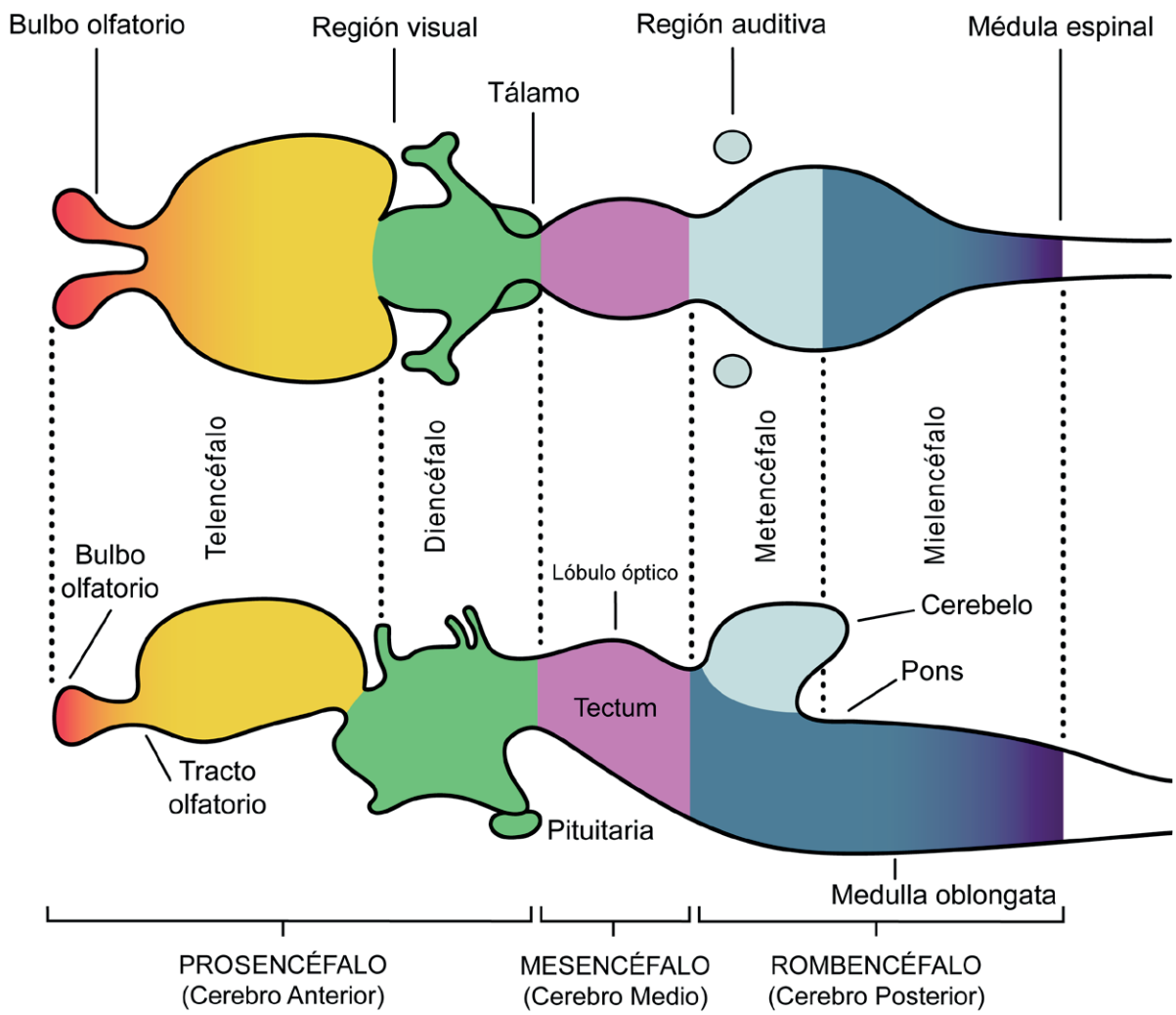


Figura 8.2. Esquema del encéfalo embrionario y sus principales regiones y estructuras.

2) el tamaño del encéfalo se incrementó en forma independiente en algunos grupos durante su radiación evolutiva; y 3) el aumento en el tamaño del encéfalo resultó frecuentemente en el incremento del número de centros neurales y de clases de células neuronales, repercutiendo probablemente en una mayor complejidad de comportamientos (Northcutt, 2002).

Las regiones del encéfalo dejan marcas en las caras internas de la cavidad endocraneana. Estas reflejan en mayor o menor grado ciertas funciones sensoriales en el molde endocráneo, como por ejemplo lóbulos ópticos más grandes (Figura 8.3). De esta manera, los paleontólogos utilizan los correlatos óseos de la cavidad endocraneana para interpretar y reconstruir los tejidos blandos no preservados. Para ello, la mejor manera de estudiarlos es usando moldes endocraneanos, los cuales reflejan la morfología externa del encéfalo en menor o mayor grado dependiendo si el encéfalo rellenaba, total o parcialmente, la cavidad endocraneana.

Como fuentes de datos anatómicos, los moldes endocraneanos presentan limitaciones dado que la representación de la morfología encefálica está condicionada por el grado en que la cavidad endocraneana es ocupada por el encéfalo y por las características

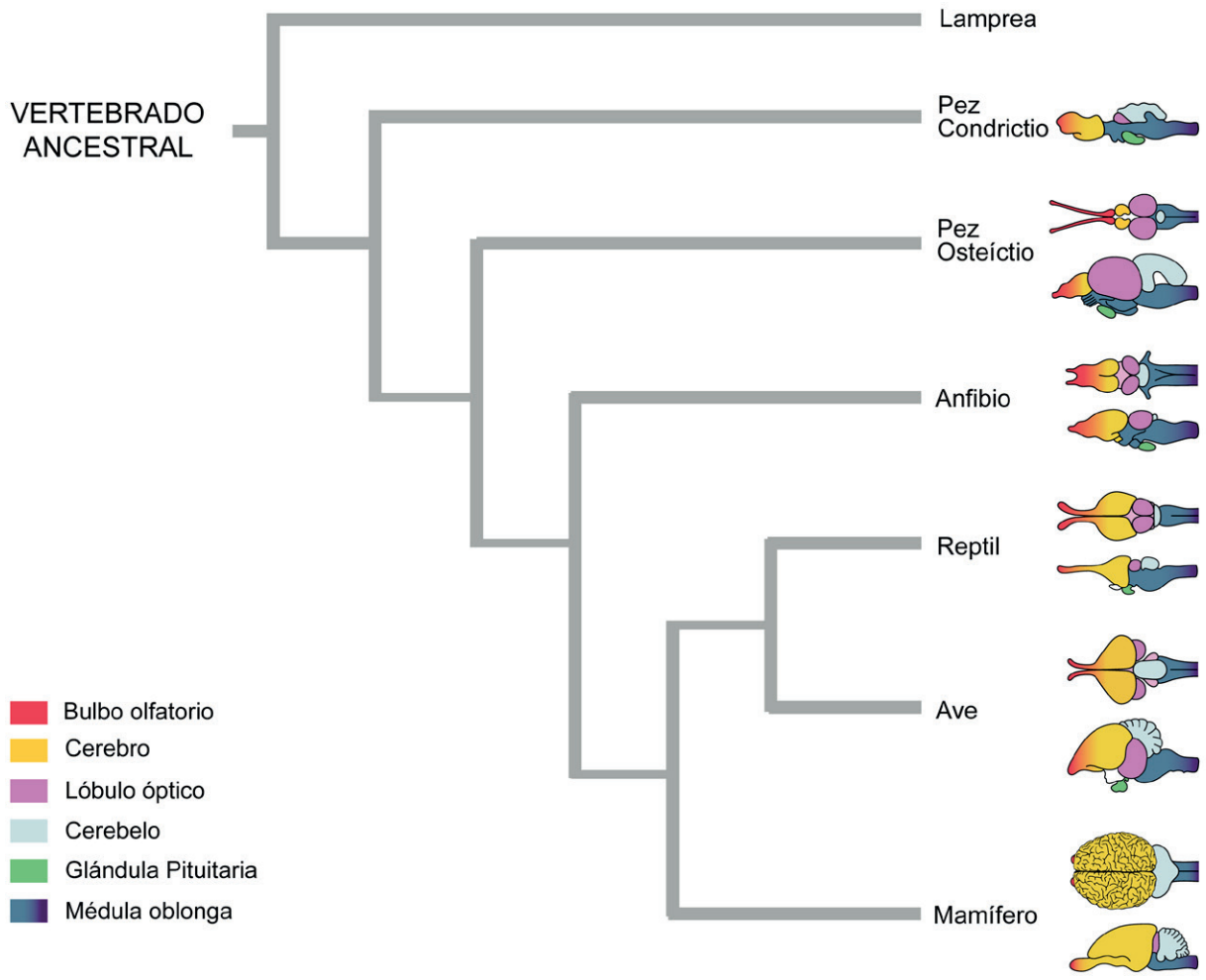


Figura 8.3. Cladograma simplificado de los vertebrados, mostrando la variabilidad morfológica y el desarrollo diferencial de las regiones del encéfalo en los distintos grupos, en vistas dorsal y lateral. (Figura modificada de Northcutt, 2002).

de las meninges (capas externas que protegen el tejido nervioso y pueden ser gruesas o delgadas), dos factores que difieren en los distintos grupos de vertebrados.

La relación entre el volumen del encéfalo y el volumen de la cavidad endocraneana se puede cuantificar mediante el índice BEC (*brain-to-endocranial cavity index* en inglés, ver Balanoff *et al.*, 2016). Por ejemplo, si el encéfalo ocupaba solo el 50% de la cavidad endocraneana el índice BEC será 0,5 (Figura 8.4. A). Históricamente y siguiendo el trabajo de Hopson (1979), los paleoneurólogos utilizaron este bajo índice del 50% calculado a principios del siglo XX en solo dos taxones (*Sphenodon* e *Iguana*, Dendy, 1909, 1910) para estimar el relleno de la cavidad en una gran variedad de vertebrados no-mamíferos extintos. Durante mucho tiempo se asumió que la mayoría de los reptiles presentaban un índice similar, excepto las serpientes, pterosaurios y aves, donde el encéfalo sí rellena completamente la cavidad. Sin embargo, estudios recientes demostraron que, entre los reptiles escamados, muchas especies de lagartos tienen también índices BEC relativamente altos (ver Macri *et al.*, 2019; Güntürkün *et al.*, 2020 y referencias allí citadas).

Hoy sabemos que, entre los tetrápodos, algunos grupos de escamados (serpientes y algunas especies de lagartos), reptiles arcosaurios voladores (pterosaurios y aves) y mamíferos tienen encéfalos que rellenan casi completamente la cavidad endocraneana, llegando a un índice BEC cerca de 1. Así y todo, otras circunstancias pueden atenuar o distorsionar la información brindada por el molde endocraneano a pesar de que los tejidos blandos rellenan bien la cavidad. Por ejemplo, si la duramadre (meninge que rodea al encéfalo) es muy gruesa o si hay senos venosos intracraneales longitudinales dorsales o ventrales muy desarrollados estos pueden evitar que algunas estructuras encefálicas dejen correlatos óseos (Figuras 8.1. D, 8.4. A). En esos casos, por ejemplo, no se ve la fisura interhemisfé-

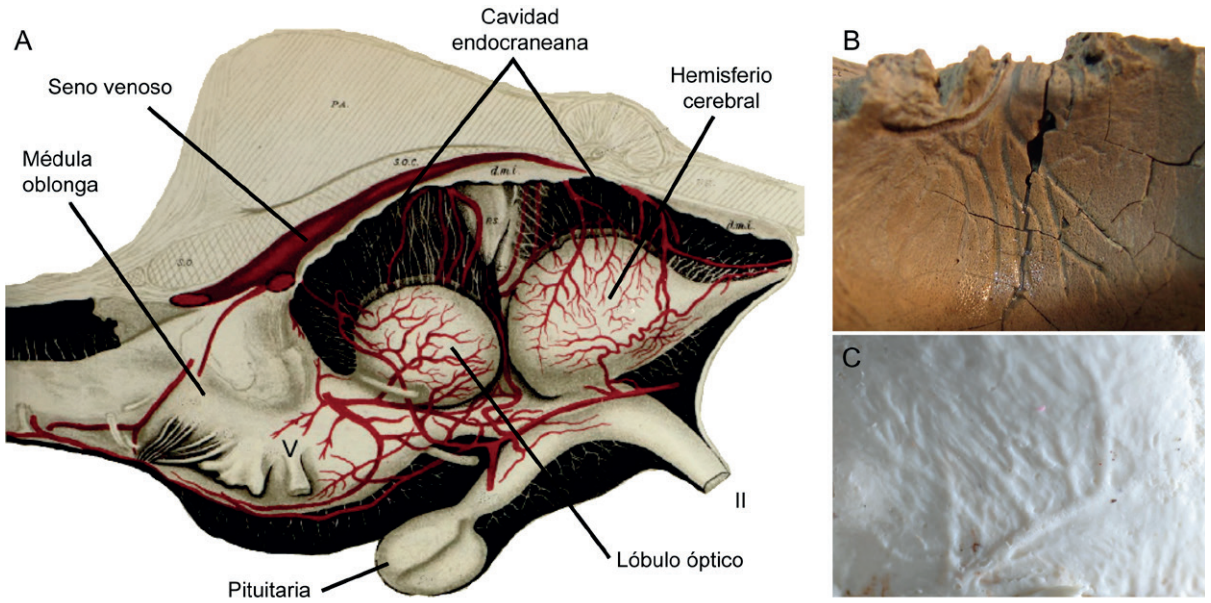


Figura 8.4. A, Ilustración del endocráneo y encéfalo de *Sphenodon punctatus*. **B,** Marcas de vascularización en la cara interna de los frontales de un dinosaurio hadrosaurio. **C,** Molde endocraneano de látex con marcas de vascularización en el dinosaurio terópodo *Daspletosaurus*. (A, modificado de Dendy, 1909, B y C modificado de Paulina-Carabajal, 2015).

rica que separa medialmente ambos hemisferios cerebrales en el molde endocraneano. De hecho, la presencia de marcas de vascularización (vasos sanguíneos, generalmente alrededor del cerebro anterior) en un molde endocraneano es utilizada como un indicador de que la duramadre es muy delgada, y que por ende el molde endocraneano refleja con alta fidelidad la morfología superficial del encéfalo (Evans, 2005) (Figura 8.4. B).

Tipos de moldes endocraneanos. La principal dificultad para el estudio de los moldes endocraneanos radica en el acceso y visualización de las cavidades endocraneanas ocupadas por el encéfalo y otras estructuras internas, como por ejemplo los canales semicirculares del oído interno o los pasajes para nervios y vasos sanguíneos. Hay dos tipos de moldes: **físicos**, que a su vez pueden ser naturales (Figura 8.5. A-C) o artificiales (Figura

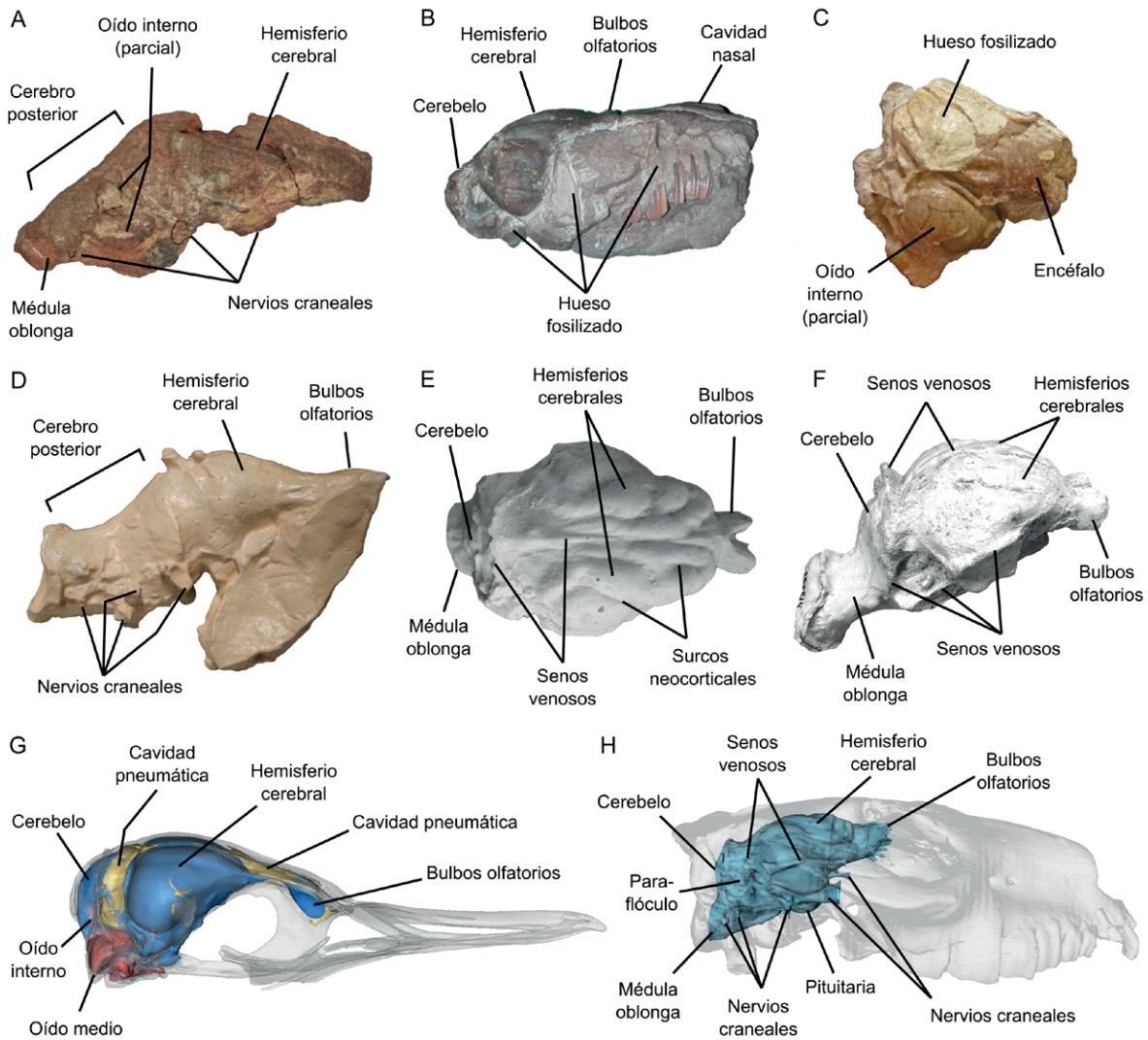


Figura 8.5. Ejemplos de moldes endocraneanos naturales (A-C), artificiales de látex/yeso (D-F) y virtuales (G, H). **A,** aetosaurio (*Neoaetosauroides engaeus*). **B,** notoungulado (*Protypotherium australe*); **C,** serpiente (*Dinilysia patagonica*). **D,** aetosaurio (*Desmatosuchus smalli*). **E y H,** notoungulado (*Rhynchippus equinus*). **F,** notoungulado (*Leontinia gaudryi*). **G,** pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*). Los moldes no se muestran a escala. En todos los casos, el extremo anterior se orienta hacia la derecha de la figura. Excepto en C y E (que se muestran en vista dorsal), el resto de los moldes endocraneanos se muestran en vista lateral (B, F y G invertidas).

8.5. D-F) y **digitales** o virtuales (Figura 8.5. G, H). Los primeros estudios paleoneurológicos se basaron en moldes endocraneanos naturales, los cuales son muy poco frecuentes en el registro fósil, sobre todo en animales continentales (Dozo, 2009; Paulina-Carabajal *et al.*, 2018; Triviño *et al.*, 2018; von Baczko *et al.*, 2018). Estos moldes se forman cuando el relleno sedimentario de la cavidad endocraneana adquiere una dureza mayor que la del hueso fosilizado que lo contiene, quedando luego expuesto por erosión o por fracturas (Figura 8.5. A-C). En el pasado también se recurrió a la confección de moldes endocraneanos artificiales con caucho siliconado o yeso, lo que implicaba intervenir los cráneos. Dicha intervención significaba cortar literalmente un cráneo a la mitad para observar su interior, algo posible sólo ante la disponibilidad de varios ejemplares de la misma especie debido a la naturaleza destructiva del procedimiento (Figura 8.6. A, B). El uso de las llamadas tecnologías no-invasivas, como es la tomografía computada (TC) por rayos X o por neutrones, permitió por primera vez el estudio de estructuras internas sin necesidad de dañar el material fósil, incluso en aquellos casos donde el neurocráneo está aún cubierto por otros huesos del cráneo o por sedimento (Figura 8.6. E). La reconstrucción (o segmentación) del modelo 3D virtual se realiza utilizando programas de computación especializados en el análisis de imágenes seriadas generadas por tomografías computadas. Tanto los programas de computación específicos (los hay pagos y gratuitos), como los reposi-

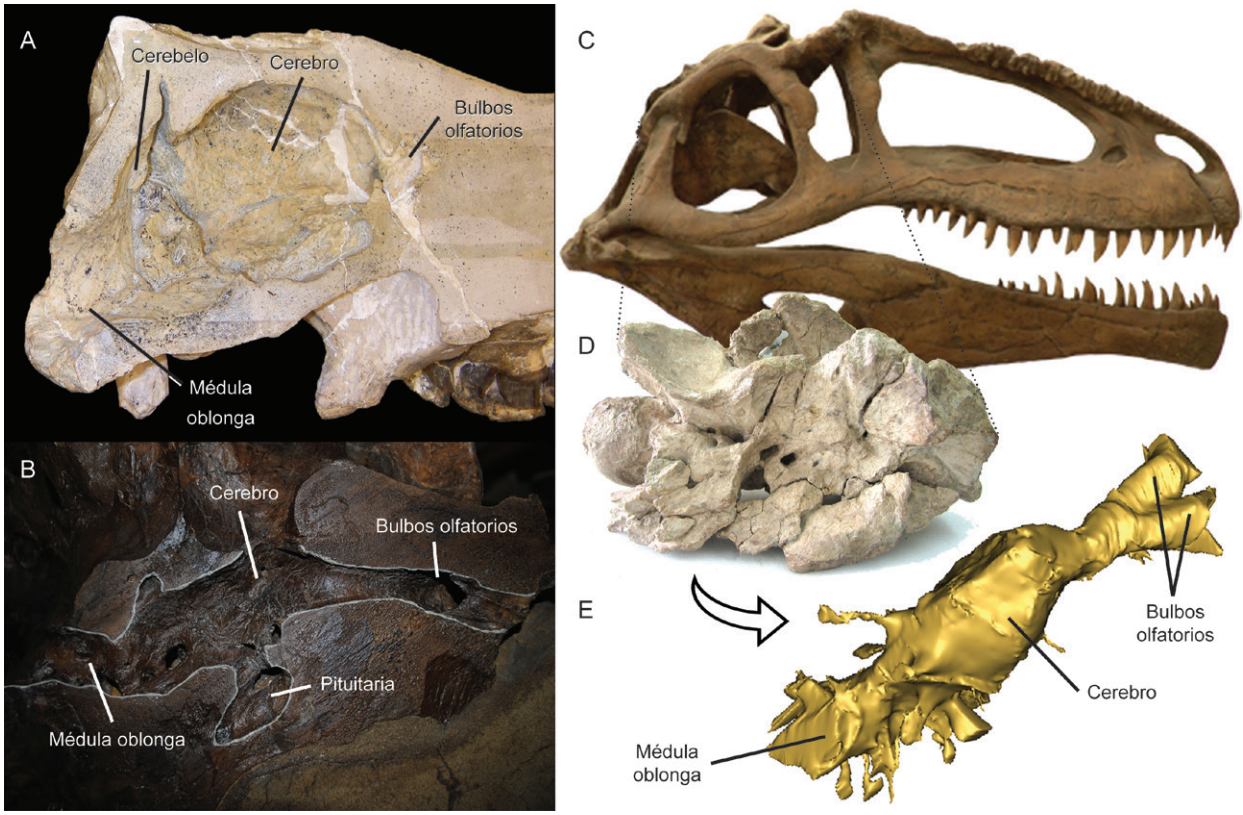


Figura 8.6. A, Cráneos del mamífero notoungulado *Leontinia gaudryi*; y **B,** del dinosaurio ceratopsio *Triceratops horridus*; cortados en sección sagital para la observación de la cavidad endocraneana. **C,** Reconstrucción del cráneo del dinosaurio terópodo *Giganotosaurus carolini* con detalle del neurocráneo; y **D,** molde endocraneano digital basado en tomografías computadas.

torios digitales, están siendo ampliamente utilizados por la comunidad científica para depositar tomografías computadas o modelos 3D asociados a publicaciones científicas (por ejemplo, Materialise Mimics, ThermoFisher Avizo, 3D Slicer, MorphoMuseum, Morphosource, Sketchfab, Figshare, entre otros).

HISTORIA DE LA PALEONEUROLOGÍA

La Paleoneurología se inicia en el año 1804 con **Georges Cuvier**, quien fue el primer científico en describir un molde endocraneano natural dorsalmente expuesto en un cráneo de *Anoplotherium commune* (Mammalia, Artiodactyla), reconociendo en él los hemisferios cerebrales (Edinger, 1975). "*When Cuvier saw inside the broken skull of a fossil mammal a stone shaped like a mammal brain, he recognized the foundation of Paleoneurology: the endocranium, in which that stone was formed when it still was soft mud, had been shaped by the brain when the animal was alive*" (Edinger, 1960: 57). Luego, fueron varios los investigadores que se dedicaron a los estudios paleoneurológicos hacia fines del siglo XIX (Gervais, 1869 a,b, 1870; Marsh, 1874, 1878, 1885; Newton, 1888) y en la primera mitad del siglo XX (Jakob, 1912; Edinger, 1929; Tilney, 1931; Simpson, 1932, 1933 a,b; Patterson, 1937) enfocados más que nada en reptiles arcosaurios (Dinosauria, Crocodylia y también Pterosauria) y en mamíferos.

Pero sin lugar a dudas la Paleoneurología logró un lugar preponderante, gracias a las investigaciones realizadas por **Ottilie "Tilly" Edinger**, considerada por muchos como la fundadora de la Paleoneurología. Antes del trabajo de Edinger la historia del encéfalo de los vertebrados había sido reconstruida exclusivamente por anatomistas que comparaban los tejidos blandos de distintos grupos de peces y tetrápodos vivientes (ver Buchholtz y Seyfarth, 1999). Esta investigadora alemana publicó un gran número de trabajos durante su carrera, desarrollada entre 1921 y 1967. En sus trabajos se destacan los primeros aportes en la especialidad para muchos grupos y las actualizaciones del estado del conocimiento a través de trabajos como "*Fossil brains*" en 1929 o "*The bibliography, Paleoneurology 1804–1966*". Como trabajo clásico de la Paleoneurología se destaca la obra sobre la evolución del cerebro de los équidos (Edinger, 1948), el cual es un modelo pionero para el estudio de la filogenia cerebral. En este estudio, se analizó -por primera vez y a través de moldes endocraneanos- la evolución del cerebro de esta familia desde su origen en el Eoceno, con *Hyracotherium*, hasta la actualidad, con *Equus*.

Ya en la década del 70, las investigaciones paleoneurológicas tomaron un nuevo enfoque con los estudios realizados por **Leonard Radinsky** (1968, 1973, 1975a,b, 1979, 1981). Este autor señaló que para iniciar un estudio neuroevolutivo en un grupo de mamíferos se debe recurrir a dos fuentes de información: por un lado, efectuar un análisis comparado de la morfología encefálica en las especies actuales del grupo en cuestión y formas relacionadas, y por el otro, analizar la información obtenida del registro fósil, o sea, de los moldes endocraneanos. En base a este mismo marco teórico, el paleontólogo Lawrence Witmer introdujo en 1997 el método llamado *Extant Phylogenetic Bracketing* que permite testear, en distintos grados de inferencia, las hipótesis sobre caracteres de tejidos blandos no preservados en los fósiles (ver más abajo). Durante el siglo XX, además de los autores ya mencionados, se destacó el trabajo de **Harry J. Jerison** con la publicación en 1973 del libro "*Evolution of the Brain and Intelligence*", dando un gran impulso a los estudios cuantitativos en

Paleoneurología. El objetivo de estos estudios era obtener el tamaño cerebral relativo de los ejemplares fósiles en estudio para evaluar su grado de encefalización. Unos años después, en 1979, **James A. Hopson** publicó el capítulo "*Paleoneurology*" en el libro "*Biology of the Reptilia*", un clásico indispensable para todo aquel que se interese en la disciplina. Desde entonces hasta el día de hoy el campo ha progresado enormemente, de la mano del uso de tomografías computadas. Al día de la fecha, se conoce la neuroanatomía de representantes extintos de los principales grupos de vertebrados, incluyendo peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos (Walsh y Knoll, 2011). Algunos grupos han sido más estudiados que otros debido a diferentes factores que dificultan la observación de estructuras internas, como pueden ser su pequeño tamaño (este es el caso para la mayoría de los lepidosaurios con excepción de los mosasaurios), extrema fragilidad (como es el caso de pterosaurios, escamados o aves), pérdida de osificación de regiones que permanecen cartilaginosas (como es el caso de tiburones y rayas o individuos neonatos) y registro fósil deficiente.

Como se mencionó previamente, los primeros trabajos en paleoneurología fueron sobre mamíferos. En el caso de los reptiles, los primeros estudios fueron realizados en dinosaurios no avianos ("dinosaurios" a partir de ahora en el resto del texto) por **John Whitaker Hulke** quien en 1871 describió la cavidad endocraneana de un *Iguandon*, seguido por **Othniel Marsh** que se encuentra entre los primeros paleontólogos en realizar moldes artificiales (Marsh, 1880), estudiando numerosas especies de dinosaurios de Norteamérica a fines del siglo XIX y principios del siglo XX. Simultáneamente, también fueron estudiados algunos *endocasts* de cocodrilos marinos mesozoicos (Thalattosuchia; Seeley, 1880) y pterosaurios (Newton, 1889). Edinger estudió los primeros moldes endocraneanos en sauropterigios, que son reptiles diápsidos marinos, en 1921. Por su parte, el primer molde endocraneano de una tortuga fósil fue estudiado por Zangerl en 1960, mientras que el primer molde digital fue realizado por Paulina-Carabajal y colaboradores recién en el año 2013. Los escamados son el grupo menos estudiado entre los reptiles, donde los únicos estudios paleoneurológicos corresponden a algunas pocas especies de mosasaurios (Russell, 1967; Allemand, 2017) y a la serpiente mesozoica *Dinilysia patagonica* (Triviño *et al.*, 2018). Ya adentrados en el siglo XX, el primer molde natural de un pez extinto fue estudiado por Stensiö en 1921 y para ello el molde fue expuesto fracturando el cráneo con un martillo, según Castiello y Brazeau (2018). Por su parte, los anuros son otro grupo poco estudiado desde el campo de la Paleoneurología con los primeros moldes endocraneanos de "laberintodontes" paleozoicos descritos por Sawin (1941) y Romer y Edinger (1942).

Los "cerebros" fósiles más antiguos conocidos corresponden a peces paleozoicos del Devónico temprano como *Ligulalepis*, un pez primitivo de relaciones filogenéticas poco claras y el placodermo *Shearsbyaspis*, ambos de unos 400 millones de años de antigüedad encontrados en Australia. Asimismo, del Carbonífero se conoce el caso de un holocéfalo (quimera) de unos 300 millones de años de antigüedad (Pradel *et al.*, 2009; Castiello y Brazeau, 2018; Clement *et al.*, 2018).

Argentina, pionera en los estudios paleoneurológicos en América latina

En Argentina, la Paleoneurología se inició a partir de 1979 con los trabajos pioneros de **Juan Carlos Quiroga** (1951-1988), quien proporcionó importantes avances a esta discipli-

na, tanto en el país como en América Latina (Figura 8.7). Su tesis doctoral sobre el origen del cerebro de los mamíferos, presentada en 1985 en la Facultad de Ciencias Médicas de la Universidad Nacional de La Plata, constituyó un avance singular en el conocimiento del origen del modelo cerebral mamaliano. Sus investigaciones se centraron en la paleoneurología de los reptiles mamiferoides para entender la transición terápsido-mamífero, destacándose los estudios de los moldes endocraneanos de los géneros del Triásico *Massetognathus*, *Probelesodon*, *Probainognathus* y *Therioherpeton* (Quiroga, 1979, 1980a-c, 1984). También realizó aportes a la paleoneurología de marsupiales (Quiroga y Dozo, 1988) y ungulados litopternos (Quiroga, 1988). Su trabajo póstumo sobre la cuantificación de la corteza cerebral en moldes endocraneanos de mamíferos, constituye un excelente ejemplo de su constante búsqueda de novedosos y pertinentes procedimientos de investigación (Quiroga, 1988).

En la década de 1990, **María Teresa Dozo** continuó los estudios sobre la Paleoneurología de mamíferos del Cenozoico de Argentina. Este es un grupo sumamente interesante dado su aislamiento en América del Sur y enorme radiación adaptativa durante la mayor parte del Cenozoico, posibilitando estu-

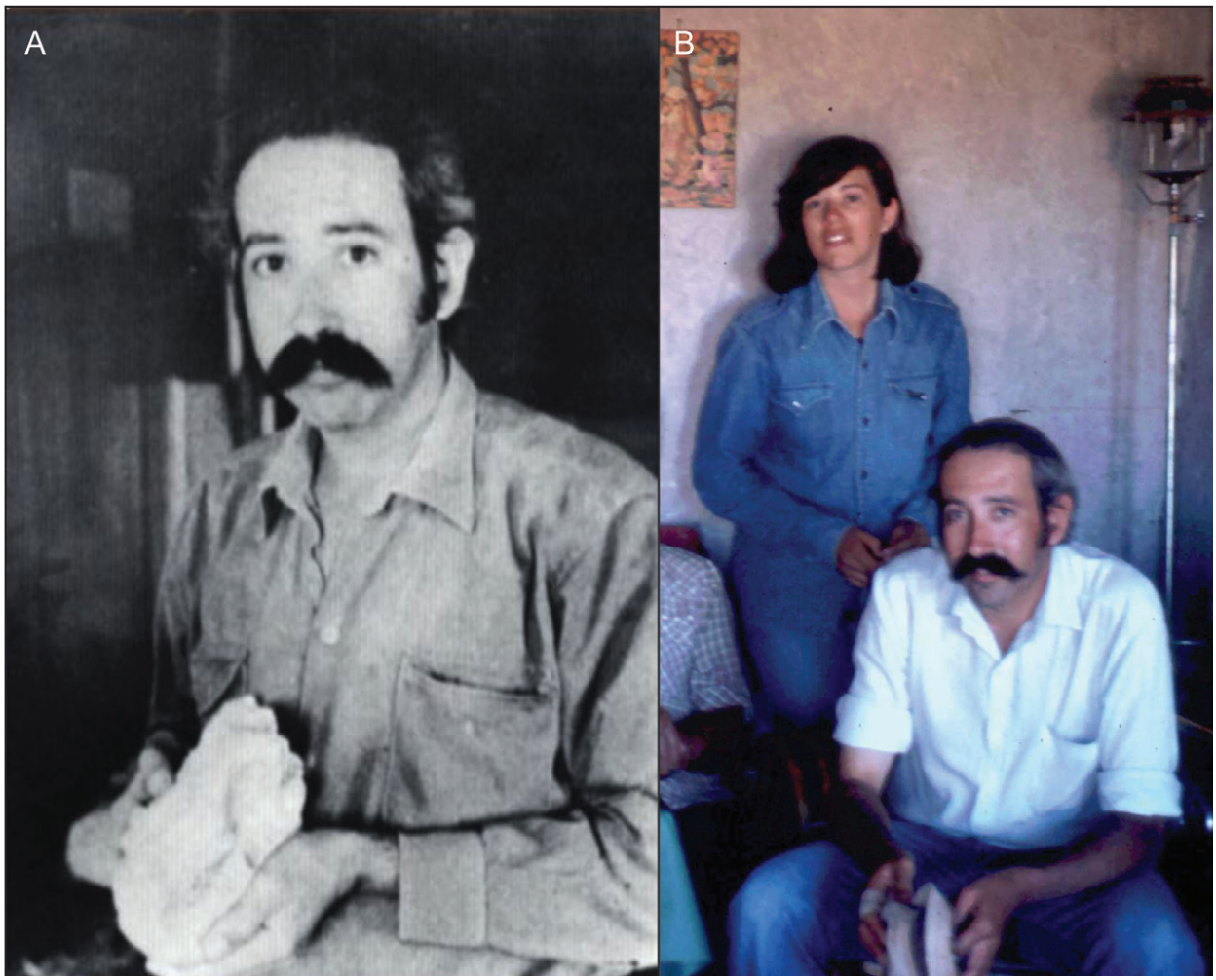


Figura 8.7. A, Retrato de Juan Carlos Quiroga de 1985. **B**, Fotografía de María Teresa Dozo junto al Dr. Quiroga en ocasión de una campaña paleontológica en la localidad Gran Barranca (Chubut) en enero de 1985.

dios paleobiológicos y neuroevolutivos. Dozo realizó estudios paleoneurológicos en mamíferos tanto de las líneas autóctonas sudamericanas, que incluyen xenartros y marsupiales, como de las líneas sudamericanas de origen alóctono, particularmente roedores caviomorfos (Dozo, 1987, 1989, 1994a,b, 1997a,b, 1998; Dozo *et al.*, 2004). Más recientemente, el uso de tomografías computadas permitió analizar digitalmente por primera vez la anatomía endocraneana de notoungulados, incluyendo otros espacios endocraneanos (por ejemplo, circulación sanguínea) relevantes desde el punto de vista paleobiológico (Dozo y Martínez, 2016; Martínez *et al.*, 2019).

A comienzos del siglo XXI la Paleoneurología en la Argentina vuelve a tomar un nuevo impulso y diversificación con los relevantes estudios de **Ariana Paulina-Carabajal**, quien amplía las investigaciones paleoneurológicas en el paradigmático grupo de los dinosaurios, dando además los primeros pasos en el país en otros grupos de reptiles extintos como tortugas, cocodrilos marinos y pterosaurios (Fernández *et al.*, 2011; Codorniú *et al.*, 2016; Paulina-Carabajal *et al.*, 2013). El primer oído interno descrito para un saurópodo titanosaurio se basó en un molde de látex (Paulina-Carabajal y Salgado, 2007), seguido por los primeros dinosaurios de América del Sur en ser estudiados por medio de moldes endocraneanos artificiales tanto de látex como digitales, incluyendo saurópodos, terópodos y ornitópodos (ej. Paulina-Carabajal y Canale, 2010; Paulina-Carabajal, 2012; Becerra *et al.*, 2018). A partir de allí, otros grupos de investigación comenzaron a desarrollar líneas sólidas en paleobiología incluyendo aspectos paleoneurológicos en Crocodylia continentales y marinos (ej. Bona y Paulina-Carabajal, 2013; Herrera *et al.*, 2013, 2018; Bona *et al.*, 2017), en arcosauriformes basales (von Baczko y Desojo, 2016; Trotteyn y Paulina-Carabajal, 2016; von Baczko *et al.*, 2018, 2022, 2024; Desojo *et al.*, 2024; Ulloa-Guaiquín *et al.*, 2026) y en aves (ej. Degrange *et al.*, 2015, Tambussi *et al.*, 2015).

Problemas para el estudio del molde endocraneano

El encéfalo de los vertebrados casi nunca fosiliza, por ello, la paleoneurología estudia los moldes endocraneanos, que son representaciones tridimensionales de la morfología superficial que tenía el encéfalo. La precisión de estas reconstrucciones depende de la relación encéfalo-cavidad endocraneana de cada especie (por ejemplo, en los mamíferos el encéfalo rellena por completo la cavidad endocraneana; Figura 8.1. E-H). Se mencionan a continuación factores que condicionan los estudios paleoneurológicos.

Registro fósil. En muchos grupos de vertebrados, los cráneos articulados y mucho más los neurocráneos, no son la parte esqueletaria más frecuentemente encontrada. Y aun cuando el neurocráneo se preservó, muchas veces se trata de una pieza pequeña o se encuentra cubierto por sedimento u otros huesos del cráneo que impiden la observación directa de sus cavidades internas, a menos que esté fracturado. A esto se suma que muchas veces los ejemplares con cráneos preservados son holotipos, por lo que deben ser manipulados con extremo cuidado y la desarticulación de huesos no está autorizada. Este problema está siendo resuelto con el uso de tecnologías no invasivas (tomografías y microtomografías computadas) las que permiten observar las estructuras internas y "extraerlas" virtualmente (Figura 8.6. E).

Relación volumen del encéfalo versus volumen de la cavidad endocraneana. En la

mayoría de los grupos de vertebrados, el encéfalo no ocupa completamente la cavidad endocraneana, excepto en algunas lagartijas, serpientes, aves y mamíferos. Esto implica que el molde endocraneano no refleja el 100% de la morfología encefálica, lo cual es un problema que afecta directamente a los estudios paleoneurológicos. Los investigadores dependen entonces de fuentes indirectas de información, tales como los conocimientos de la biología de las especies vivientes relacionadas, y los correlatos óseos o impresiones dejados por los tejidos blandos, para hacer inferencias sobre las partes blandas no preservadas. Este tipo de análisis se sustenta en un marco teórico filogenético (Hopson, 1977; Witmer, 1995; Witmer *et al.*, 2008; Balanoff *et al.*, 2013) (Figura 8.8).

Ontogenia. A pesar del incremento en el número de estudios en paleoneurología, la mayoría de los especímenes estudiados corresponden a individuos adultos, habiendo aún un gran desconocimiento sobre qué ocurre con la relación encéfalo-endocráneo durante la ontogenia. Este sesgo en el registro se relaciona con el pequeño tamaño y fragilidad de los cráneos de los individuos juveniles, sumado al poco grado de osificación de los elementos. El desarrollo diferencial de las regiones del encéfalo se traduce en diferentes morfologías del molde endocraneano y en un índice encéfalo-cavidad endocraneana (BEC) variable. A su vez, la forma y el tamaño relativo de cada parte del encéfalo se correlaciona con distintas capacidades sensoriales (ver más abajo). Estudios recientes en algunos grupos de arcosaurios (fósiles y vivientes) como por ejemplo los cocodrilos, han mostrado que la morfología del encéfalo y el grado en el que éste ocupa la cavidad endocraneana cambia drásticamente durante la ontogenia (Jirak y Janacek, 2017; Hu *et al.*, 2021; Lessner y Holliday, 2022). En el caso de los fósiles, si no se reconoce o no se puede definir adecuadamente el estadio ontogenético de un ejemplar, se podrían realizar a partir de ese molde endocraneano inferencias paleobiológicas erróneas o mal sustentadas.

Avances en el campo de la paleoneurología de la mano de las técnicas no invasivas

En los últimos años y a través de la aplicación de nuevas tecnologías, como son las tomografías computadas y la reconstrucción 3D, se desarrolló una nueva disciplina denominada Paleontología Virtual (Sutton *et al.*, 2017; Desojo *et al.*, 2018; Morón-Alfonso 2026). De esta forma es posible no solo acceder a detalles inaccesibles al ojo humano, sino también estudiar, analizar y reconstruir estructuras internas y externas de organismos extintos sin dañar el ejemplar físico. En el caso particular de los vertebrados, es posible obtener información novedosa y reconocer caracteres anatómicos potencialmente útiles para los estudios filogenéticos y paleoneurológicos, y también para interpretaciones paleobiológicas. El uso de rayos X en paleontología se remonta a finales del siglo XIX, cuando simultáneamente investigadores de Alemania y Francia utilizaron rayos X para obtener imágenes de fósiles (Brühl, 1896; Lemoine, 1896). Pero las primeras tomografías computadas del cráneo de un mamífero extinto fueron publicadas en 1984 (Conroy y Vannier, 1984), mientras que el primer molde endocraneano digital de un dinosaurio fue publicado en 1998 (Rogers,1998). A partir del inicio del siglo XXI, el uso de estas técnicas no invasivas revolucionó y benefició el campo de la paleoneurología. Por ejemplo, en el caso de los dinosaurios, de los

aproximadamente 130 taxones con endocráneo estudiado en los últimos 150 años, más del 50% de los mismos fueron publicados en los últimos 20 años (Paulina-Carabajal *et al.*, 2022). El mismo fenómeno se observa en el grupo de las tortugas, donde en una historia de unos 60 años desde el primer estudio paleoneurológico, más del 70% de los trabajos en paleoneurología fueron publicados los últimos 10 años, gracias a la aplicación de las tomografías computadas.

METODOLOGÍA

Confección de moldes endocraneanos

El estudio de los correlatos óseos encefálicos es más eficiente a través de moldes endocraneanos. Los moldes pueden ser físicos (naturales o artificiales hechos a partir de material de moldeado como yeso, látex o silicona) o digitales (reconstrucciones digitales en 3D generadas a partir de tomografías computadas). Para la confección de moldes físicos artificiales es necesario vaciar mecánicamente la cavidad endocraneana del sedimento que la rellena y luego pintar las paredes internas con varias capas de látex o silicona, un material flexible que puede ser luego del secado removido a través del foramen magnum. Hoy en día, sin embargo, la mayoría de los trabajos se realizan utilizando herramientas digitales. La tomografía computada (ya sea macro o micro) se ha transformado en una herramienta esencial para la observación y estudio de estructuras internas tales como hueso permineralizado, cavidades neumáticas, canales para el paso de nervios y vasos sanguíneos. El método para obtener modelos en 3D denominado "segmentación", consiste en la extracción digital de un volumen que representa una estructura determinada, utilizando un software especializado. Para esto se identifican con diferentes colores las estructuras de interés en cada corte tomográfico (o *slice* en inglés) de la serie, obteniendo un volumen final que puede ser exportado como una malla poligonal tridimensional (Balanoff *et al.*, 2016). Los moldes endocraneanos de látex y los virtuales aportan información complementaria entre sí. Estos modelos tridimensionales sirven para análisis cualitativos y cuantitativos, incluyendo análisis de la forma a partir de morfometría geométrica, biomecánica, análisis de biología sensorial, etc.

Marco teórico para la reconstrucción de partes blandas no preservadas a partir de correlatos óseos.

Desafortunadamente, el estudio de los moldes endocraneanos brinda información parcial: forma y tamaño del encéfalo, y cuáles de los caracteres pueden ser identificados e interpretados a partir de la superficie del molde. Por ello, mucha información acerca de cuándo un cambio neurológico ocurrió se basa en el análisis cladístico del carácter en cuestión, siendo la cladística la herramienta más poderosa con la que se cuenta para determinar la polaridad de los caracteres del encéfalo (Northcutt, 2002). Los estudios de la neuroanatomía y la biología sensorial de animales extintos se basan principalmente en dos fuentes indirectas de información: por un lado están los correlatos óseos fosilizados de estructuras nerviosas o sensoriales (por ejemplo bulbos olfatorios, lóbulos ópticos, fosas, canales y surcos que luego se observan en la superficie de los moldes endocraneanos), y por el otro está el conocimiento actual que se tenga de la anatomía y

función observada en representantes vivientes de cada clado bajo estudio. En un contexto filogenético, cuando los tejidos blandos no dejan un correlato óseo se puede inferir dichas estructuras a partir de comparaciones con parientes vivientes y otros taxones relevantes. Este método de inferencia se conoce como "*Extant Phylogenetic Bracketing*" (Witmer, 1997). El enfoque es para caracteres de tejidos blandos que dejan marcas en el hueso subyacente (o sea correlatos óseos) y es el más respaldado por el registro fósil, ya que la hipótesis se puede testear buscando los mismos correlatos óseos en taxones extintos (Figura 8.8). Las inferencias tienen distintos niveles de confianza: las de nivel 1, analizan los caracteres de tejidos blandos compartidos entre dos taxones vivientes y un taxón extinto relacionados (por ejemplo, aves, dinosaurios y cocodrilos) y se asume que los caracteres compartidos fueron heredados de un antepasado común. Las inferencias de niveles 2 y 3 implican la pérdida de un carácter de tejido blando compartido en uno o más de los taxones vivientes. Para aquellos caracteres que no dejan marcas en el hueso se aplica

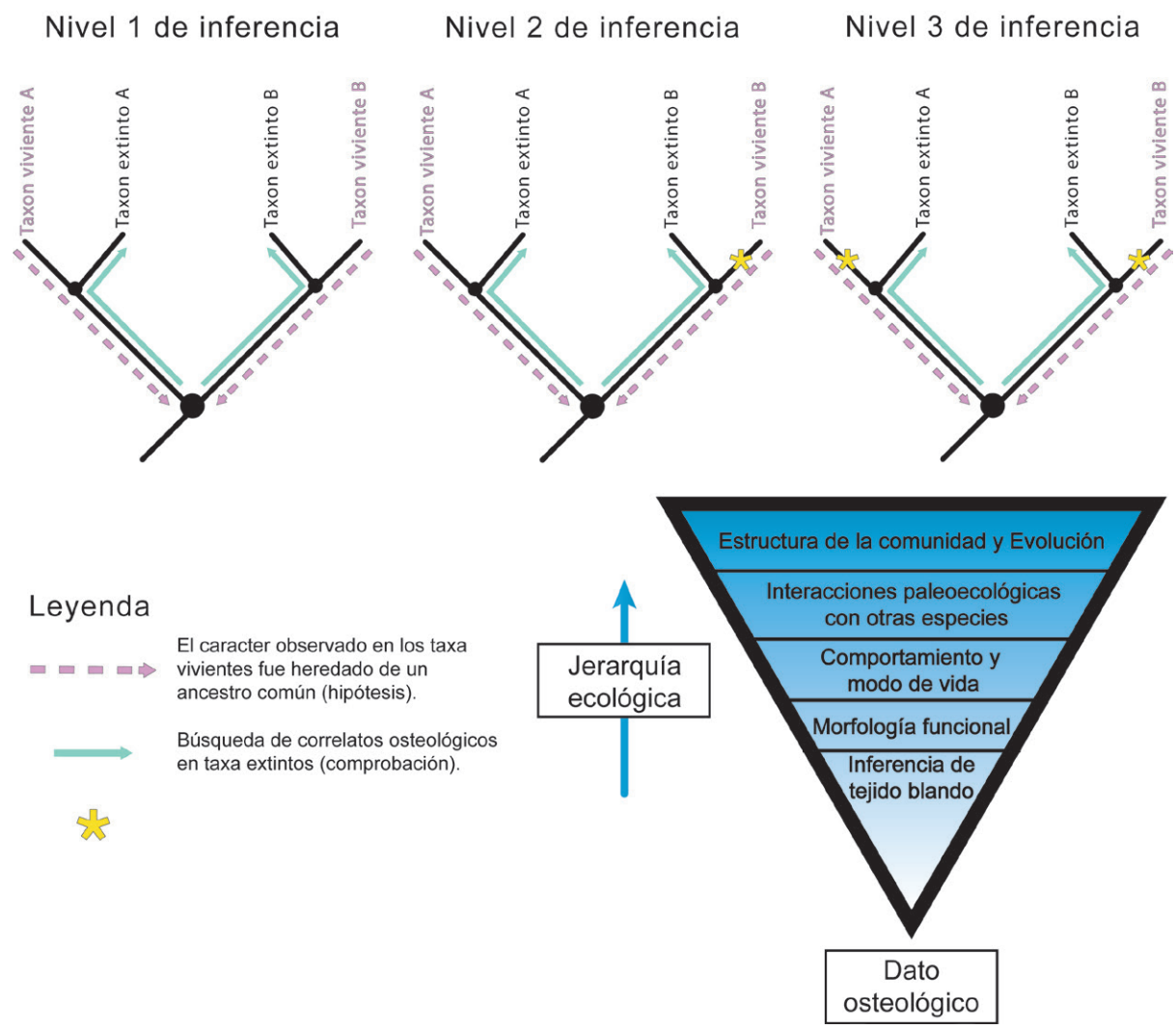


Figura 8.8. Diagrama mostrando la metodología detrás del Extant Phylogenetic Bracket (EPB). Ejemplos para tres niveles de inferencia (Adaptado de Witmer 1997, luego de Paulina-Carabajal et al., en prensa).

un nivel similar de inferencia utilizando una designación prima (1', 2', 3') y siguiendo las mismas reglas. Este tipo de inferencias están menos respaldadas por el registro fósil ya que requieren una preservación excepcional de los tejidos blandos para probarlas (por ejemplo, los nervios preservados en los cráneos de renacuajos fósiles).

Cálculo de Índices encefálicos. Según Hofman (1982) un criterio para indicar el nivel evolutivo del desarrollo del cerebro alcanzado por diversas especies es el tamaño encefálico relativo. En los vertebrados es una función de tipo alométrica y significa que el cerebro tiene una tasa de crecimiento distinta a la del cuerpo. Por ejemplo, aves y mamíferos tienen encéfalos que son 6 a 10 veces más grandes respectivamente que los de reptiles del mismo tamaño corporal, los primates y cetáceos tienen los encéfalos más grandes para su tamaño corporal, mientras que los marsupiales, insectívoros y roedores tienen los encéfalos más relativamente pequeños (Northcutt, 2002). Se han elaborado distintos índices cerebrales para indicar el tamaño encefálico relativo teniendo en cuenta el tamaño corporal. Jerison (1973) implementó una medida cuantitativa de la "inteligencia" a través del cociente de encefalización (*CE = Ei*/*Ee*), que refleja la relación entre el tamaño (volumen) del encéfalo (*Ei*) y el volumen "esperado" encefálico (*Ee*) para su masa corporal (*MC*) si correspondiera al promedio de mamíferos actuales. Según Jerison (1973) *Ee* se obtiene por medio de la siguiente ecuación derivada de una muestra de mamíferos vivientes*: Ee = 0.12 MC*$^{0.67}$. Un cociente de encefalización de 1 implicaría que un ejemplar presenta una encefalización correspondiente a la del promedio de mamíferos actuales. *CE* mayores o menores a 1 implicarán mayor o menor encefalización, respectivamente. Además de la de Jerison (1973), hay diferentes fórmulas disponibles para describir la relación entre el tamaño del encéfalo y el cuerpo (Eisenberg, 1981; Manger, 2006) incluido el ajuste realizado en la fórmula de Jerison (basada en mamíferos) para reptiles ("*Reptile Encephalization Quotient*"; Hurlburt *et al.*, 2013).

La encefalización o los cambios evolutivos en el tamaño del encéfalo (particularmente de los hemisferios cerebrales) a menudo plantean la hipótesis de que las desviaciones de esta relación alométrica cerebro-cuerpo pueden correlacionarse con las capacidades cognitivas (Boddy *et al.*, 2012; Peñaherrera Aguirre *et al.*, 2017). Algunos taxones de mamíferos muestran una fuerte evidencia macroevolutiva de un aumento en el tamaño del cerebro, mientras que otros no muestran un patrón claro. En ese sentido Schultz y Dunbar (2010) consideran que estos hallazgos desafían la suposición a largo plazo de que la encefalización es una tendencia general entre los mamíferos.

Agudeza olfatoria y el radio olfatorio. El cociente olfatorio (*Olfactory Ratio* (OR) en inglés, Zelenitsky *et al.*, 2009) es la relación entre el tamaño de los bulbos olfatorios y los hemisferios cerebrales de un individuo, y se usa para inferir la agudeza olfatoria (que se traduce como la capacidad de distinguir entre dos olores). Este tipo de estudios demostró una correlación significativa entre el OR y el tamaño corporal. Sin embargo, el OR no es por sí solo un indicador de agudeza olfatoria. Entre los dinosaurios terópodos, no hay un aumento o disminución de la agudeza olfatoria durante la evolución del clado, y solo los tiranosáuridos y dromaeosáuridos tienen bulbos olfatorios mayores a los valores predichos (Zelenitsky *et al.*, 2009, 2011), sugiriendo que solo esas especies desarrolla-

ron un sentido agudo del olfato a lo largo de la evolución del clado. En saurópodos, el OR varía con valores bajos y altos sugiriendo capacidades olfativas diferentes, aunque solo *Camarasaurus* tiene un OR por encima del intervalo de confianza de valores predichos (Müller, 2021). Más allá de esto, poco se sabe sobre agudeza olfativa en otros grupos de dinosaurios y reptiles extintos.

Interpretación sensorial. La forma y tamaño relativos de ciertas estructuras encefálicas y regiones puede ser correlacionada con determinadas habilidades sensoriales, de acuerdo con el Principio de Masa Adecuada de Jerison (*Principle of Proper Mass* en inglés), que establece que el tamaño de una estructura neuronal refleja su capacidad de procesamiento (Jerison, 1973). Por ejemplo, un animal con un sentido del olfato agudo tendrá bulbos olfatorios mayores, mientras que animales con mejor sentido de la visión tendrán lóbulos ópticos más expandidos. Sin embargo, es difícil correlacionar estructuras encefálicas específicas con diferentes sentidos o aspectos como inteligencia, caracteres que pueden proveer pistas sobre biología sensorial, que a su vez permite comprender mejor algunos aspectos del comportamiento en animales extintos.

EL ENCÉFALO DE LOS VERTEBRADOS Y PALEONEUROLOGÍA GENERAL

El encéfalo, sus partes y su morfología evolutiva.

El encéfalo de los vertebrados es un órgano conservativo en cuanto a los patrones de transmisión de señales sensitivas y motoras y la localización de los centros de procesamiento, que están formados por múltiples partes funcionales. Todos los vertebrados comparten un diseño básico que es más evidente durante los primeros estadios de desarrollo. El encéfalo se forma a partir de tres subdivisiones embrionarias que luego serán el cerebro anterior o prosencéfalo, el cerebro medio o mesencéfalo y el cerebro posterior o rombencéfalo (Figura 8.2). Estas áreas están a cargo de distintas funciones, y si bien en el estadio embrionario tienen más o menos el mismo tamaño, en el adulto de los distintos grupos de vertebrados estas partes pueden mantenerse subiguales (como en peces y anfibios) o algunas regiones pueden volverse relativamente mucho más grandes que otras (como el prosencéfalo –hemisferios cerebrales– en los mamíferos). Es por esto que los vertebrados más primitivos tienen encéfalos anatómicamente sencillos, más o menos tubulares, debido a que las tres regiones principales –cerebro anterior, cerebro medio y cerebro posterior– se encuentran dispuestas alineadas una por delante de la otra (Romer, 1956). En grupos más derivados, en los cuales hay un desarrollo diferencial de las regiones encefálicas, el encéfalo adopta diferentes disposiciones y presenta flexuras más marcadas.

El **cerebro anterior o prosencéfalo** es la parte más anterior del encéfalo y se subdivide en telencéfalo y diencéfalo, formando el aparato olfatorio, los hemisferios cerebrales, las glándulas pineal y pituitaria. Esta región se asocia primitivamente con quimiorecepción (gusto y olfato) y con integración sensorial motora, controlando comportamientos relacionados con alimentación y reproducción (Figura 8.2). Particularmente, la hipófisis (o pituitaria) se encarga de la liberación de hormonas que tiene por objetivo regular

la función de otras glándulas endocrinas (por ejemplo, tiroides, gónadas), glándulas no endocrinas (por ejemplo, glándulas mamarias) y órganos, controlando entre otras funciones, el crecimiento y la homeostasis. Por su parte, la epífisis (o glándula pineal) segrega hormonas que regulan el ritmo circadiano y la liberación de hormonas sexuales. El techo del **cerebro medio o mesencéfalo** está formado por el tectum (donde se reconocen los lóbulos ópticos) que está relacionado con el procesamiento visual y el sentido de la visión (Figura 8.2). Esta región se relaciona además con la regulación neuroendócrina. El **cerebro posterior o rombencéfalo** se subdivide en metencéfalo y mielencéfalo. Comprende el cerebellum (área de integración, que se encuentra menos desarrollada en reptiles que en aves y mamíferos y que se encarga de coordinar los movimientos voluntarios de los músculos) y la médula oblonga; esta región se encarga primitivamente de audición y balance, además de controlar las funciones involuntarias del cuerpo (Figura 8.2).

Los **nervios craneanos** comprenden a aquellos nervios aferentes que traen la información sensorial hacia el encéfalo y los nervios motores eferentes que controlan los músculos y glándulas de la cabeza y el cuello. En peces y anfibios hay 10 pares de nervios craneales, mientras que en los amniotas hay 12 pares de nervios incluidos en la caja craneana (Kardong, 2011). Estos nervios inervan determinadas estructuras corporales y las fibras que los forman pueden tener función motora (eferente) o sensitiva (aferente). La numeración indica el orden en el que las raíces de los nervios salen del encéfalo, mientras que el nombre se relaciona con su función. Los nervios craneales abandonan la cavidad endocraneana a través de forámenes craneanos y dichos pasajes pueden ser reconstruidos digitalmente (Tabla 8.1).

Regiones y estructuras del molde endocraneano

Las estructuras del cerebro anterior que se pueden identificar en un molde endocraneano de tipo "reptiliano" son los bulbos y tractos olfatorios, el cerebrum (de superficie lisa), las glándulas: pineal (no siempre) y pituitaria, y el nervio óptico (NV II). En el molde "mamaliano" los bulbos olfatorios están reducidos y los hemisferios cerebrales expandidos y mostrando surcos.

Las estructuras del cerebro medio o tectum óptico que pueden observarse en un molde endocraneano son los lóbulos ópticos y los nervios oculomotor (NC III) y troclear (NC IV). Lóbulos ópticos bien desarrollados se observan en los moldes endocraneanos de pterosaurios, serpientes, algunos dinosaurios (por ejemplo, terópodos coelurosaurios y algunos ornitópodos) y aves. Se da una convergencia entre pterosaurios y aves, dos grupos en los cuales el sentido de la visión era probablemente el sentido dominante, donde el patrón evolutivo muestra que los lóbulos ópticos además de aumentar de tamaño comienzan a migrar lateroventralmente (Witmer *et al.*, 2003). En los peces, anfibios y reptiles basales no dejan un correlato óseo, mientras que en mamíferos los lóbulos ópticos quedan cubiertos por tejidos cerebrales, aunque en formas primitivas pueden quedar parcialmente expuestos.

Las estructuras del cerebro posterior que pueden reconocerse en un molde endocraneano son la médula oblonga, el cerebelo y los nervios trigémino (V), abducens (VI), facial (VII), vestibulococlear (VIII), glosofaríngeo (IX), vago (X), accesorio (XI) e hipogloso (XII). La médula corresponde a la porción más posteroventral del molde endocraneano y se reconoce fácilmente porque porta las raíces de muchos nervios craneanos (V-X en

Tabla 8.1. Listado de pares de nervios craneales en vertebrados

N°	nombre	Tipo de inervación y Función	Ubicación /características
0	Terminal	Nervio sensitivo somático encargado de la quimiorecepción (comportamiento reproductivo, hormonas)	Región anterior del encéfalo, conecta con el epitelio sensitivo del septo nasal
I	olfatorio	Nervio sensitivo somático encargado de transmitir impulsos olfativos	extremo anterior del telencéfalo, conecta el epitelio sensitivo olfatorio de la cavidad nasal con los bulbos olfatorios
II	óptico	Nervio sensitivo somático, que inerva la retina del ojo, encargado de trasmitir información visual al cerebro	Región anteroventral del diencéfalo. En la superficie ventral los tractos ópticos izquierdo y derecho se cruzan en la línea media formando el quiasma óptico
III	Oculomotor/ motor ocular común	Nervio motor somático y visceral que inerva el párpado y la musculatura extraocular, regulando la constricción de la pupila	Se origina en el mesencéfalo. Sale de la cavidad endocraneana cerca del NC II y el lóbulo óptico
IV	Troclear/ patético	Nervio motor somático que inerva la musculatura extraocular oblicua superior	Se encuentra en el mesencéfalo y sale de la cavidad endocraneana cerca del NC II, posterior al lóbulo óptico
V	trigémino	Nervio sensitivo somático y motor somático que inerva la musculatura, piel y glándulas del rostro y la mandíbula (músculos de la masticación).	Se proyecta desde el metencéfalo y sus 3 ramas puede salir del neurocráneo por un único o varios forámenes. Puede presentar especialización para la electrorecepción (monotremas), magnetorecepción (aves, anfibios, peces) o detección infrarroja (serpientes)
VI	Abducens/ motor ocular externo	Nervio motor somático que inerva la musculatura extraocular oblicua lateral del ojo	Se encuentra en la región ventral/anteroventral del metencéfalo
VII	facial	Nervio sensitivo somático, sensitivo visceral y motor somático. Inerva papilas gustativas, glándulas salivales y lacrimales, y músculos faciales	Se localiza posterior al NC V y anterior a la eminencia vestibular
VIII	Vestibulococlear/ estatoacústico	Nervio sensitivo somático que inerva el órgano auditivo (cóclea/lagena): percepción de sonidos. En los peces inerva también la línea lateral.	Abandona la cavidad endocraneana a través de uno o más forámenes en las inmediaciones del oído interno para comunicarse con la región vestibular del mismo
IX	glosofaríngeo	Nervio sensitivo somático, sensitivo visceral y motor somático. Inerva papilas gustativas, glándulas salivales y la faringe	Se ubica en el mielencéfalo y puede salir del neurocráneo solo o agrupado junto a los NC X y XI
X	vago	Nervio sensitivo somático, sensitivo visceral y motor somático. Inerva papilas gustativas, vísceras torácicas y abdominales, laringe y faringe	Se ubica en el mielencefalo y puede salir del neurocráneo solo o agrupado junto a los NC IX y XI
XI	Espinal accesorio	Nervio sensitivo somático, sensitivo visceral y motor somático. Inerva músculos del cuello, hombros y laringe	Se ubica en el mielencéfalo y puede salir del neurocráneo solo o agrupado junto a los NC IX y X
XII	hipogloso	Nervio motor somático que inerva los músculos de la lengua	Se encuentra en el mielencéfalo y puede abandonar la cavidad endocraneana por uno o múltiplos forámenes

peces y V-XII en el resto de los vertebrados). La porción cerebelar se reconoce en algunos grupos por el incremento en tamaño de la estructura (por ejemplo, en aves, donde el incremento se relaciona con habilidades de control motor y percepción visual; Butler y Hodos, 2005; Walsh *et al.*, 2013). En otros casos, el cerebelo se reconoce a partir del pro-

ceso flocular, que puede dejar un correlato óseo (denominado receso flocular en reptiles y receso auricular en mamíferos) como en pterosaurios y dinosaurios terópodos y sauropodomofos basales. Esta estructura se asocia con el reflejo vestíbulo-ocular y con la estabilización visual, pero la significancia paleobiológica de su desarrollo en grupos extintos permanece controversial, sobre todo en formas cuadrúpedas.

Los moldes de los pasajes de los nervios craneanos han sido utilizados en filogenias o como evidencia para interpretar algunos aspectos de biología sensorial. Algunos ejemplos son los estados de carácter del nervio trigémino utilizado en filogenias (indiviso, parcialmente dividido, dividido), el tamaño del foramen del nervio (tracto) óptico usado en combinación con otros parámetros orbitales para predecir patrones de actividad (por ejemplo, en aves, Hall *et al.*, 2009), o el nervio facial cuyo tamaño fue usado como evidencia contra la hipótesis de proboscis en el saurópodo *Diplodocus* (Knoll *et al.*, 2006).

Diversidad morfológica

Peces (Chondrichthyes y Osteichthyes). El encéfalo de los peces vivientes es en general tubular con los cerebros anterior, medio y posterior dispuestos horizontalmente. Los bulbos olfatorios y tractos olfatorios están bien desarrollados, pero el cerebro está poco expandido. En los peces cartilaginosos los órganos olfatorios son marcadamente grandes, mientras que los lóbulos ópticos y el *pallium* son moderados en cuanto a su tamaño. Por detrás del lóbulo óptico se desarrolla el cerebelo, que tiene aurículas cerebelares prominentes. El desarrollo del aparato pineal o epífisis y el cerebelo se relaciona con el movimiento continuo durante el nado. El encéfalo en los peces óseos está más especializado que en los condrictios, con las estructuras del cerebro anterior (lóbulos olfatorios, hemisferios cerebrales y diencéfalo) menores mientras que los lóbulos ópticos y el cerebelo son relativamente mayores. En los peces con aletas radiadas (Clase Actinopterygii) la parte anterior del cerebelo forma la válvula cerebelli, que controla los movimientos activos y es característica del clado (Kardong, 2011) (Figura 8.3).

La paleoneurología de peces ha sido relativamente poco estudiada en comparación con otros grupos. Los primeros estudios se remontan a mediados del siglo 20, con los trabajos de Stensiö (1921) basados en cráneos muy bien preservados. Las publicaciones más recientes muestran moldes endocraneanos digitales realizados utilizando microtomografías computadas tanto de fósiles como actuales (Clement *et al.*, 2014, 2016, 2018). Los grupos estudiados corresponden a placodermos (grupo totalmente extinto, Dupret *et al.*, 2017) y stem osteichtyans devónicos (Clement *et al.*, 2018), condrictios (peces cartilaginosos) y osteictios (peces óseos) desde el Paleozoico a la actualidad (Maisey, 2005; Giles *et al.*, 2018).

Anfibios. El encéfalo de los anfibios vivientes es poco especializado en comparación con otros vertebrados. Similar a lo observado en peces, tienen hemisferios cerebrales más lateralmente desarrollados. La presencia de bulbos olfatorios pequeños y lóbulos ópticos grandes indica una mayor dependencia del sentido de la vista. La médula es pequeña y el cerebelo está pobremente desarrollado en comparación con otros vertebrados. Un pequeño cuerpo pineal está presente en anfibios modernos (Kardong, 2011) (Figura 8.3).

La paleoneurología de anfibios -un grupo ampliamente representado en el pasado- ha

sido muy poco estudiada y hay al día de la fecha pocos estudios basados en neurocráneos preservados en 3 dimensiones de representantes extintos de este grupo. Se destaca el trabajo de Romer y Edinger (1942) sobre laberintodontes del Paleozoico y comparación con anuros vivientes. También hay ejemplos en la bibliografía que tratan sobre el sistema nervioso central y periférico (nervios olfatorios, nervios ópticos y ojos) preservados excepcionalmente en distintos estadios larvales de anuros (renacuajos). Estos ejemplares con tejidos blandos son de edad cenozoica (Eoceno-Oligoceno) y se han preservado en 2 dimensiones en lajas de Argentina y Europa, entre otros (Báez y Púgener, 2003; Roček 2003; Chuliver *et al.*, 2024; Figura 8.9. A).

Reptiles no avianos. El encéfalo de los reptiles vivientes (i.e. tortugas, lepidosaurios y cocodrilos) muestra un desarrollo mayor en el tamaño relativo y proporciones de sus regiones, en relación a las adaptaciones al modo de vida terrestre y sus diversos nichos ecológicos. El encéfalo reptiliano es tubular (largo y delgado), con sus regiones anterior, media y posterior dispuestas sub-horizontalmente, o sea alineadas una detrás de la otra. Los bulbos olfatorios están claramente diferenciados, pero son relativamente pequeños (aunque no así en algunos clados fósiles) y los tractos olfatorios son generalmente largos. Hay un nervio vomeronasal relacionado con el órgano de Jacobson en el aparato olfatorio. Los hemisferios cerebrales están bien diferenciados, pero no marcadamente expandidos lateralmente. Se observa en reptiles un agrandamiento del cerebro debido a la expansión del cuerpo estriado (también en las aves) que se relaciona con el desarrollo de comportamientos complejos. Los lóbulos ópticos también son relativamente pequeños (y no se observan generalmente en los moldes endocraneanos con la excepción de serpientes, pterosaurios y algunos grupos derivados de dinosaurios). El cerebelo es relativamente más grande que en los anfibios (Wyneken, 2007; Kardong, 2011).

Si bien los principales grupos comparten una morfología básica, las variaciones en la disposición relativa de las tres regiones del encéfalo y el grado de relleno de la cavidad endocraneana se refleja en morfologías distintivas en el molde endocraneano (Hopson, 1979; Witmer *et al.*, 2008). Un molde endocraneano conservativo retiene una morfología ancestral que es similar a la presente en cocodrilos vivientes, representado por un encéfalo tubular (lineal) con hemisferios cerebrales poco expandidos. Estos moldes endocraneanos son anteroposteriormente más elongados que anchos, y pueden presentar flexuras que le dan una forma de "S" al molde en vista lateral, tractos olfatorios elongados, y lóbulos ópticos relativamente pequeños. Este patrón se observa en tortugas, lagartos (*Varanus, Lacerta, Iguana*), arcosauriformes basales (Proterosuchidae, Protopyknosia) y arcosaurios del linaje crocodiliano (Phytosauria, Aetosauria, Crocodylia) y aviano (sauropodomorfos basales y neoterópodos no-maniraptores) (Figura 8.9).

Los lepidosaurios (grupo que incluye a los esfenodontes y escamados) representan el grupo menos estudiado de reptiles. Se han realizado al día de la fecha estudios paleoneurológicos propiamente dichos en solo dos grupos: algunos mosasaurios (reptiles marinos; Allemand, 2017 y referencias allí) y una serpiente cretácica (Triviño *et al.*, 2018; Figura 8.1. C), además de algunos análisis de la morfología de los canales semicirculares del oído interno. La microtomografía permitirá sin dudas, ampliar la muestra de taxones estudiados en el futuro cercano.

Las tortugas tienen moldes endocraneanos relativamente poco informativos (Ferreira *et al.*, 2022). Los bulbos olfatorios son extrema-

damente pequeños y los tractos olfatorios cortos, por lo que la región olfatoria no se delimita bien en el "endocast". Los hemisferios cerebrales están poco expandidos y los lóbulos ópticos y el cerebelo no se observan. Dorsalmente, es característica la presencia de una protuberancia triangular, el "cartilaginous rider", espacio ocupado por una región cartilaginosa del techo craneano debajo de la cual se ubica la epífisis (Figura 8.9. E).

Los arcosaurios en general, tienen moldes endocraneanos con bulbos olfatorios relativamente mayores y tractos olfatorios largos (en la mayoría de los casos no están separados medialmente por lo que en el molde se observa un tubo impar). Los hemisferios cerebrales están claramente diferenciados de la parte olfatoria por una constricción. Los arcosaurios pseudosuquios más basales son grupos que se encuentran poco estudiados aún, pero presentan algunas diferencias con el endocast de los sus representantes actuales, los cocodrilos. Los fitosaurios y los rauisuquios tienen encéfalos con flexuras que les otorgan a sus moldes endocraneanos una forma sigmoidea más marcada que en los cocodrilos actuales y presentan flóculos cerebelares de desarrollo moderado. Algunos fitosaurios, aetosaurios y paracrocodilomorfos basales presentan además una llamativa proyección dorsal medial de interpretación controversial, que ha sido asociada alternativamente a la presencia de la epífisis o de senos venosos durales (Lautenschlager y Butler, 2016; von Baczko *et al.*, 2022). Los lóbulos ópticos no son distinguibles del resto del molde endocraneano de estos grupos lo que sugiere que eran pequeños. De este modo se infiere que la vista no habría sido el sentido predominante en gran parte de estos reptiles, sino que lo habría sido el olfato (von Baczko *et al.*, 2022, 2024; Desojo *et al.*, 2024; Figura 8.9. B).

Moldes endocraneanos lateralmente comprimidos, con flexuras poco marcadas, senos venosos longitudinales que oscurecen la observación de caracteres, y tractos olfatorios relativamente cortos caracterizan a muchos dinosaurios ornitisquios, incluyendo estegosaurios, ceratopsios y algunos ornitópodos. En terópodos maniraptores, los cerebros medio y posterior son más bulbosos y los hemisferios cerebrales y los lóbulos ópticos están expandidos y claramente visibles en el molde endocraneano y comienzan a migrar a una posición más lateroventral, como en pterosaurios y aves vivientes. Algunos taxones retienen tractos olfatorios relativamente más largos, mientras que otros los tienen más pequeños y cortos, como en dromeosáuridos y oviraptorosaurios (más similar a la morfología presente en aves actuales). Los saurópodos (Figura 8.9. F) y los anquilosaurios tienen moldes endocraneanos más cortos anteroposteriormente y anchos, tractos olfatorios marcadamente cortos y bulbos olfatorios pequeños, con senos venosos longitudinales importantes que ocultan la morfología encefálica en los moldes (Burch *et al.*, en prensa, y referencias allí). Los pterosaurios, reptiles voladores mesozoicos, tienen encéfalos similares a los de las aves en cuanto al agrandamiento del cerebro y los lóbulos ópticos, que además están desplazados lateroventralmente, y la presencia de un flóculo del cerebelo bien desarrollado (Witmer *et al.*, 2003; Codorniú *et al.*, 2016; Figura 8.9. D).

Aves. El encéfalo aviano es proporcionalmente mayor que el de los reptiles no avianos. Es anteroposteriormente corto, dorsoventralmente alto y más bulboso. Las tres regiones principales ya no están alineadas una detrás de la otra, sino que hay una migración lateroventral de los lóbulos ópticos (que son particularmente grandes) y los lóbulos olfatorios están marcadamente reducidos en relación a

un pobre sentido del olfato. Los hemisferios cerebrales son grandes (aumento del cuerpo estriado, que es característico del clado) y se proyectan posterodorsalmente recubriendo los lóbulos ópticos y contactando el cerebelo, siendo este último marcadamente grande y convoluto (Kardong, 2011; Figura 8.3).

El molde endocraneano de las aves refleja

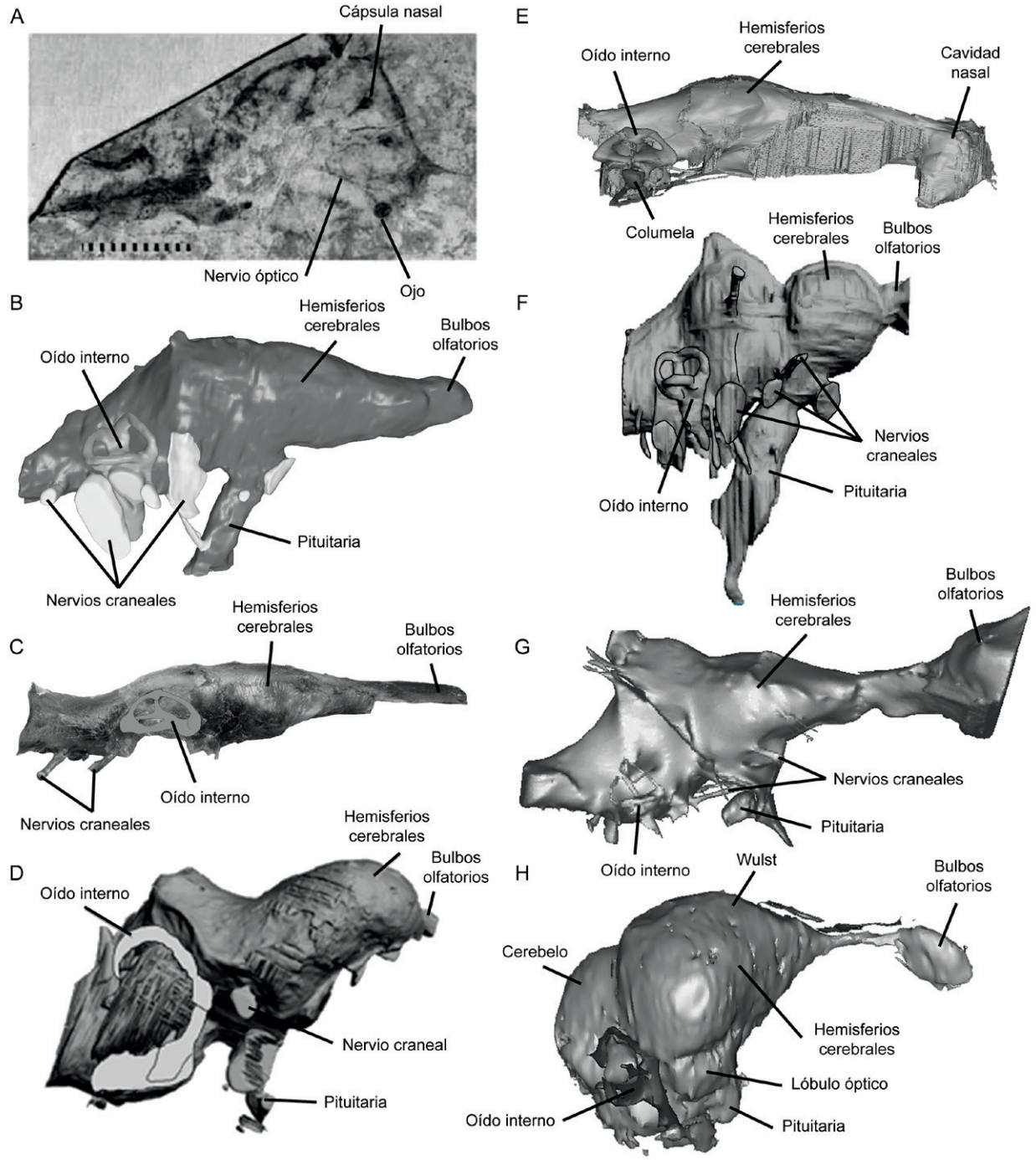


Figura 8.9. Ejemplos de moldes endocraneanos en anfibios, reptiles y aves. **A,** Larva del anuro *Llankibatrachus truebae* con preservación de partes blandas. **B,** Moldes endocraneanos en vista lateral del aetosaurio *Desmatosuchus smalli*; **C,** del cocodrilo *Caiman gasparinae*, **D,** del pterosaurio *Allkaruen koi*; **E,** de la tortuga *Plesiochelys etalloni*; **F,** del saurópodo *Bonatitan reigi*; **G,** del terópodo *Daspletosaurus torosus*; y **H,** del pingüino *Pygoscelis calderensis*. No se muestran a escala.

con gran fidelidad la morfología encefálica, evidenciada por la presencia de una fisura interhemisférica (separando ambos hemisferios cerebrales entre sí) y eminencias sagitales (*wulst*) claramente visibles. Los bulbos olfatorios son marcadamente pequeños, el cerebro y el cerebelo grandes y los lóbulos ópticos son grandes, con estos últimos desplazados lateroventralmente (Figura 8.9. H). El patrón evolutivo del encéfalo de las aves muestra que los dinosaurios y las aves más primitivas compartieron un tamaño encefálico similar, mientras que los cambios en la integración encefálica de las aves ocurrieron luego de la extinción Cretácico-Paleógena. A partir de allí, ocurre en las aves un aumento del volumen encefálico en relación a la masa corporal (que a su vez tiende a reducirse), acompañado de una disminución de bulbo olfatorio (esto ya se observa en la línea evolutiva de los terópodos no avianos) y el agrandamiento de los hemisferios cerebrales (junto con el desarrollo del *wulst* visual, una estructura propia del cerebro de las aves análoga a la corteza estriada de los mamíferos) y de los flóculos cerebelares (ver Ksepka *et al.*, 2020)

Mamíferos. El cerebro de los mamíferos vivientes se caracteriza por la presencia exclusiva en los hemisferios cerebrales de una estructura de seis capas o láminas sobre su superficie dorsal externa dividida en regiones específicas de carácter somático-sensorial, somático-motora, auditiva y visual, designada como neocórtex o isocórtex. El mismo se divide en los lóbulos frontal, parietal, temporal y occipital. En algunos mamíferos la superficie de los hemisferios cerebrales puede ser relativamente lisa, condición referida como lisencefálica. En otros mamíferos, particularmente en los primates más derivados, el córtex cerebral es hipertrofiado y plegado, destacándose la presencia de circunvoluciones y surcos neocorticales, condición referida como girencefálica. Los surcos son útiles como guías para la localización e identificación de circunvoluciones y áreas funcionales particulares del cerebro (Kaas, 2008: fig.1). Por ejemplo, la fisura rinal separa el neocórtex dorsal del paleocórtex ventral (Figura 8.10). Con relación al patrón de surcos y circunvoluciones, se observa un amplio rango de variación entre las especies. Las áreas somática motora y somática sensorial se localizan de manera adyacente, en algunos casos superpuestas, en los lóbulos frontal y parietal, respectivamente. El área auditiva se localiza en el lóbulo temporal y el área visual en el lóbulo occipital. El neocórtex puede ser identificado en un molde endocraneano debido a que la fisura rinal, en la mayoría de los casos claramente observable, es su límite ventral. En ese sentido el neocórtex es identificado como la región del molde endocraneano que es dorsal a la fisura rinal y posterior a los tubérculos olfatorios (Figura 8.10). La "neocorticalización" parece ser una tendencia general en muchas líneas de mamíferos y su ausencia relativa en grupos como insectívoros y marsupiales es reconocida como un carácter primitivo para estos grupos. El tamaño de la mayor parte del cerebro aumentó en mamíferos, pero los hemisferios cerebrales y el cerebelo, ambos involucrados en la integración sensorial y motora, experimentaron un desarrollo particularmente espectacular (Kuhlenbeck, 1978; Jerison, 1990, 1991; Johnson, 1990).

La paleoneurología de los sinápsidos (grupo de vertebrados originado durante el Paleozoico) más basales ha sido aún poco estudiada. Entre estos, los terápsidos (antiguamente llamados reptiles mamiferoides) incluyen al grupo de los cinodontes, que darán a su vez origen a los mamíferos. Los mol-

des endocraneanos de cinodontes no-mamalianos del Triásico, muestran hemisferios cerebrales elongados, no separados medialmente ni expandidos lateralmente (la parte más ancha del molde está a la altura del cerebelo), con bulbos olfatorios que no están bien definidos y con un foramen parietal del techo craneano que se pierde en las formas

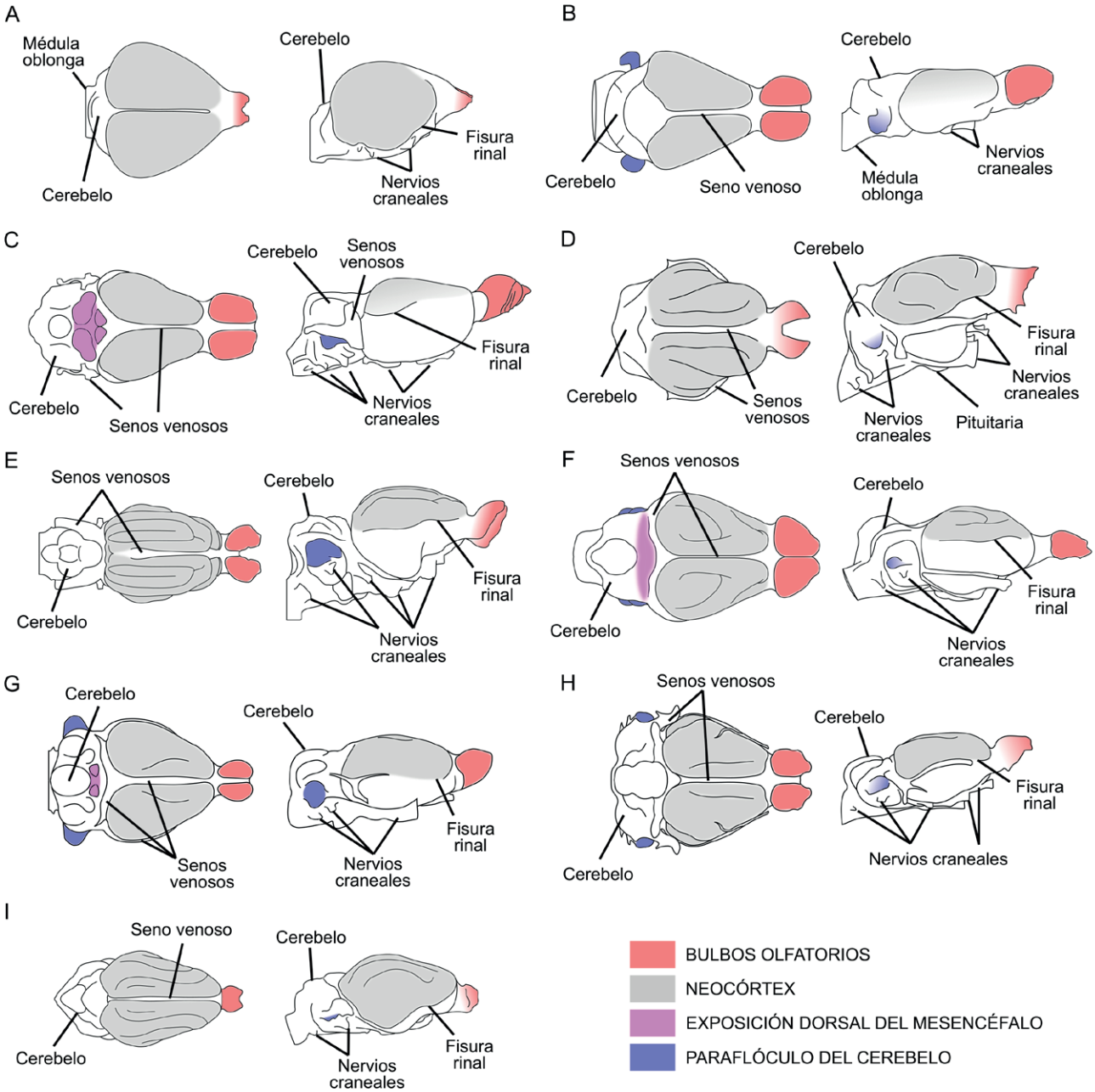


Figura 8.10. Moldes endocraneanos esquemáticos de algunos mamíferos fósiles. **A,** *Obdurodon dicksoni* (Monotremata) dibujado en base a Macrini *et al.* (2006: fig. 3). **B,** *Pucadelphys andinus* (Metatheria) dibujado en base a Macrini *et al.* (2007: fig. 3). **C,** *Hyopsodus lepidus* (''Condylarthra'') dibujado en base a Orliac *et al.* (2012: fig. 3). **D,** *Rhynchippus equinus* (Notoungulata). **E,** *Tetramerorhinus lucarius* (Litopterna) dibujado en base a Forasiepi *et al.* (2016: fig. 23). **F,** *Homacodon vagans* (Artiodactyla) dibujado en base a Orliac y Gilissen (2012: figs. 2 y 3). **G,** *Ischyromys typus* (Rodentia) dibujado en base a Bertrand y Silcox (2016: fig. 6). **H,** *Microsyops annectens* (Primates) dibujado en base a Silcox *et al.* (2010: fig. 7). **I,** *Proailurus lemanensis* (Carnivora) dibujado en base a Lyras *et al.* (2019: fig. 2). No se muestran a escala.

más derivadas (Quiroga, 1980a-c; Gusmao Rodrigues, 2013, 2018; Hoffmann *et al.*, 2019 y referencias allí citadas). Por otro lado, los mamíferos son, sin lugar a duda, el clado de vertebrados mejor conocido desde el punto de vista de la Paleoneurología, conociéndose moldes endocraneanos naturales y artificiales de prácticamente todos los órdenes de la Clase Mammalia: clados de mamíferos primitivos, tales como los multituberculados (Kielan-Jaworowska y Lancaster, 2004), monotremas (Macrini *et al.*, 2006) y metatherios (Macrini *et al.*, 2007; Sánchez-Villagra *et al.*, 2007). Se destacan además estudios, con distintos grados de avance, en grupos con representantes actuales ("*crown clades*") tales como artiodáctilos (Orliac y Gilissen, 2012); carnívoros (Lyras *et al.*, 2016, 2019), primates (Silcox *et al.*, 2010), roedores (Bertrand y Silcox, 2016, Bertrand *et al.*, 2016, 2019, Ferreira *et al.*, 2020), xenartros (Tambusso y Fariña, 2015; Boscaini *et al.*, 2020), entre otros. También se han estudiado clados totalmente extintos como son los condilartros (Orliac *et al.*, 2012), notoungulados (Radinsky, 1981; Dozo y Martínez, 2016; Martínez *et al.*, 2019) y litopternos (Simpson, 1933; Radinsky 1981; Quiroga 1988, Forasiepi *et al.*, 2016). Este interés puede deberse en gran parte a la riqueza de la información paleoneurológica disponible debido a la estrecha relación entre el encéfalo y la superficie endocraneana que muestra impresiones de surcos neocorticales y circunvoluciones (grado de plegamiento de la corteza cerebral) y vasos sanguíneos del telencéfalo. En los moldes endocraneanos de los grupos de mamíferos basales y más antiguos se interpretan un mosaico de caracteres primitivos como grandes bulbos olfativos, débil expansión ventral del neocórtex, y ausencia de surcos neocorticales, así como otros más especializados como la reducción relativa del cerebelo en comparación con el cerebro. Muchas veces también se advierte la exposición del mesencéfalo en vista dorsal entre los hemisferios cerebrales y el cerebelo (Orliac *et al.*, 2012). En general y de acuerdo con el registro fósil, en varias líneas de mamíferos se han podido seguir los principales cambios neurológicos. Por ejemplo, en los primates se evidencia un neocórtex expandido dado por el aumento en los lóbulos temporal y occipital y menos expansión en los bulbos olfatorios en relación con el volumen endocraneano (Silcox *et al.*, 2010).

PERSPECTIVAS

La paleoneurología es una disciplina en crecimiento que busca comprender el patrón evolutivo del sistema nervioso central en los vertebrados. Sin embargo, aún en los grupos mejor estudiados, los patrones ontogenéticos, la variación inter e intraespecífica y el patrón evolutivo de dichos grupos, son aspectos muy poco explorados. La llegada de las nuevas tecnologías, como la tomografía y la microtomografía Computada, ofreció herramientas únicas que están haciendo que aumente la muestra de especies estudiadas, tanto extintas como vivientes, incluyendo las de tamaños minúsculos.

Debido a que ya se conoce la morfología encefálica en los principales grupos extintos (aportes de datos anatómicos con potencial uso en taxonomía y filogenia), el siguiente paso será dado en el campo de la biología sensorial (que se ocupa de los sentidos comúnmente conocidos como vista, olfato, oído y tacto) y las inferencias paleobiológicas asociadas a esta. En este sentido el aumento del conocimiento en el aspecto anatómico permitirá a su vez realizar, por primera vez para muchos grupos, estudios más integrales de los datos morfológicos proporcio-

nados por el encéfalo y el oído interno (por ejemplo, análisis cuantitativos, morfometría geométrica), buscando señales adaptativas, relación con el hábitat y ocupación de nichos ecológicos, entre otros.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos profundamente a las instituciones científicas y educativas de la Argentina, en particular a la Universidad Pública y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, que hicieron posible que todos los autores de este texto desempeñaran roles en la comunidad científica, posicionando a la paleontología argentina en el mundo.

GLOSARIO

Correlato óseo: Marca o impresión dejada en el hueso por un tejido blando (músculo, elemento vascular o nervioso, seno neumático, etc.).

Meninges: Sistema de membranas de tejido conectivo que envuelven y protegen al sistema nervioso central. En los vertebrados pueden estar compuestas por una única capa (peces), o dos (anfibios y reptiles) o tres (mamíferos y aves) capas más complejas

Molde endocraneano: Representación tridimensional de la morfología de la cavidad endocraneana. Este relleno (sedimento, látex o reconstrucción virtual) es una aproximación que copia la estructura de los órganos y tejidos blandos que ocuparon ese espacio (ej. encéfalo, meninges, pasajes de nervios y vasos sanguíneos)

Nervio: Conjunto de fibras de tejido nervioso envueltas por una vaina conectiva que transmiten los impulsos nerviosos que comunican el cerebro y el resto del cuerpo

Neurocráneo (= caja craneana): Región del cráneo formada por numerosos huesos pares e impares que contiene y protege al encéfalo y órganos de los sentidos.

Tracto: Conjunto de fibras de tejido nervioso que discurren por el sistema nervioso central. No se considera un NC sino una extensión del encéfalo.

Encéfalo: Parte del sistema nervioso central de los vertebrados (protegida en la cavidad endocraneana), compuesta por tres regiones principales, a cargo de las funciones vitales.

Cerebro: Región del encéfalo formada por los hemisferios cerebrales

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Allemand, R. (2017). *Endocranial microtomographic study of marine reptiles (Plesiosauria and Mosasauroidea) from the Turonian (Late Cretaceous) of Morocco: palaeobiological and behavioral implications* [Inédito. Tesis Doctoral, Muséum national d'histoire naturelle].

Báez, A. y Púgener, L. (2003). Ontogeny of a new Palaeogene pipid frog from South America and xenopodinomorph evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *139*(3), 439–476.

Balanoff, A. M., Bever, G. S., Rowe, T. B. y Norell, M. A. (2013). Evolutionary origins of the avian brain. *Nature*, *501*(7465), 93–96.

Balanoff, A. M., Bever, G. S., Colbert, M. W., Clarke, J. A., Field, D. J., Gignac, P. M., Ksepka, D. T., Ridgely, R. C., Smith, N. A., Torres, C. R., Walsh, S. y Witmer, L.M. (2016). Best practices for digitally constructing endocranial casts: examples from birds and their dinosaurian relatives. *Journal of Anatomy*, *229*(2), 173–190.

Becerra, M., Paulina-Carabajal, A., Cruzado-Caballero, P. y Taborda, J.R.A. (2018). First endocranial description of a South American hadrosaurid: The neuroanatomy of *Secernosaurus koerneri* from the Late Cretaceous of Argentina. *Acta Paleontologica Polonica*, *63*, 693–702.

Bertrand, O. C. y Silcox, M. T. (2016). First virtual endocasts of a fossil rodent: *Ischyromys typus* (Ischyromyidae, Oligocene) and brain evolution in rodents. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *36*, e1095762. https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1095762

Bertrand, O. C., Amador-Mughal, F., Lang, M. M. y Silcox, M. T. (2019). New virtual endocasts of Eocene Ischyromyidae and their relevance in evaluating neurological changes occurring through time in Rodentia. *Journal of Mammalian Evolution*, *26*, 345–371.

Boddy, A. M., McGowen, M. R., Sherwood, C. C. Grossman, L. I., Goodman, M. y Wildman, D. E. (2012). Comparative analysis of encephalization in mammals reveals relaxed constraints on anthropoid primate and cetacean brain scaling. *Journal of Evolutionary Biology*, *25*, 981–994.

Bona, P. y Paulina-Carabajal, A. (2013). *Caiman gasparinae sp. nov.*, a huge alligatorid (Caimaninae) from the late Miocene of Paraná, Argentina. *Alcheringa*, *37*(4), 462–473.

Bona, P., Paulina-Carabajal, A. y Gasparini, Z. (2017). Neuroanatomy of *Gryposuchus neogaeus* (Crocodylia, Gavialoidea): a first integral description of the braincase and endocranial morphological

variation in extinct and extant gavialoids. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, *106*(4), 235–246.

Boscaini, A., Iurino, D. A., Sardella, R., Tirao, G., Gaudin, T. J. y Pujos, F. (2020). Digital cranial endocasts of the extinct sloth glossotherium robustum (Xenarthra, Mylodontidae) from the late pleistocene of argentina: description and comparison with the extant sloths. *Journal of Mammalian Evolution*, *27*, 55–71.

Brasier, M. D., Norman, D. B., Liu, A. G., Cotton, L. J., Hiscocks, J. E. H., Garwood, R. J., Antcliffe, J. B. y Wacey, D. (2016). Remarkable preservation of brain tissues in an Early Cretaceous iguanodontian dinosaur. *Geological Society, London, Special Publications*, *448*, 383–398.

Bronson, A. W., Mapes, R. H. y Maisey, J. C. (2018). Chondrocranial morphology of *Carharopsis wortheni* (Chondrichtyes, Euselachii incertae sedis) based on new material from the Fayetteville Shale (upper Mississippian, middle Chesterian). *Papers in Paleontology*, *4*, 349–362.

Brühl, J. W. (1896). Ueber die verwendung von Rontgenschen X-Strahlen zu palaeontologisch-diagnostischen Zwecken. *Verhandlungen d. Berliner Physiologischen*, *Archchiv fur Anat Physiol, PhysiologischeT Teil*, 547–550.

Buchholtz, E. A. y Seyfarth, E. A. (1999). History of Neuroscience: The gospel of the fossil brain: Tilly Edinger and the science of paleoneurology. *Brain Research Bulletin*, *48*(4), 351–361.

Burch, S. H., Paulina-Carabajal, A., O´Connor, P. y Hieronymous, T. (en prensa). Dinosaur soft tissues. En: D. Weishampel, M. Carrano, P. Barret y P. Makovicky (Eds.), *The Dinosauria*, third Edition. Cambridge University Press.

Butler, A. B. y Hodos, W. (2005). *Comparative vertebrate neuroanatomy: evolution and adaptation*. John Wiley & Sons.

Castiello, M. y Brazeau, M. D. (2018). Neurocranial anatomy of the petalichthyid placoderm *Shearsbyaspis oepiki* Young revealed by X-ray computed microtomography. *Palaeontology*, *61*(3), 369–389.

Chuliver, M., Agnolín, F. L., Scanferla, A., Aranciaga Rolando, M., Ezcurra, M. D., Novas, F. E. y Xu, X. (2024). The oldest tadpole reveals evolutionary stability of the anuran life cycle. *Nature*, *636*(8041), 138–142.

Clement, A. M. y Ahlberg, P. E. (2014). The first virtual cranial endocast of a lungfish (Sarcopterygii: Dipnoi). *PloS One*, *9*(11), e113898. doi.org/10.1371/journal.pone.0113898.

Clement, A. M., Challands, T. J., Long, J. A. y Ahlberg, P. E. (2016). The cranial endocast of *Dipnorhynchus sussmilchi* (Sarcopterygii: Dipnoi) and the interrelationships of stem-group lungfishes. *PeerJ*, *4*, e2539. https://doi.org/10.7717/peerj.2539

Clement, A. M., King, B., Giles, S., Choo, B., Ahlberg, P. E., Young, G. C. y Long, J. A. (2018). Neurocranial anatomy of an enigmatic Early Devonian fish sheds light on early osteichthyan evolution. *Elife*, *7*, e34349. https://doi.org/10.7554/eLife.34349

Codorniú, L., Paulina-Carabajal, A. y Gianechini, F. A. (2016). Braincase anatomy of *Pterodaustro guinazui*, pterodactyloid pterosaur from the Lower Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *36*(1), e1031340.

Conroy, G. C. y Vannier, M. W. (1984). Noninvasive Three-Dimensional Computer Imaging of Matrix-Filled Fossil Skulls by High Resolution Computed Tomography. *Science* 226(4673), 456–458.

Currie, P. J. (1997). Braincase anatomy. En: K. Padiany P. J. Currie (Eds.), *Encyclopedia of dinosaurs*. Elsevier.

Degrange, F., Tambussi, C., Taglioretti, M. L., Dondas, A. y Scaglia, F. (2015). A new Mesembriornithinae (Aves, Phorusrhacidae) provides new insights into the phylogeny and sensory capabilities of terror birdsInsights into the phylogeny and sensory capabilities of terror birds. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *35*, 1–18.

Dendy, A. (1909). The intracranial vascular system of *Sphenodon*. *Proceedings of the Royal Society B*, *81*, 403–427.

Dendy, A. (1910). On the structure, development and morphological interpretation of the pineal organs and adjacent parts of the brain in the tuatara (*Sphenodon punctatus*). *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, *201*, 226e331.

Desojo, J. B., von Baczko, M. B., Taborda, J. R. y Bona, P. (2018). Paleontología virtual: Un viaje tridimensional al pasado de los cocodrilos. *Museo, 30*, 68–74.

Desojo, J. B., von Baczko, M. B., Ezcurra, M. D., Fiorelli, L. E., Martinelli, A. G., Bona, P., Trotteyn, M. J. y Lacerda, M. (2024). Cranial osteology and paleoneurology of *Tarjadia ruthae*: An erpetosuchid pseudosuchian from the Triassic Chañares Formation (late Ladinian-? early Carnian) of Argentina. *The Anatomical Record*, *307*(4), 890-924.

Dozo, M. T. (1987). The endocranial cast of an Early Miocene Edentate, *Hapalops indifferens* Ameghino (Mammalia, Edentata, Tardigrada, Megatheriidae). Comparative Study with Brains of Recent Sloths. *Journal für Hirnforschung*, *28*(4),397–406.

Dozo, M. T. (1989). Estudios paleoneurológicos en Didelphidae extinguidos (Mammalia, Marsu-

pialia) de la Formación Chapadmalal (Plioceno tardío), provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, *26*(1-2), 43–54.

Dozo, M. T. (1994a). Estudios paleoneurológicos en marsupiales "carnívoros" extinguidos de América del Sur: Neuromorfología y Encefalización. *Mastozoología Neotropical*, *1*(1), 5–16.

Dozo, M. T. (1994b). Interpretación del molde endocraneano de *Eucholoeops fronto*, un Megalonychidae (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada) del Mioceno temprano de Patagonia (Argentina). *Ameghiniana*, *31*(4), 317–329.

Dozo, M. T. (1997a). Paleoneurología de *Dolicavia minuscula* (Rodentia, Caviidae) y *Paedotherium insigne* (Notoungulata, Hegetotheriidae) del Plioceno de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, *34*(4), 427–435.

Dozo, M. T. (1997b). Primer estudio paleoneurológico de un roedor caviomorfo (Cephalomyidae) y sus posibles implicancias filogenéticas. *Mastozoología Neotropical*, *4*(2), 89–96.

Dozo, M. T. (1998). Neuromorfología de *Utaetus buccatus* (Xenarthra, Dasypodidae): un armadillo del Eoceno temprano de la provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, *35*(3), 285–289.

Dozo, M. T. (2009). Paleoneurología de Mamíferos de Edad Santacrucense. En R. Herbst (Ed.), *Estado actual de las Investigaciones realizadas sobre Patrimonio Cultural en Santa Cruz.* (pp. 93–102). *Patrimonio Cultural.* Provincia de Santa Cruz

Dozo, M. T., Vucetich, M.G., y Candela, A.M. (2004). Skull Anatomy and Neuromorphology of *Hypsosteiromys axiculus*, a Colhuehuapian Erethizontidae Rodent from Chubut, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *24*(1), 228–234.

Dozo, M. T. y Martínez, G. (2016). First Digital Cranial Endocasts of late Oligocene Notohippidae (Notoungulata): Implications for Endemic South American Ungulates Brain Evolution. *Journal of Mammalian Evolution*, *23*(1), 1-16. DOI: 10.1007/s10914-015-9298-5

Dupret, V., Sanchez, S., Goujet, D. y Ahlberg, P. E. (2017). The internal cranial anatomy of Romundina stellina Ørvig, 1975 (Vertebrata, Placodermi, Acanthothoraci) and the origin of jawed vertebrates—Anatomical atlas of a primitive gnathostome. *PLoS One*, *12*(2), e0171241.

Edinger, O. (1921). Über *Nothosaurus*. Ein Steinkern der Schädelhöhle. *Senckenbergiana*, *3*, 121–129.

Edinger, T. (1929). Die fossilen Gehirne. *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, *28*, 1–249.

Edinger, T. (1948). Evolution of the horse brain. *The Geological Society of America Memoir*, *25*, 1–177.

Edinger, T. (1960). Anthropocentric misconceptions in paleoneurology. *Proceedings of the Rudolf Virchow Medical Society in the City of New York*, *19*, 55–107.

Edinger, T. (1975). Paleoneurology 1804–1966. An annotated bibliography. *Advances in Anatomy, Embryology, and Cell Biology*, *49*, 7–258.

Eisenberg, J. F. (1981). *The Mammalian Radiations: An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation, and Behaviour*. Chicago, University of Chicago Press.

Evans, D. C. (2005). New evidence on brain-endocranial cavity relationships in ornithischian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, *50*(3), 617–622.

Fernández, M. S., Paulina-Carabajal, A., Gasparini, Z. y Chong Diaz, G. (2011). A metriorhynchid crocodyliform braincase from northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *31*(2), 369–377.

Ferreira, J. D., Negri, F. R., Sánchez-Villagra, M. R. y Kerber, L. (2020). Small within the largest: brain size and anatomy of the extinct *Neoepiblema acreensis*, a giant rodent from the Neotropics. *Biology Letters*, *16*(2), 20190914.

Ferreira, G. S., Werneburg, I., Lautenschlager, S. y Evers, S.W. 2022. Contrasting brains and bones: neuroanatomical evolution of turtles (Testudinata). En: T. Dozo, A. Paulina-Carabajal, T. Macrini, y S. Walsh (Eds), *Paleoneurology of Amniotes: New Directions in the Study of Fossil Endocasts*. Springer

Forasiepi, A. M., MacPhee, R. D., Del Pino, S. H., Schmidt, G. I., Amson, E. y Grohé, C. (2016). Exceptional skull of *Huayqueriana* (Mammalia, Litopterna, Macraucheniidae) from the late Miocene of Argentina: anatomy, systematics, and paleobiological implications. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *2016*(404), 1–76.

Gervais, P. (1869a). Memóire sur les formes cérébrales propres aux Edentés vivants et fossiles precede de remarques sur quelques points de la structure anatomique de ces animaux et sur leur classification. *Nouvelles archives du Muséum d'histoire naturelle*, 5.

Gervais, P. (1869b). Memóire sur les formes cérébrales propres aux marsupiaux. *Nouvelles archives du Muséum d'histoire naturelle*, *5*, 229–251.

Gervais, P. (1870). Memóire sur les formes cérébrales propres à différents groupes de mammifères. *Journal de Zoologie*, *1*, 425–469

Giles, S., Rogers, M. y Friedman, M. (2018). Bony labyrinth morphology in early neopterygian fishes (Actinopterygii: Neopterygii). *Journal of Morphology*, *279*(4), 426–440.

Güntürkün, O., Stacho, M. y Strökens, F. (2020). *The brains of reptiles and birds*. En: Kaas, J. H. (Ed.), Evolutionary Neuroscience. Pp. 159–212.

Gusmao Rodrigues, P., Ruf, I. y Schultz, C. L. (2013). Digital reconstruction of the otic region and inner ear of the non-mammalian cynodont *Brasilitherium riograndensis* (Late Triassic, Brazil) and its relevance to the evolution of the mammalian ear. *Journal of Mammalian Evolution*, *20*(4), 291–307.

Gusmao Rodrigues, P., Martinelli, A. G., Schultz, C. L., Corfe, I. J., Gill, P. G., Soares, M. B. y Rayfield, E. J. (2018). Digital cranial endocast of *Riograndia guaibensis* (Late Triassic, Brazil) sheds light on the evolution of the brain in non-mammalian cynodonts. *Historical Biology*, *31*(9), 1195–1212.

Hall, M. I., Iwaniuk, A. N. y Gutiérrez-Ibáñez, C. (2009). Optic foramen morphology and activity pattern in birds. *The Anatomical Record*, *292*(11), 1827–1845.

Herrera, Y., Fernández, M. S. y Gasparini, Z. (2013). The snout of *Cricosaurus araucanensis*: a case study in novel anatomy of the nasal region of metriorhynchids. *Lethaia*, *46*(3), 331–340.

Herrera, Y., Leardi, J. M. y Fernández, M. S. (2018). Braincase and endocranial anatomy of two thalattosuchian crocodylomorphs and their relevance in understanding their adaptations to the marine environment. *PeerJ*, *6*, e5686.

Hoffmann, C. A., Rodrigues, P. G., Soares, M. B. y Andrade, M. B. (2019). Brain endocast of two non-mammaliaform cynodonts from southern Brazil: an ontogenetic and evolutionary approach. *Historical Biology*, *33*(8), 1196–1207.

Hofman, M. A. (1982). Encephalization in mammals in relation to the size of the cerebral cortex. *Brain, Behavior and Evolution*, *20*, 84–96.

Hopson, J. A. (1977). Relative brain size and behavior in archosaurian reptiles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *8*(1), 429–448.

Hopson, J. A. (1979). Paleoneurology. En: C. Gans, R. G. Northcutt y P. Ulinski (Eds.), *Biology of the reptilia*. Neurology A, 39, 146.

Hu, K., King, J. L., Romick, C. A., Dufeau, D. L., Witmer, L. M., Stubbs, T. L., Rayfield, E. J. y Benton, M. J. (2021). Ontogenetic endocranial shape change in alligators and ostriches and implications for the development of the non-avian dinosaur endocranium. *The Anatomical Record*, *304*(8), 1759–1775.

Hurlburt, G. R., Ridgely, R. C. y Witmer, L. M. (2013). Relative size of brain and cerebrum in tyrannosaurid dinosaurs: an analysis using brain endocast quantitative relationships in extant alligators. En: J. M. Parrish, R. E. Molnar, P. J. Currie y E. B. Koppelhus (Eds.) *Tyrannosaurid Paleobiology* (pp. 135–155). Bloomington, Indiana University Press.

Hulke, J. W. (1871). Note on a large reptillian skull from Brooke, Isle of Wight, probably dinosaurian, and referable to the genus *Iguanodon*. *Quarterly Journal of the Geological Society*, *27*(1-2), 199–206.

Jakob, C. (1912). Sobre cerebros fósiles de la fauna argentina. *Proceedings of the International Congress of Americanists (1910)*, *17*, 134–142.

Jerison, H. J. (1973). *Evolution of the brain and intelligence*. Academic Press, New York.

Jerison, H. J. (1990). Fossil evidence on the evolution of the neocortex. En: E.G. Jones y A.Peters (Eds.), *Cerebral Cortex, (Vol. 8A*, pp 285–309). Plenum Press, New York, .

Jerison, H. J. (1991). Fossil, brains and the evolution of the neocortex. En: B. L. Finlay, G. Innocenti y H. Scheich (Eds.), *The Neocortex. Ontogeny and Phylogeny* (pp. 5–19). Plenum Press, New York.

Jirak, D. y Janacek, J. (2017). Volume of the crocodilian brain and endocast during ontogeny. *PloS One*, *12*(6), e0178491.

Johnson, J. I. (1990). Comparative development of somatic sensory cortex. En: E.G. Jones, y A. Peters (Eds.), *Cerebral Cortex*, (*Vol. 8B*, pp 335–449). Plenum Press, New York.

Kaas, J. H. (2008). Review: The evolution of the complex sensory and motor systems of the human brain. *Brain Research Bulletin*, *75*, 384–390.

Kardong, K. (2011). *Vertebrates: Comparative anatomy, function, evolution*. McGraw-Hill.

Kielan-Jaworowska, Z. y Lancaster, T. E. (2004). A new reconstruction of multituberculate endocranial casts and encephalization quotient of *Kryptobaatar*. *Acta Palaeontologica Polonica*, *49*, 177–188.

Knoll, F., Galton, P. M. y López-Antoñanzas, R. (2006). Paleoneurological evidence against a proboscis in the sauropod dinosaur *Diplodocus*. *Geobios*, *39*, 215–221.

Ksepka, D. T., Balanoff, A., Smith, N. A., Bever, G. S., Bhullar, B. A. S., Bourdon, E., Braun, E. L., Burleigh, J. G., Clarke, J. A., Colbert, M. W., Corfield, J. R., Degrange, F. J., De Pietri, V. L., Early, C. M., Field, D. J., Gignac, P. M., Leone Gold, M. E., Kimball, R. T., Kawabe, S., Lefebvre, L., Marugán-Lobón, J., Mongle, C. S., Morhardt, A., Norell, M. A., Ridgely, R. C., Rothman, R. S., Scofield, R. P., Tambussi, C. P., Torres, C. R., van Tuinen, M., Walsh, S. A., Watanabe, A., Witmer, L. M., Wright, A. K., Zanno, L. E., Jarvis, E. D., y Smaers, J. B. (2020). Tempo and pattern of avian brain size

evolution. *Current Biology*, *30*(11), 2026–2036.
Kuhlenbeck, H. (1978). The Central Nervous System of Vertebrates. Mammalian Telencephalon: Surface Morphology and Central Cortex. En: *The Vertebrate Neuraxis as a Whole*. Vol.5, Part II. S. Karger, Basel.
Lautenschlager, S. y Butler, R. J. (2016). Neural and endocranial anatomy of Triassic phytosaurian reptiles and convergence with fossil and modern crocodylians. *PeerJ*, *4*, e2251.
Lemoine, M. (1896). De l'application des rayons de Rontgen a la paleontologie. *Cuentas Rendus Academie Sciences*, *123*, 764–765.
Lessner, E. J., y Holliday, C. M. (2022). A 3D ontogenetic atlas of Alligator mississippiensis cranial nerves and their significance for comparative neurology of reptiles. *The Anatomical Record*, 305(10), 2854-2882.
Lyras, G. A., Giannakopoulou, A., Kouvari, M. y Papadopoulos, G. C. (2016). Evolution of gyrification in carnivores. *Brain, Behavior and Evolution*, *88*, 187–203.
Lyras, G. A., Giannakopoulou, A. y Werdelin, L. (2019). The brain anatomy of an early Miocene felid from Ginn Quarry (Nebraska, USA). *Paläontologische Zeitschrift*, *93*, 345–355.
Macri, S., Savriama, Y., Khan, I. y Di-Poï, N. (2019). Comparative analysis of squamate brains unveils multi-level variation in cerebellar architecture associated with locomotor specialization. *Nature Communications*, *10*, 5560.
Macrini, T. E., Rowe, T. y Archer, M. (2006). Description of a cranial endocast from a fossil platypus, *Obdurodon dicksoni* (Monotremata, Ornithorhynchidae), and the relevance of endocranial characters to monotreme monophyly. *Journal of Morphology*, *267*, 1000–1015.
Macrini, T. E., Muizon, C. D., Cifelli, R. L. y Rowe, T. (2007). Digital cranial endocast of *Pucadelphys andinus*, a Paleocene metatherian. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *27*(1), 99–107.
Manger, P. R. (2006). An examination of cetacean brain structure with a novel hypothesis correlating thermogenesis to the evolution of a big brain. *Biological Reviews*, *81*(2), 293–338.
Marsh, O. C. (1874). Small size of the brain in Tertiary mammals. *American Journal of Science*, *8*, 66–67.
Marsh, O. C. (1878). Brain of a fossil mammal. *Nature*, *17*, 340.
Marsh, O. C. (1880). Principal characters of American Jurassic dinosaurs, part III. *American Journal of Science*, *3*(111), 253–259.
Marsh, O. C. (1885). On size of brain in extinct animals. *Nature*, *32*, 562.
Martínez, G., Dozo, M. T., Vera, B. y Cerdeño, E. (2019). Paleoneurology, auditory region, and associated soft tissue inferences in the late Oligocene notoungulates *Mendozahippus fierensis* and *Gualta cuyana* (Toxodontia, Notoungulata) from central-western Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *39*(6), e1725531.
Maisey, J. G. (2005). Braincase of the Upper Devonian shark *Cladodoides wildungensis* (Chondrichthyes, Elasmobranchii), with observations on the braincase in early chondrichthyans. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *2005(288)*, 1–103.
Morón-Alfonso, D. A. (2026). *Introducción a la Paleontología Virtual: Técnicas de digitalización aplicadas en paleontología y ciencias afines*. Asociación Paleontológica Argentina.
Müller, R. T. (2021). Olfactory acuity in early sauropodomorph dinosaurs. *Historical Biology*, *34*(2), 346–351.
Newton, E. T. (1888). On the skull, brain and auditory organ of a new species of pterosaurian (*Scaphognathus purdoni*), from the Upper Lias near Whitby, Yorkshire. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *179*, 503–537.
Northcutt, R. G. (2002). Understanding vertebrate brain evolution. *Integrative and comparative biology*, *42*(4), 743–756.
Orliac, M. J. y Gilissen, E. (2012). Virtual endocranial cast of earliest Eocene *Diacodexis* (Artiodactyla, Mammalia) and morphological diversity of early artiodactyl brains. *Proceedings of the Royal Society London B*, *279*(1743), 3670–3677.
Orliac, M. J., Argot, C. y Gilissen, E. (2012). Digital Cranial Endocast of Hyopsodus (Mammalia, 'Condylarthra'): A Case of Paleogene Terrestrial Echolocation? *PLoS One*, *7*(2), e30000.
Patterson, B. (1937). Some notoungulates braincasts. *Field Museum of Natural History, Geological Series*, *6*, 273–301.
Paulina-Carabajal, A. (2012). Neuroanatomy of titanosaurid dinosaurs from the Upper Cretaceous of Patagonia, with comments on endocranial variability within Sauropoda. The *Anatomical Record*, *295*, 2141–2156.
Paulina-Carabajal, A. (2015). Guía para el estudio de la neuroanatomía de dinosaurios Saurischia, con énfasis en formas sudamericanas. En: M. Fernández y Y. Herrera (Eds.), *Reptiles Extintos – Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini. PE-APA*, *15*(1), 108–142.
Paulina-Carabajal, A. y Canale, J. I. (2010). Cranial endocast of the carcharodontosaurid thero-

pod *Giganotosaurus carolinii*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, *258*(2), 249–256.

Paulina-Carabajal, A. 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.

Paulina-Carabajal, A., Bourke, J., y Morhardt, A. (en prensa). Senses. En: *The Complete Dinosaur, Second Edition*. Indiana University Press.

Paulina-Carabajal, A., Bronzati, M. y Cruzado-Caballero P. (2022). Paleoneurology of non-avian dinosaurs: an overview. En: T. Dozo, A. Paulina-Carabajal, T. Macrini y S. Walsh (Eds.), *Paleoneurology of Amniotes: new directions in the study of fossil endocasts*, Springer.

Paulina-Carabajal, A., Coria, R., Currie, P. J. y Koppelhus, E. (2018). A possible dicraeosaurid natural cranial endocast from the Upper Cretaceous of North Patagonia. *Cretaceous Research*, *84*, 437–441.

Paulina-Carabajal, A., Sterli, J., Müller, J. y Hilger, A. (2013). Neuroanatomy of the marine Jurassic turtle *Plesiochelys etalloni* (Testudinata, Plesiochelyidae). *PLoS One*, *8*(7), e69264.

Peñaherrera Aguirre, M., Fernandes, H. B. F. y Woodley of Menie, M. A. (2017). Relative brain size, encephalization quotient. En: Shackelford, T. y Weekes-Shackelford, V. (Eds.) *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science*. Springer, Cham. 10.1007/978-3-319-16999-6_3098-2.

Pradel, A., Langer, M., Maisey, J. G., Geffard-Kuriyama, D., Cloetens, P., Janvier, P. y Tafforeau, P. (2009). Skull and brain of a 300-million-year-old chimaeroid fish revealed by synchrotron holotomography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(13), 5224–5228.

Quiroga, J. C. (1979). The brain of two mammal-like reptiles (Cynodontia-Therapsida). *Journal für Hirnforschung*, *20*, 341–350.

Quiroga, J. C. (1980a). Sobre un molde endocraneano del cinodonte *Probainognathus jenseni* Romer, 1970 (Reptilia, Therapsida), de la Formación Ischichuca (Triásico Medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, *17*, 181–190.

Quiroga, J. C. (1980b) The brain of the mammal-like reptile *Probainognathus jenseni* (Therapsida, Cynodontia). A correlative paleo-neoneurological approach to the neocortex at the reptile-mammal transition. *Journal für Hirnforschung, 21*, 299–336.

Quiroga, J. C. (1980c). Descripción de los moldes endocraneanos de dos Cinodontes (Reptilia–Therapsida) de Los Chañares–Triásico medio–de la Provincia de La Rioja (Argentina). Notas sobre el sistema vascular intracraneano y relaciones con los moldes de otros Cinodontes en función de la morfología de los más antiguos moldes mamalianos conocidos. *II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Actas*, 103–122.

Quiroga, J. C. (1984). The endocranial cast of the advanced mammal-like reptile *Therioherpeton cargnini* (Therapsida- Cynodontia) from the Middle Triassic of Brazil. *Journal für Hirnforschung*, *25*, 285–290.

Quiroga, J. C. (1988). Cuantificación de la corteza cerebral en moldes endocraneanos en mamíferos girencéfalos. Procedimiento y aplicación en tres mamíferos extinguidos. *Ameghiniana*, *25*, 67-84.

Quiroga, J. C. y Dozo, M. T. (1988). The Brain of *Thylacosmilus atrox*. Extinct South American Saber-toothed Carnivore Marsupial. *Journal für Hirnforschung*, *29*(5), 573–586.

Radinsky, L. (1968). Evolution of somatic sensory specialization in otter brains. *Journal of Comparative Neurology*, *134*, 495–506.

Radinsky, L. (1973). Evolution of the Canid Brain. *Brain, Behavior and Evolution*, *7*, 169–202.

Radinsky, L. (1975a). Primate Brain Evolution. *American Scientist*, *63*(6), 656–663.

Radinsky, L. (1975b). Evolution of the felid brain. *Brain, Behavior and Evolution*, *11*, 214–254.

Radinsky, L. (1979). *The fossil record of primate brain evolution. Forty-ninth James Arthur Lecture on the evolution of the Human Brain*. American Museum of Natural History, New York.

Radinsky, L. (1981). Brain Evolution in extinct South American ungulates. *Brain, Behavior and Evolution*, *18*, 169–187.

Roček, Z. (2003). Larval development in Oligocene palaeobatrachid frogs. *Acta Palaeontologica Polonica, 48*(4), 595–607.

Rogers, S. W. (1998). Exploring dinosaur neuropaleobiology: computed tomografphy Scanning and analysis of an Allosaurus fragilis endocast. *Neuron*, *21*, 673–679.

Romer, A. S. (1956). *Osteology of Reptiles*. The University of Chicago Press.

Romer, A. S. y Edinger, T. (1942). Endocranial casts and brains of living and fossil amphibia. *The Journal of Comparative Neurology, 77*(2), 355–389.

Russell, D. A. 1967. Systematics and morphology of American mosasaurs. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History 23*, 1–241.

Sánchez-Villagra, M. R., Ladevèze, S., Horovitz, I.,

Argot, C., Hooker, J. J., Macrini, T. E., Martin, T., Moore-Fay, S., de Muizon, C., Schmelzle, T. y Asher, R. J. (2007). Exceptionally preserved North American Paleogene metatherians: adaptations and discovery of a major gap in the opossum fossil record. *Biology Letters*, *3*(3), 318–322.

Sawin, H. J. (1941). The cranial anatomy of *Eryops megacephalus*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, *88*, 407–463.

Schultz, S. y Dunbar, R. (2010). Encephalization is not a universal macroevolutionary phenomenon in mammals but is associated with sociality. *PNAS*, *107*, 21582–21586.

Seeley, H. G. (1880). Note on the cranial characters of a large teleosaur from the Whitby Lias preserved in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge, indicating a new species, *Teleosaurus eucephalus*. *Quarterly Journal of the Geological Society*, *36*, 627–634.

Silcox, M. T., Benham, A. E. y Bloch, J. I. (2010). Endocasts of *Microsyops* (Microsyopidae, Primates) and the evolution of the brain in primitive primates. *Journal of Human Evolution*, *58*, 505–521.

Simpson, G. G. (1932). Skulls and brains of some mammals from the *Notostylops* bed of Patagonia. *American Museum Novitates*, *578*, 1–11.

Simpson, G. G. (1933a). Braincasts of *Phenacodus*, *Notostylops* and *Rhyphodon*. *American Museum Novitates*, *622*, 1–19.

Simpson, G. G. (1933b). Braincasts of two typotheres and a litoptern. *American Museum Novitates*, *629*, 1–18.

Stensiö, E. A. (1921). *Triassic fishes from Spitzbergen*. Almqvist & Wiksells.

Sutton, M., Rahman, I., Garwood, R. (2017). Virtual paleontology—An Overview. *The Paleontological Society Papers, 22*, 1–20. doi:10.1017/scs.2017.5

Tambussi, C. P., Degrange, F. J. y Ksepka, D. T. (2015). Endocranial anatomy of Antarctic Eocene stem penguins: implications for sensory system evolution in Sphenisciformes (Aves). *Journal of Vertebrate Paleontology*, *35*(5), e981635.

Tambusso, P. S. y Fariña, R. A. (2015). Digital cranial endocast of *Pseudoplohophorus absolutus* (Xenarthra, Cingulata) and its systematic and evolutionary implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *35*(5), e967853.

Tilney, F. (1931). Fossil brains of some early Tertiary mammals of North America. *Bulletin of the Neurological Institute of New York, 1*, 430–505.

Triviño, L., Albino, A. y Dozo, M. T. (2018). First Natural Endocranial Cast of a Fossil Snake (Cretaceous of Patagonia, Argentina). *The Anatomical Record*, *301*, 9–20. DOI: 10.1002/ar.23686

Trotteyn, M. J. y Paulina-Carabajal, A. (2016). Braincase and neuroanatomy of *Pseudochampsa ischigualastensis* and *Tropidosuchus romeri* (Archosauriformes, Proterochampsia). *Ameghiniana*, *53*(5), 527–542.

Ulloa-Guaiquin, K., von Baczko, M. B., Desojo, J. B. y Paulina-Carabajal, A. (2026). Complex rostral neurovascular anatomy of *Riojasuchus tenuisceps* (Archosauria: Pseudosuchia) and implications for trophic hypotheses in ornithosuchids. *The Anatomical Record*. doi.org/10.1002/ar.70186.

von Baczko, M. B. y Desojo, J. B. (2016). Cranial anatomy and palaeoneurology of the archosaur *Riojasuchus tenuisceps* from the Los Colorados Formation, La Rioja, Argentina. *PloS One*, *11*(2), e0148575. doi.org/10.1371/journal.pone.0148575.

von Baczko, M. B., Taborda, J. R. A. y Desojo, J. B. (2018). Paleoneuroanatomy of the aetosaur *Neoaetosauroides engaeus* (Archosauria: Pseudosuchia) and its paleobiological implications among archosauriforms. *PeerJ*, *6*, e5456. doi.org/10.7717/peerj.5456.

von Baczko, M. B., Desojo, J. B., Gower, D. J., Ridgely, R., Bona, P. y Witmer, L. M. (2022). New digital braincase endocasts of two species of *Desmatosuchus* and neurocranial diversity within Aetosauria (Archosauria: Pseudosuchia). The *Anatomical Record*, *305(10)*, 2415–2434, 1–20.

von Baczko, M. B., Cardillo, A. F., Ulloa-Guaiquin, K., Desojo, J. B. y Paulina-Carabajal, A. (2024). Paleoneurology and neuroanatomical notes on the South American "rauisuchian" *Saurosuchus galilei* from the Ischigualasto formation, San Juan, Argentina. *The Anatomical Record*, *307*(4), 1239-1253.

Walsh, S. A. y Knoll, M. A. (2011). Directions in palaeoneurology. *Special Papers in Palaeontology*, *86*(1228), 263–279.

Walsh, S. A., Iwaniuk, A. N., Knoll, M. A., Bourdon, E., Barrett, P. M., Milner, A. C., Nudds, R. L., Abel, R. L. y Dello Sterpaio, P. (2013) Avian Cerebellar Floccular Fossa Size Is Not a Proxy for Flying Ability in Birds. *PLoS One*, *8*(6), e67176.

Witmer, L. M. (1995). Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodilians), with special reference to paranasal

pneumaticity and nasal conchae. *Journal of Morphology*, *225*(3), 269–327.

Witmer, L. M., Chatterjee, S., Franzosa, J. y Rowe, T. (2003). Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. *Nature* 425(6961): 950-3. doi: 10.1038/nature02048. PMID: 14586467.

Witmer, L. M., Ridgely, R. C., Dufeau, D. L. y Semones, M. C. (2008). Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs. En: Endo, H. y Frey, R. (eds.) *Anatomical imaging* (pp. 67–87). Springer, Tokyo.

Wyneken, J. (2007). Reptilian neurology: anatomy and function. *Veterinary Clinics Exotical Practice*, *10*(3), 837–853.

Zangerl, R. (1960). The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part 5. An advanced cheloniid sea turtle. *Fieldiana Geology Memoir*, *3*, 281–312.

Zelenitsky, D. K., Therrien, F. y Kobayashi, Y. (2009). Olfactory acuity in theropods: palaeobiological and evolutionary implications. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*(1657), 667–673.

Zelenitsky, D. K., Therrien, F., Ridgely, R. C., McGee, A. R. y Witmer, L. M. (2011). Evolution of olfaction in non-avian theropod dinosaurs and birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*(1725), 3625–3634.

PALEOHISTOLOGÍA

Ignacio Cerda[1,2]
Maria E. Pereyra[3]

[1]Conicet-Instituto de Investigaciones en Paleobiología y Geología, Universidad Nacional de Río Negro Avenida Roca 1242, General Roca 8332, Río Negro, Argentina
[2]Museo Carlos Ameghino, Belgrano 1700, Paraje Pichi Ruca (predio Marabunta), Cipolletti R8324, Río Negro, Argentina
[3]Conicet-División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata (Unidad de Investigación Anexo II), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Paseo del Bosque s/n, CP1900, La Plata, Buenos Aires, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Una considerable parte de lo que actualmente sabemos acerca de la paleobiología de formas extintas proviene del estudio de la anatomía del esqueleto, ya sean huesos, dientes o escamas. No obstante, la morfología del esqueleto no es la única fuente de información paleobiológica de los vertebrados. En este sentido, el registro fósil preserva intacta la estructura microscópica de los huesos u otras partes duras del animal, la cual también es una importante fuente de información concerniente a la paleobiología de los organismos.

La paleohistología es la disciplina encargada de describir e interpretar los tejidos de los organismos que se han preservado en el registro fósil. Dicha disciplina se ha convertido en una herramienta fundamental a la hora efectuar inferencias paleobiológicas en vertebrados (Chinsamy Turan, 2005; Erickson, 2014).

Al igual que en otras ramas de la investigación paleontológica, la base teórica de las interpretaciones llevadas a cabo en los estudios paleohistológicos se basa en el actualismo. En este sentido, un enorme cúmulo de estudios efectuados en organismos actuales ha revelado que los tejidos y estructuras histológicas del esqueleto presentan un origen y significado biológico común, lo que permite inferir procesos y fenómenos biológicos en grupos desaparecidos (Padian, 2013). Por ejemplo, muchos grupos de anfibios, reptiles, aves y mamíferos actuales exhiben unas estructuras denominadas comúnmente marcas cíclicas de crecimiento, las cuales incluyen annuli y líneas de crecimiento detenido (Castanet *et al*., 1993), y representan cambios cíclicos anuales en la tasa de formación de tejido óseo (es decir, osteogénesis). Dicha ciclicidad anual de la osteogénesis puede ser entonces inferida en formas fósiles ya que en ellas también se reconocen las mencionadas marcas de crecimiento (Erickson, 2014).

Los estudios paleohistológicos han aportado información concerniente a aspectos tales como: dinámica del desarrollo corporal, tamaño, tasa de crecimiento, longevidad, edad a la cual la madurez sexual es alcanzada, identificación de sexos, modo de histogénesis y relación de elementos óseos con tejidos blandos, entre otros (Chinsamy Turan, 2005; Erickson, 2014, Bailleul *et al*., 2019). Los estudios paleohistológicos en vertebrados se han incrementado notablemente a partir de la década de los 90', principalmente dado el enorme potencial que dicha disciplina tiene como fuente de información en distintas áreas (Padian, 2013). Por ello, la capacidad de reconocer e interpretar los principales tipos de tejidos del esqueleto se ha convertido en una parte fundamental para la formación de profesionales en el campo de la paleobiología de vertebrados.

Este capítulo tiene como principal objetivo introducir al lector en los conceptos básicos relacionados a la paleohistología de vertebrados, con énfasis en los tetrápodos. La primera parte del capítulo está centrada en los conceptos generales vinculados a los principales tipos de tejidos esqueléticos y su clasificación tipológica considerando tanto a su estructura como a los procesos involucrados en su formación. La segunda parte está dedicada a exponer algunas de las principales aplicaciones que tiene la paleohistología como fuente de información paleobiológica en vertebrados, más específicamente, sobre las inferencias efectuadas a partir de la microestructura ósea de tetrápodos.

TEJIDOS DE SOSTÉN EN VERTEBRADOS

Considerando los tejidos en vertebrados, la gran mayoría de los autores considera la existencia de cuatro tipos básicos: epitelial, nervioso, muscular y conectivo (o conjuntivo) (p.ej. Geneser, 2003, Pawlina, 2020). De todos estos tipos, el tejido conectivo presenta singular importancia para los estudios paleohistológicos, puesto que el mismo incluye a todos los tejidos de sostén de los vertebrados, muchos de los cuales presentan capacidad de preservación en el registro fósil. Dicha capacidad deviene del hecho de que varios tipos de tejido conectivo se mineralizan.

Los tejidos conectivos se dividen en tejido conectivo y conectivo especializado (Pawlina, 2020). Mientras que el primero se divide en embrionario (mesénquima y conectivo mucoso) y de adulto (laxo y denso regular e irregular), el tejido conectivo especializado puede ser adiposo, cartilaginoso, óseo, sanguíneo, linfático y hematopoyético. Los distintos tipos de tejidos conectivos derivan mayormente del mesodermo, existiendo sin embargo algunos que se originan a partir de células de la cresta neural (Geneser, 2003). Los tejidos conectivos, sean o no mineralizados, exhiben ciertas características que los definen como tales. Además de las células propias de cada tipo de tejido conectivo, éstos incluyen una matriz extracelular, la cual tiene dos componentes principales: fibras y una matriz amorfa (Fawcett, 1998). Las fibras pueden ser de distinto tipo, incluyendo colágenas, elásticas y reticulares. El componente fibroso reviste singular importancia, dado que las propiedades de un tejido dependen en buena medida del tipo, cantidad relativa y organización espacial de las fibras. Por ejemplo, un tendón, principalmente formado por tejido conectivo denso regular, es rico en fibras colágenas orientadas en paralelo, un rasgo que le brinda una importante resistencia a las tensiones. Tal como se mencionó anteriormente, dentro de lo que se consideran tipos de tejido conectivo, aquellos que por lo general se encuentran mineralizados de forma total o parcial (i.e., cartílago y hueso) son, por esta misma característica, de particular importancia en paleohistología. No obstante, debe destacarse que existen casos particulares que involucran mineralizaciones no patológicas de otros tipos de tejidos conectivos (p.ej., tendones, ligamentos), los cuales pueden preservarse en el registro fósil (Horner *et al*., 2016).

Cartílago

El cartílago es una forma especializada de tejido conectivo constituido por elementos celulares, denominados condrocitos, distribuidos en una extensa matriz extracelular (Fawcett, 1998; Geneser, 2003). En su redefinición de cartílago, Cole y Hall (2004) proponen que, para que un tejido determinado pueda ser considerado como cartilaginoso, el mismo debe servir de soporte semi-rígido en al menos alguna etapa del desarrollo del animal y tiene que estar compuesto por células específicas embebidas en una matriz amorfa rica en proteínas fibrosas (p.ej., colágeno o elastina) y con alto contenido de moléculas hidrófilas (p, ej,. condroitín sulfato). Tal como lo indica esta definición, una de sus funciones más importantes es la de servir de esqueleto al menos durante parte de la ontogenia (Figura 9.1.A).

Si bien se considera en general que el cartílago es un tejido avascular ya que no existen capilares intracartilaginosos que puedan satisfacer las necesidades nutricias (Banks, 1996, Pawlina, 2020), pueden existir cana-

les no condrificados dentro de las matrices extracelulares (Hall, 2005). Otra característica del cartílago es su naturaleza anaeróbica (Hall, 2005). Exceptuando los de tipo articular y al elástico, los demás cartílagos están rodeados por una capa de tejido conectivo colágeno denso, denominado pericondrio, el cual posee una parte externa fibrosa y otra condrógénica más profunda (Banks, 1996).

Según la cantidad de matriz extracelular y la abundancia relativa de fibras de colágeno y elastina que existen en la misma, pueden distinguirse tres tipos de cartílago: hialino, elástico y fibroso (Figura 9. 1B-D) (Fawcett, 1998). De todos estos, el único que puede sufrir un proceso importante de mineralización, y por ende, presentar altas probabilidades de preservarse como fósil es el cartílago hialino. En el cartílago hialino la matriz se compone mayormente por glicosaminoglicanos y se encuentra, por ejemplo, en los moldes embrionarios de huesos y porciones de la laringe (Geneser, 2003). Hacia la periferia, el cartílago hialino consta de un pericondrio con una parte fibrosa y otra celular. La porción celular contiene, entre otros componentes, células del mesénquima que darán origen a los denominados condroblastos. Los condroblastos son los encargados de producir grandes cantidades de matriz. Esta secreción rodea y posteriormente encierra a cada condroblasto en una laguna, dentro de la cual el condroblasto se convierte en un condrocito (Banks, 1996). A este tipo de crecimiento se le denomina por aposición. Dentro de cada laguna, los condrocitos sufren mitosis, y se acumulan en los denominados grupos isógenos (Figura 9. 1B) (Banks, 1996). En este caso, este proceso se denomina crecimiento intersticial. El cartílago hialino cumple un rol fundamental en el proceso de osteogénesis. Durante dicho proceso, el cartílago sufre un cambio en el cual las células se hipertrofian y la matriz se mineraliza (más específicamente, se calcifica), resultando en la formación de cartílago calcificado.

Aunque en general no se lo considera en los tratados clásicos de histología (p.ej. Fawcett, 1998; Geneser, 2003; Pawlina y Ross, 2020), los peces elasmobranquios poseen un esqueleto formado íntegramente por un cartílago similar al hialino (Dean *et al*., 2015). Dicho cartílago puede calcificarse de diferentes formas, siempre depositando bioapatita. Existen tres tipos de calcificación del cartílago de los elasmobranquios: areolar, prismática y globular (Dean y Summers, 2006). Mientras que la calcificación areolar ocurre sólo en el cartílago de los centros vertebrales, la prismática y globular se produce en el resto del esqueleto (Dean y Summers, 2006; Cabrera *et al*., 2012). La calcificación prismática y globular dan origen al cartílago *teselado*, el cual consiste de un mosaico de estructuras hexagonales denominadas teselas, cada una de <1 mm de ancho y profundidad, unidas por fibras colágenas inter-teselares y formando una superficie continua que recubre la porción interna, no calcificada, del esqueleto (Figura 9.1. E) (Cabrera *et al*., 2012; Dean y Summers, 2006; Dean *et al*., 2015).

Además de su estructura histológica, los distintos tipos de cartílago pueden clasificarse según su origen en primarios y secundarios. Se considera cartílago primario a aquel que forma parte del esqueleto cartilaginoso del organismo, sirviendo en general como molde para la formación de huesos (Hall, 2005). Por el contrario, el cartílago secundario surge más tardíamente, suele ser una estructura efímera que se forma generalmente sobre la superficie de huesos de origen intramembranoso. Asimismo, el cartílago secundario crece más por proliferación aposicional que por crecimiento intersticial (Delatte *et al*., 2004). En ciertos grupos como las aves,

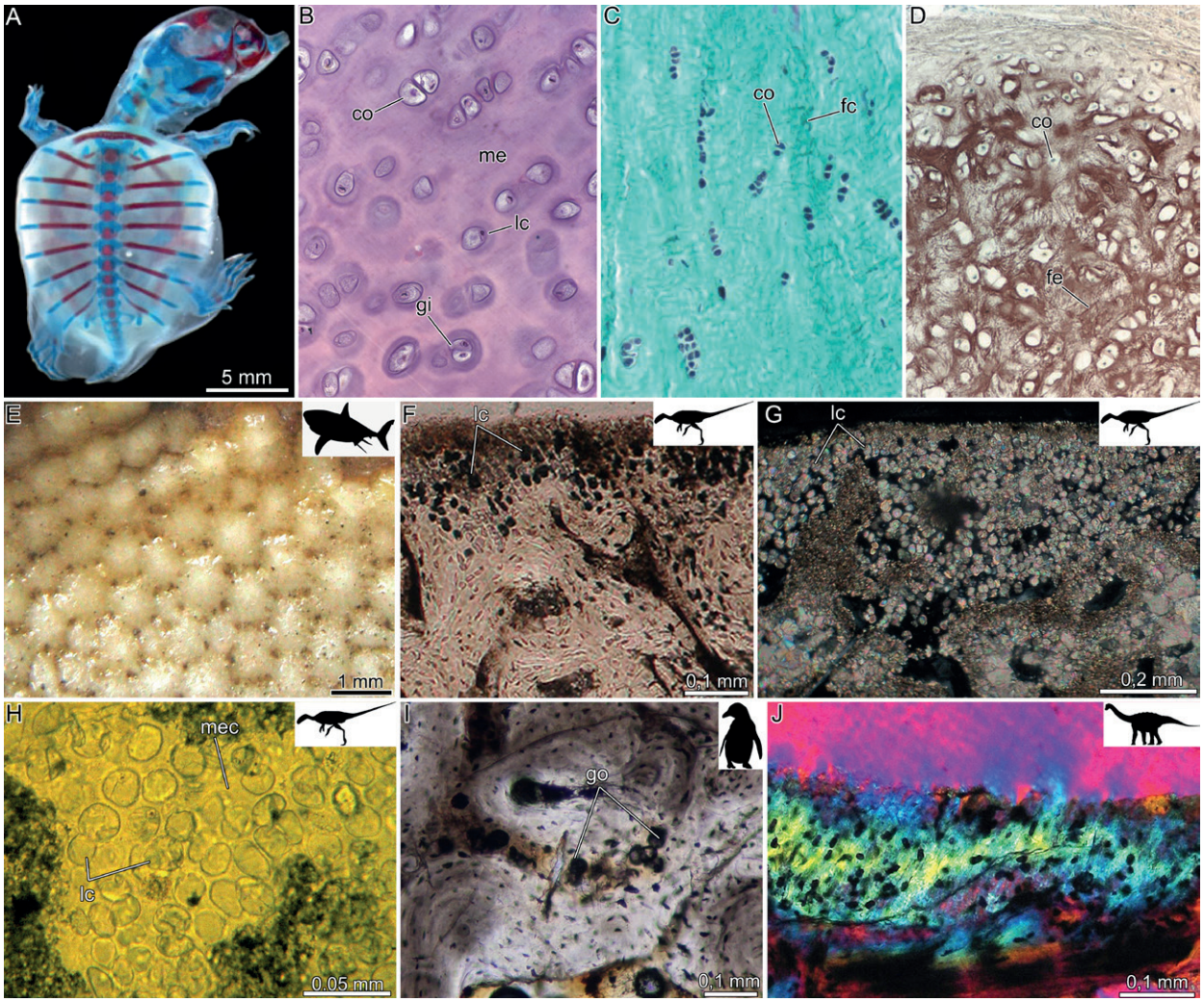


Figura 9.1. Cartílago de vertebrados. **A,** Esqueleto de embrión de tortuga (*Pelodiscus sinensis*) teñido. Las partes rojas representan tejido óseo y las azules cartílago. Modificado de Sanchez Villagra *et al.,* (2009). **B-D,** Ejemplo de cartílago hialino (A), fibroso (B) y elástico (C). Modificado de Pawlina (2020). **E,** Cartílago teselado del palatocuadrado de un elasmobranquio indet. **F-H,** Microestructura del cartílago hialino calcificado. Las tres imágenes corresponden a la superficie articular de huesos correspondientes a un dinosaurio ornitópodo (secciones longitudinales). **H,** Globuli ossei en un hueso apendicular de un pingüino fósil (sección transversal de diáfisis). **G,** Cartílago fibroso calcificado. La muestra corresponde a la superficie articular de una apófisis vertebral de un dinosaurio saurópodo (sección longitudinal). La birrefringencia denota la orientación de las fibras colágenas mineralizadas, las cuales son casi perpendiculares a la superficie. **F, H, I,** Luz normal. **G,** luz polarizada. **J,** Luz polarizada con filtro lambda. Abreviaturas: **co**: condrocito; **fc**: fibras colágenas; **fe**: fibras elásticas; **gi**: grupo isógeno; **go**: globuli ossei; **lc**: lagunas de condrocitos; **mec**: matriz extracelular.

el cartílago secundario se origina en ciertos puntos del cráneo y mandíbulas y su rol funcional está relacionado con el de soportar distintos esfuerzos mecánicos (Bailleul *et al.,* 2013).

El proceso de mineralización que sufren distintos tipos de cartílago facilita la preservación de los mismos en el registro fósil. El cartílago hialino calcificado es quizá el más comúnmente reportado, puesto que el mismo se encuentra en la posición correspondiente a las superficies articulares de los huesos (la superficie estrictamente articular está formada por cartílago no calcificado). Histológica-

mente, el cartílago calcificado se caracteriza por presentar numerosas lagunas de forma globular, fuertemente agrupadas, separadas por un delgado tabique de matriz calcificada (Figura 9.1. F-H) (Geneser, 2003). El mismo corresponde a restos de cartílago que aún no han sido reabsorbidos en el proceso de expansión de la cavidad medular. Los denominados *globuli ossei* son un tipo de estructuras singulares relacionadas con el cartílago calcificado y de las cuales existen reportes en el registro fósil (Figura 9.1. I) (Quilhac *et al*., 2014). Durante el proceso de osificación endocondral, la actividad de reabsorción llevada a cabo por los osteoclastos puede ser incompleta, dejando restos de lagunas de condrocitos parcialmente preservadas. La superficie de estas lagunas puede ser invadida por células productoras de tejido óseo (es decir, osteoblastos), las cuales generarán una matriz ósea. De esta manera, se forma tejido óseo dentro de las lagunas de cartílago calcificado, lo cual genera estructuras de aspecto esférico, denominadas *globuli ossei* (Francillon Vieillot *et al*., 1990; Quilhac *et al*., 2014). La presencia de *globuli ossei* ha sido vinculada a tasas muy bajas de crecimiento en el largo de huesos apendiculares (Haines, 1942; Ricqlès, 1979) y a la inhibición parcial de la osificación endocondral (Buffrénil *et al*., 1990). Además del cartílago hialino, existen reportes de tejidos interpretados como restos de cartílago fibroso mineralizado (Figura 9.1. J) (García *et al*., 2017). Los reportes de cartílago calcificado en el registro fósil no solo incluyen cartílago primario, sino también secundario (Bailleul *et al*., 2012, 2013). Estos últimos se han registrado en huesos craneales de dinosaurios no avianos. Por último, aunque no tan numerosos como los dientes, espinas y escamas, existen reportes de elementos cartilaginosos mineralizados de elasmobranquios, principalmente centros vertebrales (Cabrera *et al*., 2012; Newbrey *et al*., 2015). Dado que estos pueden preservar marcas de crecimiento depositadas de forma anual en los individuos, dichos elementos han sido empleados para realizar estimaciones de edad en individuos (Shimada, 1997).

Hueso

El hueso, al igual que el cartílago, es una forma especializada de tejido conectivo compuesto por células, fibras y una sustancia fundamental (Fawcett, 1998; Geneser, 2003). No obstante, a diferencia de otros tejidos conectivos, en el hueso los componentes extracelulares se encuentran calcificados, convirtiéndolo en un material duro. La sustancia intersticial ósea está compuesta por una matriz inorgánica, la cual representa un 35% de la misma, y sales inorgánicas que comprenden el 65% de su peso seco (Fawcett, 1998). La matriz orgánica está integrada por fibras de colágeno incluidas en una sustancia fundamental rica en proteoglucanos. El mineral que compone la fracción inorgánica es un tipo de fosfato carbonado de calcio (Ca10(PO4CO3)6OH2) similar a la hidroxiapatita y comúnmente denominada bioapatita (Chinsamy Turan, 2005). En los huesos que crecen activamente se conocen cuatro tipos de células: células osteoprogenitoras, osteoblastos, osteocitos y osteoclastos (Figura 9.2. A). Los tres primeros tipos se corresponden con distintos estadios funcionales de un mismo tipo celular (Fawcett, 1998). Las células osteoprogenitoras se encuentran en casi todas las superficies libres del hueso. Los osteoblastos son las células formadoras de hueso que quedan encerradas dentro de sus propias secreciones, convirtiéndose en osteocitos. Estas, a diferencia de los condrocitos, se encuentran comunicadas entre sí y con

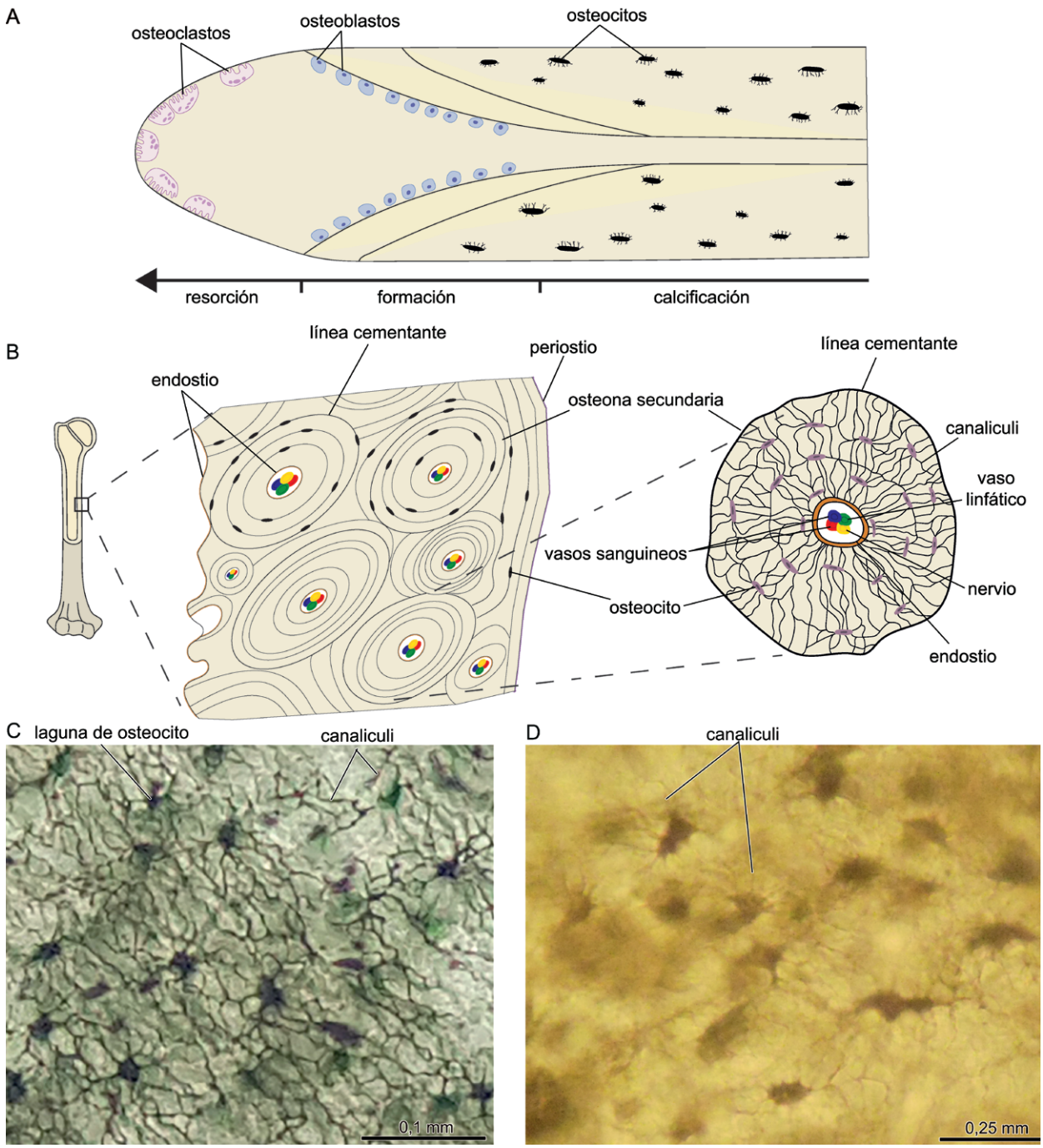


Figura 9.2. Tejido óseo. **A,** Dibujo esquemático que muestra las células asociadas al hueso, ejemplificando el proceso básico de remodelación ósea. El esquema representa una osteona secundaria en formación, la cual ha sido longitudinalmente seccionada. **B,** Diagrama de hueso compacto mostrando las principales estructuras del tejido óseo y un detalle de una osteona secundaria. **C, D,** Lagunas de osteocitos y canaliculi. **C,** Sección transversal de fíbula de tortuga actual. **D,** Sección transversal de placa costal de tortuga fósil. **C,D,** Luz normal.

las células superficiales mediante procesos citoplasmáticos que cruzan pequeños conductillos denominados canaliculi o canalículos (Figura 9.2. B-D) (Cormack, 1988; Banks, 1996). Cada osteocito está contenido dentro de una cavidad denominada laguna (*lacuna* u osteplasto). La superficie externa del hueso se encuentra rodeada por una capa de tejido

conectivo denso, denominado periostio (Figura 9.2 B). Asimismo, tanto el interior de los canales vasculares que irrigan el tejido óseo como la superficie de los espacios medulares internos están igualmente recubiertos por un endostio (Figura 9.2. B). A diferencia del cartílago, y dada la escasa capacidad de expansión del tejido, el hueso sólo crece por aposición (Cormack, 1988; Banks, 1996). Otra importante diferencia que distingue al tejido óseo del cartílago es su metabolismo altamente aeróbico (Hall, 2005). En general, sus funciones son mecánicas y metabólicas (Fawcett, 1998).

Osificación: El endurecimiento del tejido óseo se produce por un proceso de mineralización de la matriz extracelular. De los numerosos procesos de mineralización que se conocen en la naturaleza, la calcificación es posiblemente el más común de ellos (Hall, 2005). En este caso, la mineralización involucra carbonatos de calcio. La osificación es un tipo de calcificación particular, presente en vertebrados, donde matrices conformadas de fibras colágenas y glúcidos se mineralizan mediante la depositación de bioapatita (Geneser, 2003). Normalmente, el proceso de osificación se divide en dos fases. En la primera se produce la síntesis de una matriz a partir de células específicas (osteoblastos). Posteriormente, en la segunda fase, esta matriz primigenia (osteoide) es mineralizada de acuerdo a la disposición de las fibras colágenas. La osificación no es un proceso que se lleve a cabo de una única forma, sino que existen distintas variantes que permiten su clasificación (Hall, 2005).

- Osificación pericondral: el hueso comienza su formación contactando directamente con un elemento cartilaginoso preformado (Hall, 2005). Las células del pericondrio que rodea al cartílago adquieren propiedades osteogénicas, y el pericondrio se convierte en un periostio funcional que comienza a producir hueso. La osificación pericondral es típica de las diáfisis de huesos apendiculares cuando estos comienzan a mineralizarse, dando origen al denominado "manguito subperióstico" (Figura 9.3. A).
- Osificación endocondral: es el nombre que recibe la sustitución de un elemento cartilaginoso preformado, a partir de la destrucción parcial del mismo y la subsiguiente depositación de hueso (Geneser, 2003). En primer término, la actividad de los condroclastos produce la erosión interna de un molde de cartílago, el cual ya ha sufrido la hipertrofia de los condrocitos y la calcificación de su matriz. La erosión condroclástica deja como resultado una estructura de aspecto esponjoso, con numerosas trabéculas de cartílago calcificado. Estas trabéculas sirven como sustrato para grupos de células (osteoblastos) que se asientan y comienzan a depositar hueso (Figura 9.3. A). El tejido formado por este tipo de osificación es claramente distinguible durante los primeros estadios ontogenéticos, dado que las trabéculas que quedan como resultado del mismo se componen tanto de cartílago calcificado como de tejido óseo. La osificación endocondral juega un rol muy importante durante el proceso de crecimiento en largo de los elementos óseos (Geneser, 2003).
- Osificación intramembranosa: también denominado osificación de membrana o dérmica, este proceso involucra la formación de hueso directamente a partir de células del mesénquima, sin la intervención de un molde de cartílago (Geneser, 2003). Las células del mesénquima se condensan en puntos específicos y comienzan

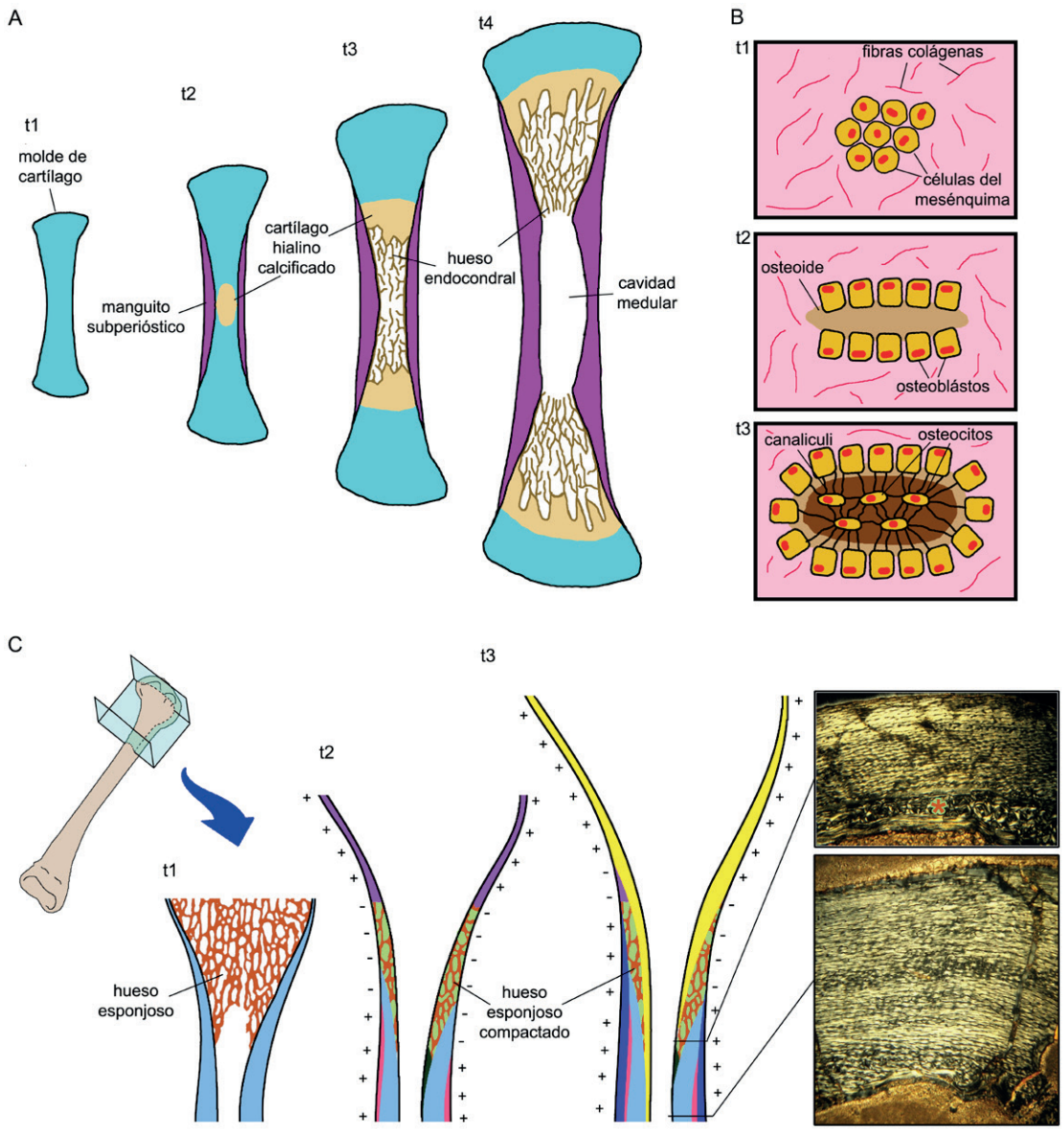


Figura 9.3. Osificación y modelación ósea. **A,** Osificación pericondral y endocondral. La imagen ilustra una sección longitudinal completa de un hueso apendicular genérico en cuatro momentos de su formación (t1-t4). En un estadio temprano (t1), el elemento se encuentra íntegramente formado por cartílago. En t2, el pericondrio de éste cartílago adquiere propiedades osteogénicas, comenzando formar el "manguito subperióstico". A su vez, el tejido cartilaginoso original comienza internamente a calcificarse. El cartílago calcificado es gradualmente reabsorbido y reemplazado en parte por nuevo tejido óseo (t3). Mientras que el crecimiento en grosor del elemento ocurre mayormente por nueva depositación de tejido óseo por parte del periostio, la osificación endocondral facilita el crecimiento en largo de la estructura. **B,** Osificación intramembranosa. La imagen representa de forma simplificada tres de las etapas principales (ti-t3) de este proceso. La etapa inicial (t1) comprende la agregación de células del mesénquima en un sitio determinado. Estas células se diferencian en osteoblastos en una etapa más avanzada (t2), los cuales comienzan a formar tejido óseo produciendo una matriz orgánica denominada osteoide. Dicho osteoide se mineraliza en una etapa posterior (t3), en la cual los osteoblastos quedan encerrados dentro de lagunas, diferenciándose en osteocitos. **C,** Modelación ósea. La imagen ilustra una sección longitudinal incompleta de un hueso apendicular genérico en tres momentos de su formación (t1-t3). Por simplificación, no se ilustra el hueso esponjoso formado en t2 y t3. El proceso de modelación involucra tanto la reabsorción (-) como la formación (+) de tejido óseo. Parte del tejido esponjoso puede compactarse durante este proceso. Los restos de tejido esponjoso compactado suelen preservarse en las metáfisis, tal como se ilustra en la imagen de la derecha (asterisco).

a producir la matriz orgánica (osteoide) donde se llevará a cabo la mineralización (Figura 9.3 B).

- Osificación metaplásica: cuando la mineralización se lleva a cabo en un tejido completamente diferenciado y sin la intervención de osteoblastos, se habla de una osificación metaplásica (Haines y Mohuidin, 1968; Buffrénil y Zylberberg, 2021). A diferencia de las formas de osificación previamente mencionadas, en este proceso no existe multiplicación o hipertrofia de células. Ejemplos de mineralización metaplásica pueden encontrarse en la formación de osteodermos en reptiles y anfibios (Moss, 1969; Ruibal y Shoemaker, 1984; Levrat Calviac y Zylberberg, 1986), así como en tendones osificados de aves (Abdalla, 1979; Landis y Silver, 2002; Organ y Adams, 2005). La calcificación del cartílago hialino ha sido también considerada por algunos autores como un tipo de osificación metaplásica (Horner *et al*., 2016)

Además de los principales procesos de osificación arriba mencionados, es común encontrar en la bibliografía referencias a las denominadas osificación periosteal y endosteal (Hall, 2005). Estos términos refieren a la actividad osteogénica de las capas que recubren la superficie externa (periostio) e interna (endostio) del hueso. La osificación periosteal que da origen al tejido óseo periosteal, se caracteriza por una osteogénesis centrífuga del hueso. Por el contrario, la osificación endosteal ocurre de manera centrípeta ya sea dentro de un canal vascular, de un espacio intertrabecular o perimedular (es decir, alrededor de la cavidad medular del elemento). El hueso endosteal se forma comúnmente luego de la reabsorción de un tejido óseo preexistente, dejando como marca característica una línea cementante o línea de cemento en el borde señalando el comienzo de la osificación endosteal.

Un concepto muy importante vinculado al origen del tejido óseo corresponde al del hueso *primario* y *secundario*. El hueso primario es aquel que se origina en un sitio en el cual previamente no existía tejido óseo, es decir, es el primer tejido óseo formado en una región determinada del organismo. Por el contrario, el hueso secundario se forma tras la resorción de tejido óseo preexistente, el cual a su vez puede ser tanto primario como secundario (Banks, 1996).

Modelación y remodelación ósea: Los tejidos óseos responden a una serie de necesidades metabólicas y mecánicas, las cuales se modifican durante la vida del individuo, tanto durante el crecimiento como después de que éste ha finalizado. De esta forma, se generan importantes cambios en la histología ósea durante la ontogenia de los individuos. Dichos cambios se originan principalmente a partir de procesos que involucran tanto la formación (es decir, osteogénesis) como la reabsorción de tejidos óseos y que se diferencian en remodelación y modelación ósea (Martin *et al*., 2015). La remodelación ósea es el proceso por el cual se reemplaza el tejido óseo existente por uno nuevo. Tiene origen temprano en la ontogenia y se produce durante la totalidad de la misma (Geneser, 2003). Durante este proceso, el tejido óseo es reabsorbido mediante actividad osteoclástica y depositado por osteoblastos (Figura 9.2 A). La reabsorción de hueso preexistente y la depositación de nuevo tejido óseo se encuentran acopladas, por lo que la cantidad de hueso es, aproximadamente, siempre la misma (Buffrénil y Quilhac, 2021b). Por su parte, la modelación ósea involucra la adquisición y transformación de

todo el elemento óseo (el hueso cómo órgano, no como tejido), lo cual permite mantener la forma del mismo durante el crecimiento (Figura 9.3. C). El proceso se efectúa desde el comienzo de la ontogenia hasta alcanzar el tamaño adulto del individuo. Los mecanismos involucrados en la modelación incluyen la reabsorción de tejido óseo preexistente, la generación de tejido nuevo y cambios locales en las tasas de depositación ósea (Buffrénil y Quilhac, 2021a, 2021b). A diferencia de la remodelación, durante la modelación los procesos de resorción y formación de tejido óseo no se encuentran acoplados, existiendo además un predominio en cuanto a la formación de hueso. Durante la modelación tiene lugar el desplazamiento de las distintas partes del hueso, denominado comúnmente "drift" (deriva) (Buffrénil y Quilhac, 2021a).

Clasificación de tejidos óseos: El tejido óseo se define y clasifica según las estructuras que lo componen y los procesos que intervienen en su origen y desarrollo (Francillon Vieillot *et al*., 1990, Ricqlès *et al*., 1991, Buffrénil y Quilhac, 2021a). Existen dos tipos principales de clasificaciones de los tejidos óseos, una enfocada en la microanatomía y la segunda en la histología de los tejidos. Mientras que la microanatomía considera aquellos caracteres que pueden ser analizados a simple vista o empleando pocas magnificaciones (Figura 9.4), la segunda tiene en cuenta estructuras observables a un nivel microscópico (Buffrénil *et al*., 2021). Considerando estrictamente las características histológicas de los tejidos óseos, estos pueden clasificarse según: 1- la organización espacial de las fibras colágenas de su matriz, 2- el tipo, grado y patrón de vascularización y 3- aspectos de su ontogenia (marcas de crecimiento).

Microanatomía

Una de las clasificaciones básicas de tejido óseo hace referencia a la arquitectura del mismo en función a su grado de porosidad (Buffrénil *et al*., 2021). Este tipo de clasificación, que podemos denominar microanatómica, considera dos tipos básicos de tejido óseo, el compacto y el esponjoso (*compacta* y *spongiosa*) (Figura 9.4. A). Por definición, puede decirse que el hueso es compacto si el volumen de tejido óseo es mayor que el ocupado por los poros, y es esponjoso si se presenta la situación inversa (Figura 9. 4. B,C). Existen casos relacionados, por ejemplo, a la neumatización de elementos óseos, donde la porosidad interna de los elementos óseos es extrema, por lo que se han propuesto términos específicos para describirla (p. ej., tejido camelado) (Wedel *et al*., 2000). Cabe recalcar que el concepto de hueso esponjoso-compacto no hace referencia a estructuras histológicas en particular ni a un determinado origen ontogenético. El hueso esponjoso se compone por un retículo tridimensional de espículas óseas ramificadas (trabéculas) que delimitan un sistema laberíntico de espacios intercomunicados (Fawcett, 1998). Las cavidades internas del tejido esponjoso pueden denominarse espacios intertrabeculares, celdillas o espacios medulares (Figura 9.4. B). De acuerdo con su grado de porosidad, el hueso esponjoso ha sido históricamente clasificado, según el grado creciente de porosidad como: finamente esponjoso (*fine cancellous*), fuertemente esponjoso (*coarse cancellous*) y trabecular (Francillon Vieillot *et al*., 1990). Estrictamente, el hueso trabecular ha sido definido como un tipo de hueso esponjoso en el cual las trabéculas exhiben una disposición tridimensional precisa, la cual refleja las fuerzas mecánicas que actúan sobre el elemento óseo. No obstante, en general el hue-

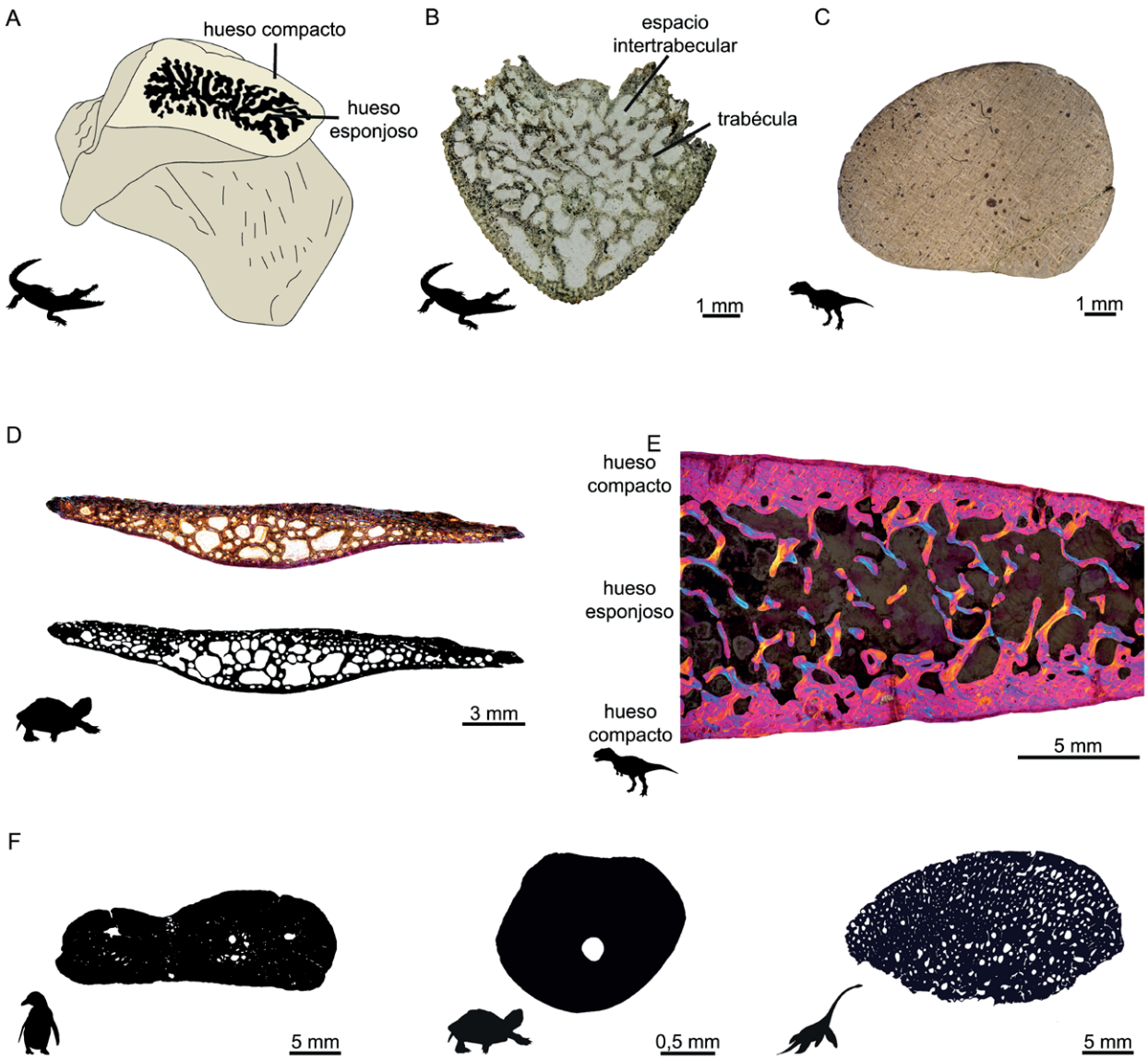


Figura 9.4. Microanatomía ósea. **A,** Sección de un hueso largo de caimán actual figurando la disposición y estructura del hueso compacto y esponjoso. Tomado de Buffrénil et al. (2021b). **B,** Hueso esponjoso presente en el cuerpo vertebral de un caimán juvenil actual. **C,** Hueso compacto presente en gastralia de un dinosaurio terópodo. **D,** Secciones de placas de tortuga fósil donde se aprecia claramente la estructura diploe interna. Mientras que la imagen de porción superior corresponde a una foto tomada bajo luz polarizada utilizando un filtro lambda, la de la porción inferior representa la misma muestra pero solo se muestra en negro las áreas ocupadas estrictamente por tejido óseo. **E,** Detalle de estructura diploe en hueso plano de dinosaurio terópodo. **F,** Microanatomía de huesos apendiculares de distintos grupos de tetrápodos, incluyendo tarsometatarso de pingüino fósil (izquierda), fíbula de tortuga actual (centro) y húmero de plesiosaurio (derecha). Todas las imágenes corresponden a secciones transversales.

so fuertemente esponjoso y el trabecular son considerados como sinónimos. Un término comúnmente empleado pero cuyo significado no es estrictamente empleado de igual forma por todos los autores corresponde al de *diploe* (Figura 9.4 D,E). Si bien en textos clásicos de zoología y paleohistología el mismo refiere a una estructura trilaminar encon-

trada en huesos planos y formando una capa de hueso esponjoso encerrada por dos capas de tejido compacto, los textos de anatomía humana restringen el término sólo a la capa interna de tejido esponjoso de estos elementos (Buffrénil *et al*., 2021).

El hueso esponjoso puede ser también clasificado de acuerdo con su histogénesis en hueso esponjoso primario y secundario. El hueso esponjoso primario, como su nombre lo indica, es aquél que se forma *de novo* en una región en la que, hasta ese momento, carecía de tejido óseo (Francillon Vieillot *et al*., 1990). Un ejemplo es el hueso esponjoso que se forma por debajo de las caras articulares de las epífisis de los huesos en pleno crecimiento. El hueso esponjoso secundario se forma tras la remoción de tejido óseo preexistente. Este es el tipo más común de tejido óseo que se encuentra en adultos (Francillon Vieillot *et al*., 1990). Durante el desarrollo, el hueso esponjoso puede transformarse en compacto y viceversa. El hueso compacto formado a partir de tejido esponjoso se denomina hueso esponjoso compactado (*coarse cancellous bone*). Este tipo de tejido es común en regiones de la corteza que inicialmente se correspondían con epífisis y que posteriormente pasaron a conformar parte de la diáfisis (Figura 9.3 C).

Los términos cortical y medular hacen referencia a aspectos topográficos de la arquitectura ósea (Buffrénil *et al*., 2021). El hueso cortical refiere a la parte más periférica de un elemento óseo en sección, mientras que el hueso medular es el que se encuentra en la porción más profunda o central de dicho elemento. Aunque es muy común que las regiones cortical y medular de un elemento óseo determinado estén conformadas por tejido compacto y esponjoso respectivamente, no debe considerarse a estos términos como sinónimos ya que cortical/medular no hacen referencia a la porosidad u otro carácter histológico del tejido (Buffrénil *et al*., 2021). Por ejemplo, es posible hacer referencia a un sector cortical de un elemento que está formado íntegramente por hueso esponjoso. Asimismo, existen casos donde la región medular de un elemento óseo formada por hueso compacto (Figura 9.4 C, F). Cabe señalar que el término hueso medular hace referencia a un tejido especializado que se forma en muchas especies de aves y el cual tiene como función la de una rápida obtención de calcio para la producción de huevos (Taylor y Moore, 1953).

Histología

***Tipos de matrices*:** Considerando la organización fibrilar de la matriz ósea, tal como se mencionó previamente, las fibras colágenas son el principal constituyente de la fase orgánica de la matriz del tejido óseo (Geneser, 2003). Su disposición espacial condiciona la organización de los cristales de bioapatita depositados durante la mineralización. Estas fibras se organizan de manera agrupada, formando empaquetamientos de distinto grosor. Dependiendo de la orientación de dichos empaquetamientos, las matrices pueden ser clasificadas en tres categorías básicas: entretejida, lamelar y pseudolamelar (Figura 9.5) (Francillon Vieillot *et al*., 1990; Currey, 2002).

La "matriz ósea entretejida" (*woven fibered bone matrix*), consiste en empaquetamientos de fibras distribuidos de manera desordenada (Geneser, 2003). Este tipo de matriz contiene comúnmente osteocitos alojados en lagunas cuya distribución espacial es también desordenada (Figura 9.5 A-F). Las lagunas contienen osteocitos estrellados y conectados por numerosos canaliculi (Francillon Vieillot *et al*., 1990). La matriz entretejida es monorrefringente cuando se la examina bajo luz

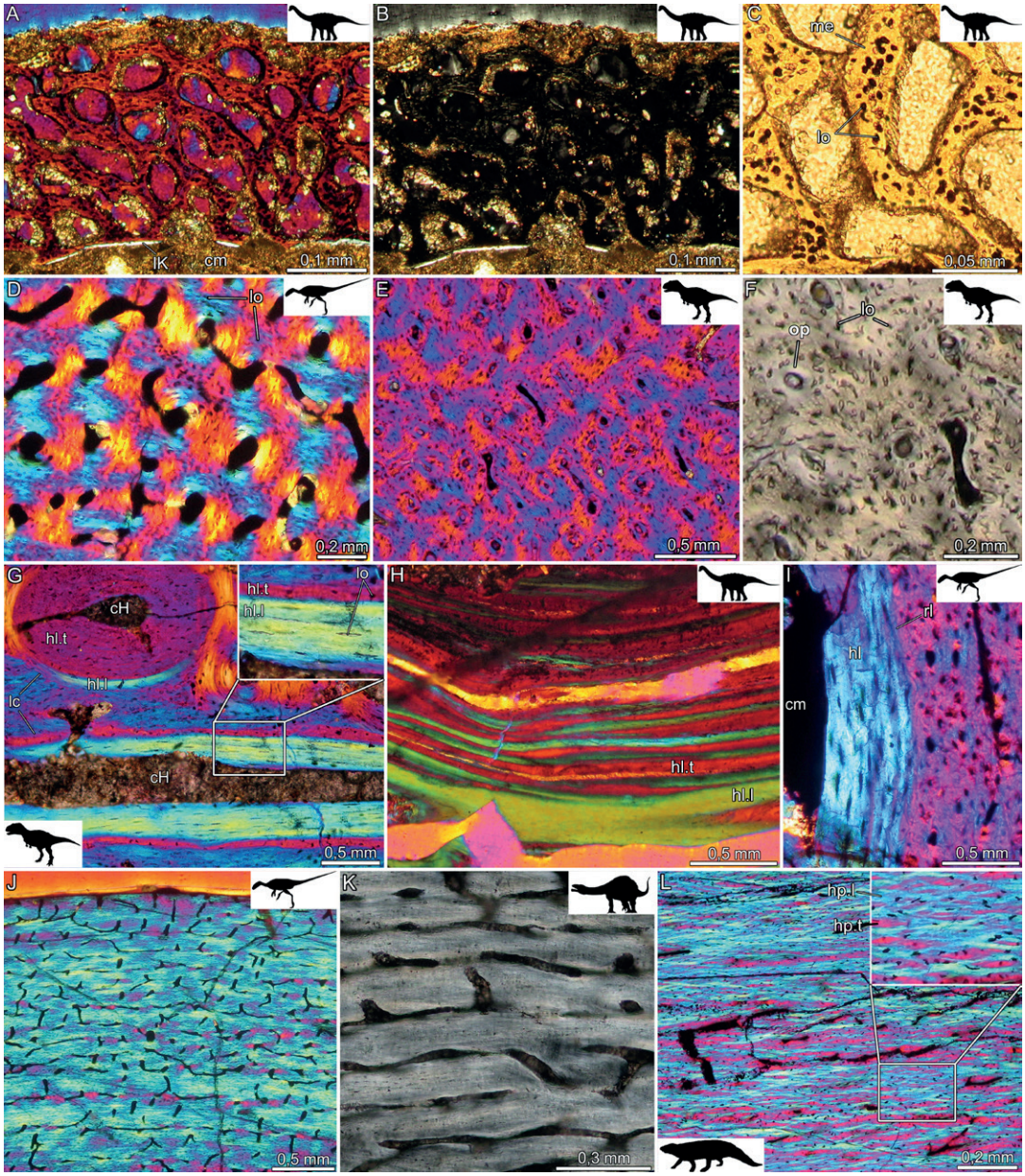


Figura 9.5. Fibras intrínsecas y extrínsecas de las matrices óseas. **A-F,** Matriz entretejida. Las imágenes muestran: vista general (A, B) y el detalle (C) de un hueso apendicular perteneciente a un embrión de dinosaurio saurópodo; hueso apendicular de un dinosaurio ornitópodo (D); vista general (E) y detalle (F) de un hueso apendicular de dinosaurio terópodo. Los canales vasculares están revestidos por una delgada capa de tejido lamelar, formando osteonas primarias. **G-I,** Matriz lamelar. **G**. Corte de una vértebra de dinosaurio terópodo mostrando osteonas secundarias seccionadas de forma transversal y longitudinal. Note que, mientras que la orientación de las fibras en la primer capa de tejido formada en la osteona (es decir la capa adyacente a la línea de cemento) es concéntrica al canal de Havers, en el resto es paralela al mismo. **H,** Interior de una vértebra de dinosaurio saurópodo. La orientación de fibras colágenas en este caso varía entre capas sucesivas. **I,** Tejido lamelar formando la capa circunferencial interna de un hueso apendicular de un dinosaurio ornitisquio. Esta capa se encuentra adyacente a la cavidad medular y las fibras colágenas son concéntricas a la misma. **J-L,** Matriz pseudolamelar. **G,** Hueso apendicular de dinosaurio ornitópodo. Hueso apendicular de dinosaurio saurópodo. **I,** Matriz pseudolamelar cruzada en osteodermo de pseudosuquio fósil. A excepción de G, todas las imágenes corresponden a secciones transversales. **A, D, E, G-J, L,** Luz polarizada con filtro lambda. **B, K,** luz polarizada. **C, F,** Luz normal. Abreviaturas: **cH**: canal de Havers; **lc**: línea de cemento; **cm**: cavidad medular; **hl**: hueso lamelar; **hl.l**: fibras del hueso lamelar seccionadas de forma longitudinal; **hl.t**: fibras de hueso lamelar seccionadas de forma transversal; **hp.l**: hueso pseudolamelar (fibras seccionadas longitudinalmente); **hp.t**: hueso pseudolamelar (fibras seccionadas transversalmente); **me**: matriz extracelular: **IK**: línea de Kastchenko; **lo**: laguna de osteocito; **op**: osteonas primarias.

polarizada a bajas magnificaciones (entre 40x y 100x). Dicha propiedad es independiente del plano de sección del tejido, por lo que se considera que este tipo de matriz es isótropa. En sentido biológico, el hueso entretejido está asociado a crecimientos relativamente rápidos, de entre 5 mμ/día hasta tasas superiores a los 50 mμ/día (Ricqlès *et al*., 1991). Este tipo de tejido se encuentra comúnmente conformando la matriz ósea de los huesos de embriones, en los callos recién formados luego de una fractura y en el denominado hueso alveolar de las inserciones dentarias de tipo tecodonte (Currey, 2002). Es posible reconocer dos tipos básicos de matrices entretejidas, diferenciadas principalmente en el grosor de los empaquetamientos fibrosos que la componen (Reid, 1996). Por otro lado, las matrices entretejidas también se encuentran conformando un sistema más complejo de hueso compacto primario denominado fibrolamelar (Figura 9.5. E,F) (Ricqlès, 1980).

En el caso de la matriz ósea lamelar (*lamellar bone* o laminillar según algunos textos), ésta presenta el nivel más alto de organización espacial que puede encontrarse en una matriz ósea (Figura 9.5. G-I) (Francillon Vieillot *et al*., 1990; Currey, 2002). Su estructura consiste de numerosas capas de fibras o lamelas altamente organizadas. En cada lamela, las fibras colágenas se encuentran íntimamente asociadas y orientadas de forma paralela. La dirección de las fibras, no obstante, puede variar entre lamelas sucesivas, un rasgo que le otorga a esta matriz sus propiedades ópticas características. En este sentido, la matriz lamelar es anisótropa y cada lamela puede ser mono o birrefringente según la orientación del corte respecto a las fibras. Dependiendo del ángulo de orientación entre las fibras de lamelas sucesivas, la matriz lamelar puede ser clasificada como ortogonal (ángulo de 90°) u oblicua (ángulos distintos de 90°). Cada lamela puede contener lagunas de osteocitos, cuya forma típica es la de un esferoide aplanado ovalado, con un diámetro ecuatorial hasta cinco veces mayor que el eje polar (Currey, 2002). Con respecto a su tasa de formación, se ha establecido que la matriz lamelar es la más lenta en depositarse, con tasas inferiores a 0,04 μm/día (Ricqlès *et al*., 1991). Asimismo, su grado de mineralización es inferior al de la matriz entretejida. Esta matriz puede encontrarse en casi todos los tipos de elementos óseos, conformando la estructura principal del hueso compacto (como sucede en diversos anfibios y reptiles) o bien revistiendo cavidades internas (canales vasculares, cavidades y espacios medulares).

Por último, la matriz pseudolamelar (*parallel fibered bone*) posee una gran cantidad de fibras colágenas íntimamente asociadas, las cuales se orientan mayormente en el mismo sentido y en forma paralela (Figura 9.5. J,K) (Francillon Vieillot *et al*., 1990; Currey, 2002). Tanto las células como las lagunas que las contienen son comprimidas y normalmente están distribuidas de forma aleatoria. La matriz pseudolamelar es anisótropa, por lo cual, dependiendo del plano de corte respecto a la orientación de las fibras, la misma se observará mono o birrefringente bajo luz polarizada. Su tasa de mineralización suele ser inferior a la del hueso entretejido, habiéndose tabulado tasas que fluctúan entre los 0,1 y 0,5 μm/día (Ricqlès *et al*., 1991). Recientemente se ha propuesto una subcategoría dentro del tejido pseudolamelar, denominada tejido pseudolamelar cruzado, en cual las fibras se orientan no en una sino en dos direcciones principales (Figura 9.5. L) (Cerda *et al*., 2018).

Tal como sucede comúnmente en las clasificaciones de los sistemas biológicos, existen ejemplos de matrices óseas que presentan propiedades intermedias entre los tres

principales tipos de matrices (Reid, 1996; Buffrénil y Quilhac, 2021a). Es importante notar que muchos de estos tipos de tejidos intermedios se encuentran precisamente en regiones donde se produce una transición entre los tipos principales de matrices.

Además de las transiciones más bien continuas que pueden ocurrir en cuanto a la organización fibrilar de un tejido primario, cabe destacar la existencia de un tipo de tejido óseo que se define por la combinación en su estructura de distintos tipos de matrices. Dicho tejido, denominado fibrolamelar, está compuesto por una matriz de hueso entretejido (Francillon Vieillot *et al*., 1990; Ricqlès *et al*., 1991). En ella, las cavidades internas que alojan a los vasos del sistema circulatorio y nervios (es decir, canales vasculares) se encuentran revestidas internamente por tejido lamelar o pseudolamelar, conformando las denominadas osteonas primarias (Figura 9.5. E,F). Al comienzo de su osteogénesis, el tejido fibrolamelar presenta un aspecto finamente esponjoso, compactándose posteriormente con la formación de los osteonas primarias (Ricqlès, 1980; Reid, 1996). En vertebrados actuales, el hueso fibrolamelar aparece en mamíferos y aves, aunque también se han reportado casos de su presencia en reptiles (Chinsamy y Dodson, 1995; Reid, 1996; Locke, 2004; Turvey *et al*., 2005; Tumarkin Deratzian, 2007). En grupos fósiles, el tejido fibrolamelar se encuentra ampliamente distribuido en reptiles sauropterigios, ictiosaurios, arcosaurios ornitodiros y terápsidos (Chinsamy Turan, 2005). Cabe señalar que recientemente se ha propuesto el reemplazo del término fibrolamelar por el de "complejo entretejido-paralelo" (*woven paralel complex*) (Stein Prondvai, 2014).

Fibras de Sharpey: Además de las tres principales categorías de matrices óseas establecidas por Francillon Vieillot *et al*. (1990) en función de su organización fibrilar, estos mismos autores mencionan y definen otras estructuras fibrilares presentes usualmente en las matrices óseas. Dichas estructuras, denominadas fibras extrínsecas o fibras de Sharpey, son estructuras fibrilares de inserción de tejidos blandos, tales como músculos, tendones, ligamentos o dermis (Currey, 2002; Buffrénil y Quilhac, 2021a). Microscópicamente se distinguen como paquetes de fibras colágenas fuertemente asociadas entre sí, insertadas de forma perpendicular u oblicua a la superficie externa del hueso a la cual se encuentran ancladas (Figura 9.6). Las fibras de Sharpey se encuentran mineralizadas, y esta mineralización puede extenderse más allá de los límites superficiales del hueso (Currey, 2002).

Vascularización: Los canales vasculares son conductos que albergan no solo vasos del sistema circulatorio (venas, arterias y vasos linfáticos), sino también otros tejidos tales como nervios (Figura 9.2. B) (Starck y Chinsamy, 2002). Junto con la organización fibrilar de las matrices, el criterio que toma en cuenta los distintos tipos de vascularización es uno de los más utilizados para las descripciones histológicas (Francillon Vieillot *et al*., 1990). Asimismo, los parámetros tenidos en cuenta en esta clasificación tienen un importante valor a la hora de efectuar interpretaciones biológicas. La primera y más básica de las clasificaciones hace referencia a la presencia o ausencia de canales vasculares (tejido óseo vascular y tejido óseo avascular) (Figura 9.7. A-M). Los canales vasculares pueden ser clasificados según su origen, estructura y orientación espacial.

Teniendo en cuenta su origen, los canales vasculares pueden ser primarios o secundarios (Figura 9.7. B-C) (Francillon Vieillot *et al*., 1990). En el caso de los canales prima-

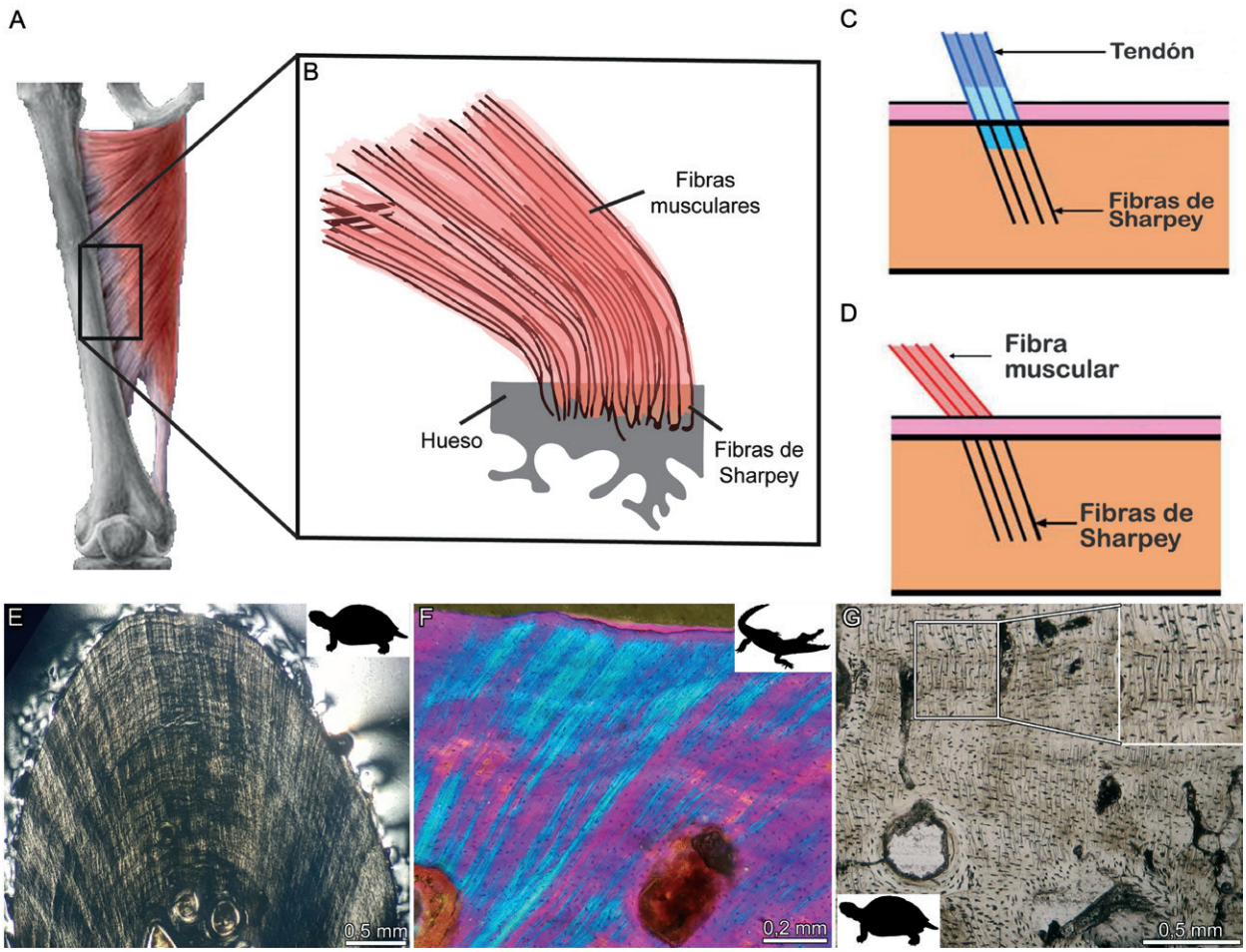


Figura 9.6. Fibras de Sharpey. **A, B,** Dibujo donde se representa la unión muscular y tendinosa a los huesos largos (A) y representación del anclaje de las fibras musculares, las cuales se mineralizan y conforman las fibras de Sharpey (B) (adaptado de https://www.kenhub.com). **C, D,** Ilustración esquemática mostrando las principales diferencias entre una unión muscular fibrocartilaginosa (C) y una muscular directa (D) (modificado de Sanchez *et al.,* 2013). **E-G,** Fibras de Sharpey en huesos apendiculares de tortuga actual (E) y cocodrilo actual (F) y en placa costal de tortuga fósil (G). Todas las fotos corresponden a secciones transversales y han sido obtenidas bajo luz polarizada (E), luz polarizada utilizando un filtro lambda (F) y luz normal (G).

rios, estos se forman durante la mineralización inicial del tejido óseo, sin la remoción de hueso preexistente (Figura 9.7. B). Por el contrario, los canales secundarios (Figura 9.7. B), también denominados canales de Havers, surgen sólo luego de la remoción de matriz ósea por parte de los osteoclastos.

La estructura de los canales vasculares es empleada como criterio para distinguir entre canales vasculares simples y osteonas (Francillon Vieillot *et al*., 1990). En los primeros, los canales vasculares son de origen primario y sus paredes se encuentran circundadas sólo por la matriz ósea depositada durante el crecimiento por aposición de tejido (Figura 9.7. B). Por otro lado, si existe una deposición centrípeta de tejido óseo sobre la superficie interna de los canales (sean primarios o secundarios), estas estructuras se denominan formalmente osteonas, las cuales a su vez pueden ser primarias o secundarias (Figuras 9.2. B, 9.7. C) (Francillon Vieillot *et al*., 1990). Las osteonas primarias se forman a partir de canales vasculares primarios, los

cuales pueden estar o no interconectados (Figura 9.5. F). La superficie interna del canal está revestida por hueso lamelar o pseudolamelar a partir de osteoblastos diferenciados *in situ*. Las osteonas secundarias (= osteonas de Havers o sistemas haversianos) se forman tras la erosión previa de tejido óseo en un canal preexistente y la posterior depositación centrípeta de capas de hueso lamelar en el canal formado (Geneser, 2003). Todas las osteonas secundarias se encuentran delimitadas por una línea de cemento (Figuras 9.2. B y 9.5. C), la cual demarca el límite de reabsorción efectuada por los osteoclastos (Francillon Vieillot *et al*., 1990). Esta línea de cemento es la diferencia histológica principal entre los osteonas primarios y secundarios. Al espacio dejado tras la reabsorción osteoclástica se lo denomina comúnmente espacio de reabsorción o laguna de Howship (Buffrénil y Quilhac, 2021a). En el caso de que una importante porción del hueso cortical esté compuesta por osteonas secundarias, es común que dicho tejido sea referido como haversiano o haversiano denso (Figura 9.7. D). El hueso haversiano contiene osteonas de Havers de diferentes generaciones, es decir, formadas durante sucesivos episodios de remodelación. Se denomina comúnmente hueso haversiano denso al tejido compuesto por sucesivas generaciones de osteonas secundarias íntimamente asociadas, sin resto de tejido primario intersticial (Geneser, 2003). Además de los espacios de reabsorción, osteonas secundarias en distinto grado de desarrollo y restos intersticiales de osteonas secundarias (es decir, osteonas secundarias que han sido reabsorbidas casi por completo), el tejido haversiano denso presenta comúnmente un tipo de canal vascular denominado canal de Volkmann (Figura 9.7. D) (Buffrénil y Quilhac, 2021b). Cabe aclarar que el término canal de Volkmann ha sido previamente utilizado para referir a cualquier canal radial del hueso compacto o bien a todos los canales radiales primarios.

La orientación espacial de los canales vasculares primarios, ya sean simples u organizados en osteonas, exhibe un amplio rango de variación, lo cual ha permitido establecer una clasificación de los tejidos según este parámetro (Francillon Vieillot *et al*., 1990). A diferencia de otros parámetros tales como la organización de fibras colágenas de la matriz, la orientación de los canales vasculares se define con relación a la forma y geometría del elemento óseo en su totalidad (considerando el eje principal del hueso; Figura 9.7. E). Al respecto, dependiendo de si se trata de canales vasculares orientados en una o más de una dirección, existen diversas configuraciones posibles.

En el caso de que los canales estén orientados en una única dirección, los mismos pueden poseer una organización longitudinal, circunferencial (o circular), radial u oblicua (Figura 9.7. F-J) (Francillon Vieillot *et al*., 1990). En la organización longitudinal, los canales se disponen de forma paralela al eje mayor del elemento que los contiene. En este caso, la distribución de los canales puede ser homogénea o bien los canales pueden ordenarse en hileras concéntricas o radiales respecto del eje mayor del elemento (Figura 9. 7. G). Cuando los canales se orientan de forma concéntrica o perpendicular al eje principal del elemento, su organización es de tipo circunferencial o radial respectivamente.

Es común que los canales vasculares se orienten en más de una única dirección en el tejido primario. Se reconocen tres patrones principales de vascularización según el tipo y organización de los canales: laminar, plexiforme o reticular (Figura 9.7. K-M) (Francillon Vieillot *et al*., 1990). La vascularización laminar se define por la presencia de canales

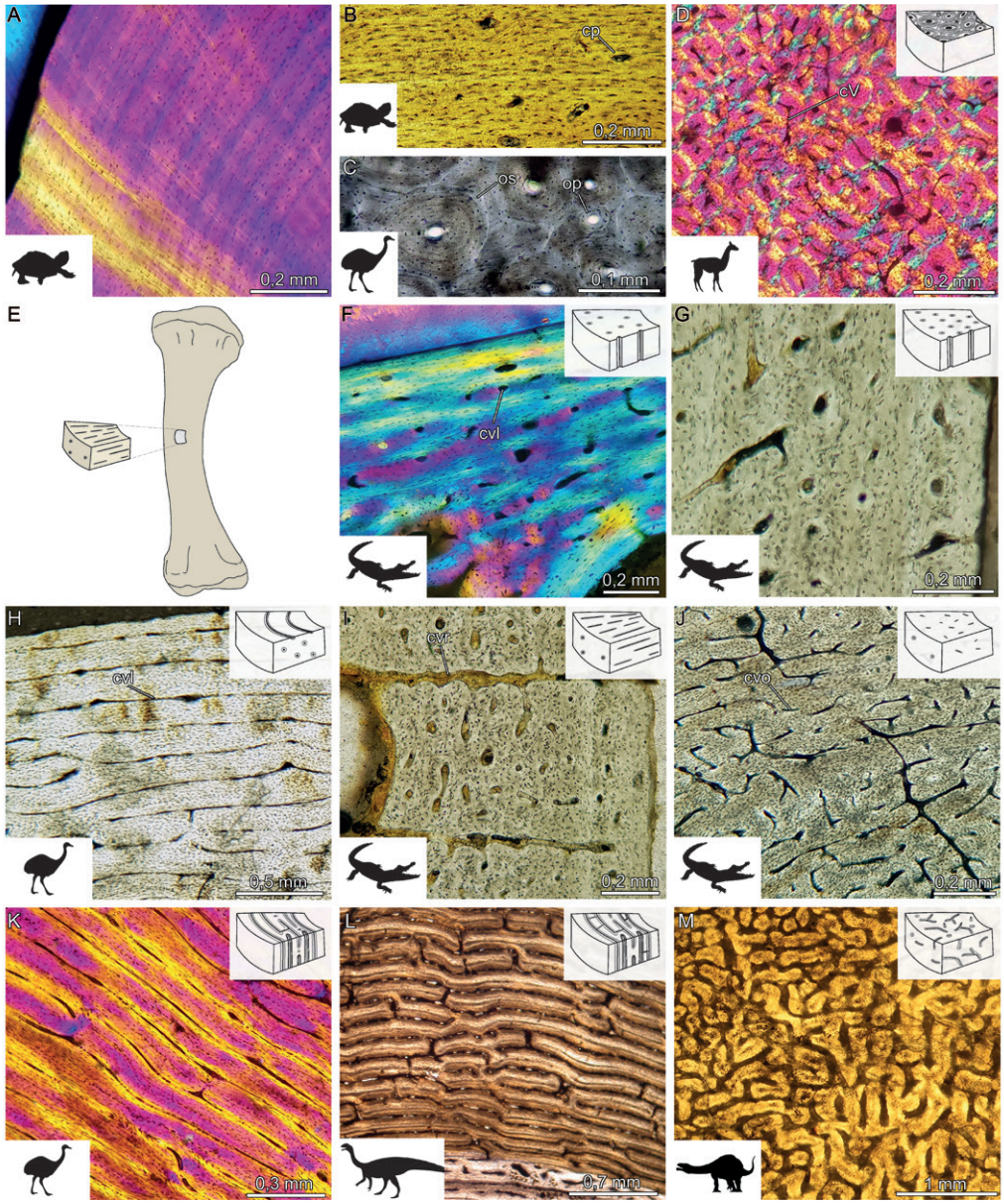


Figura 9. 7. Patrones de vascularización mostrados a partir de representaciones gráficas de la disposición de los canales vasculares respecto del eje principal de los huesos y a partir de fotografías de diferentes especies de tetrápodos. **A,** Tejido óseo avascular. Sección transversal de la diáfisis de la ulna de una tortuga actual. **B,** Canales vasculares primarios. Sección transversal de la diáfisis del húmero de una tortuga fósil. **C,** Osteonas primarias y secundarias. Sección transversal del coracoides de un ñandú actual. **D,** Tejido haversiano denso. Sección transversal de la diáfisis del metacarpiano de un camélido actual. Se observan osteonas correspondientes a diferentes generaciones, así como canales de Volkmann. **E,** Representación gráfica de la interpretación de la orientación de los canales vasculares respecto del eje principal del hueso. **F,** Canales vasculares longitudinales presentes en la metáfisis proximal de un caimán actual. **G,** Canales vasculares longitudinales organizados de forma circunferencial presentes en un cuerpo vertebral de un caimán actual. **H,** Canales vasculares circunferenciales observados en una sección transversal de la diáfisis del tibiotarso de ñandú actual. **I,** Canales vasculares radiales presentes en una sección transversal de un cuerpo vertebral de un caimán actual. **J,** Canales vasculares oblicuos presentes en una sección transversal del húmero de caimán actual. **K,** Vascularización de tipo laminar. Sección transversal de la diáfisis de un tibiotarso de ñandú actual. **L,** Vascularización de tipo plexiforme presente en una sección transversal de la diáfisis de un húmero de un dinosaurio sauropodomorfo basal. M. Vascularización de tipo reticular. Sección transversal de la diáfisis del fémur de un dinosaurio saurópodo basal. **B,G,H,L,M,** Luz normal. **C,** Luz polarizada. **A,D,K,** Luz polarizada con filtro lambda. Abreviaturas: **cp**: canal vascular primario; **cV**: canal de Volkmann; **cvc**: canal vascular circunferencial; **cvl**: canal vascular longitudinal; **cvr**: canal vascular radial; **cvo**: canal vascular oblicuo; **op**: osteona primaria; **os**: osteona secundaria.

vasculares circunferenciales y longitudinales anastomosados y organizados en capas superpuestas (láminas). En la organización plexiforme, los canales circulares y longitudinales son acompañados a su vez por canales radiales. Finalmente, la vascularización reticular presenta mayormente una trama irregular de canales vasculares, muchas veces anastomosados.

Marcas de crecimiento: El último parámetro importante que se tiene en cuenta en la caracterización histológica de los tejidos óseos corresponde al de las marcas de crecimiento (Figura 9.8.). En términos generales, se llama marca de crecimiento a estructuras histológicas producidas como consecuencia de una variación en la tasa de osteogénesis (Castanet *et al*., 1993; Woodward *et al*., 2013). Las marcas de crecimiento exhiben por lo general una periodicidad concordante con el ritmo de crecimiento del animal. De esta forma, estas marcas pueden aparecer como capas sucesivas, produciendo un patrón estratificado en la superficie o dentro de los elementos que las contienen. La formación de estas marcas está vinculada a los ritmos biológicos de los individuos (relojes biológicos, procesos intrínsecos), los cuales, en algunos casos, están sincronizados y reforzados por la estacionalidad ambiental (procesos extrínsecos; p.ej., Mattox, 1935; Patnaik y Behera, 1981; Roberts *et al*., 1988; Zug, 1991; Guarino *et al*., 1998; Paul *et al*., 2008). Por lo tanto, se evidencian en vertebrados tanto ectotermos como endotermos (p.ej., Peabody, 1961; Hemelaar y Van Gelder, 1980; Klevezal, 1996; Castanet *et al*., 2004; Köhler *et al*., 2012). Las marcas de crecimiento han demostrado ser de gran utilidad para estudiar la dinámica del desarrollo de los vertebrados, permitiendo determinar edad y tasas de crecimiento (Castanet *et al*., 1993). Los tipos más comunes de marcas de crecimiento corresponden a las denominadas líneas de crecimiento detenido y a los annuli (Figura 9.8. A-C), ambos denominados en general como marcas cíclicas de crecimiento (Woodward *et al*., 2013).

Las líneas de crecimiento detenido (Figura 9.8 A,B) (*lines of arrested growth*, *LAGs* o *rest lines*) se corresponden con una cesación temporal pero completa de la osteogénesis (Castanet *et al*., 1993; Woodward *et al*., 2013). Dada la naturaleza de su formación, las líneas de crecimiento detenido se distribuyen generalmente de una manera concéntrica al eje mayor del elemento óseo. Diversos estudios han soportado la naturaleza estacional de estas estructuras, las cuales se forman durante las épocas del año desfavorables (Castanet *et al*., 1993). Las líneas de crecimiento detenido se encuentran ampliamente distribuidas en los vertebrados (Chinsamy Turan, 2005; Castanet, 2006; Sander y Andrássy, 2006; Köhler y Moyà Solà, 2009). No debe confundirse a las líneas de crecimiento detenido con las denominadas líneas de reversión (*reversal lines*) otro tipo de líneas cementantes que pueden encontrarse en el tejido cortical (Buffrénil y Quilhac, 2021b). Las líneas de reversión (Figura 9.8. D) corresponden al límite de la actividad de reabsorción llevada a cabo por los osteoclastos durante el crecimiento del elemento óseo y que reflejan el proceso de modelación del mismo. Un rasgo importante que permite diferenciar estas marcas de las verdaderas líneas de crecimiento detenido es el carácter reabsortivo de las mismas, las cuales generan interrupciones abruptas de otras estructuras histológicas (por ejemplo, osteonas de Havers). Asimismo, a diferencia de las líneas de crecimiento detenido, las líneas de reversión no tienen una distribución concéntrica alrededor del eje mayor del elemento, sino que se encuentran restringidas en algún sector de la corteza.

Los annuli (Figura 9.8. C), por su parte, re-

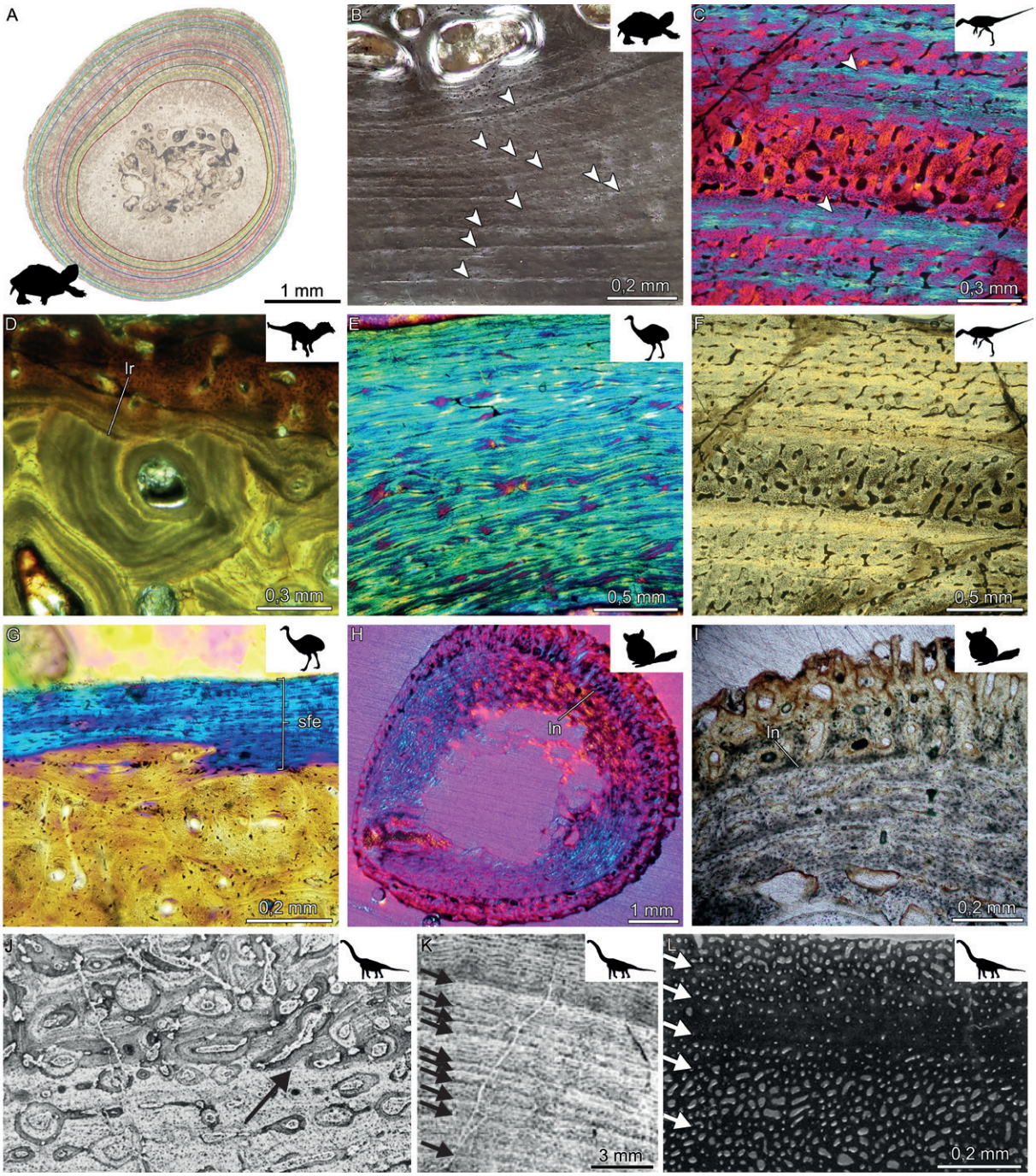


Figura 9.8. Marcas de crecimiento. **A,** Líneas de crecimiento detenido evidenciadas y dibujadas sobre una sección transversal de la diáfisis del húmero de una tortuga actual. Los colores de cada línea son ilustrativos. **B,** Líneas de crecimiento detenido (puntas de flecha) presentes en la escápula de una tortuga actual. **C,** Annuli (puntas de flecha) presentes en la diáfisis del fémur de un dinosaurio ornitópodo. **D,** Línea de reversión presente en una vértebra de un dinosaurio saurópodo. **E,** Crecimiento de tipo azonal presente en el fémur de un ñandú fósil. **F,** Crecimiento de tipo zonal observado en la diáfisis del fémur de un dinosaurio ornitópodo. **G,** Sistema fundamental externo en el coracoides de un ñandú adulto actual. **H,** Línea neonatal presente en la diáfisis del fémur de una vizcacha juvenil. **I,** Detalle de la línea neonatal. **J, K,** Líneas de pulido en hueso apendicular de dinosaurio saurópodo (modificado de Sander, 2000). **L,** Modulaciones en hueso apendicular de dinosaurio saurópodo (modificado de Curry, 1999). Todas las imágenes corresponden a secciones transversales. **A,F,I,** Luz normal. **B,D,L,** Luz polarizada. **C,E,G,H,** Luz polarizada con filtro lambda. Abreviaturas: **In**: línea neonatal; **lr**: línea de reversión; **sfe**: sistema fundamental externo.

flejan momentos de importante disminución en la tasa de osteogénesis (Castanet *et al*., 1993; Woodward *et al*., 2013). Estas marcas están formadas de tejido lamelar o pseudolamelar. Dentro de cada annulus, los osteocitos (y las lagunas que los contienen) presentan una característica forma aplanada. Estas estructuras pueden estar acompañadas por una o más líneas de crecimiento detenido. Del mismo modo, los annuli exhiben una densidad menor de canales vasculares que el resto del tejido primario, llegando incluso a ser avasculares.

En contraposición a las líneas de crecimiento detenido y a los annuli, las zonas se corresponden con momentos en los cuales la osteogénesis no sólo es activa, sino que se produce a una tasa superior a la comprendida durante la formación de los annuli (Figura 9.8. C) (Castanet *et al*., 1993; Woodward *et al*., 2013). De esta forma, las zonas exhiben por lo general un espesor superior al de los annuli. Histológicamente, cada zona puede estar conformada por una matriz de hueso entretejido o pseudolamelar, con abundantes lagunas de osteocitos de aspecto mayormente redondeado. Si el hueso se encuentra vascularizado, los canales vasculares son más abundantes o exclusivos de las zonas.

En base a la presencia de marcas cíclicas de crecimiento es posible definir a un tejido como zonal o azonal (Figuras 9.8. E y F). El hueso zonal exhibe un patrón estratificado en su corteza, la cual se encuentra conformada por zonas delimitadas por annuli, líneas de crecimiento detenido o ambos (Reid, 1996, 1997a, 1997b). La presencia de hueso zonal indica que el crecimiento del elemento óseo se vuelve más lento o bien se detiene completamente siguiendo ciclos anuales. De los distintos tipos de hueso zonal, tal vez el más común es el "lamelar zonal" (zonas de tejido lamelar o pseudolamelar), ampliamente descripto en, por ejemplo, reptiles y anfibios (Ricqlès *et al*., 1991). Otros grupos, como los dinosaurios no avianos suelen presentar un hueso zonal donde las zonas no están constituidas por tejido lamelar o pseudolamelar, sino fibrolamelar (Reid, 1990; Ricqlès *et al*., 2008). Finalmente, tal como su nombre lo indica, el hueso azonal es aquel que no presenta interrupciones de ningún tipo en su corteza, indicando un crecimiento continuo del individuo.

Además de lo que se puede considerar estrictamente como marcas cíclicas de crecimiento, es posible reconocer en los vertebrados otros tipos de modificaciones tisulares vinculadas a eventos importantes de la ontogenia. Entre las más comunes en el tejido primario de los vertebrados puede registrar al sistema fundamental externo, líneas de eclosión, neonatal y de metamorfosis.

La estructura histológica denominada sistema fundamental externo (*external fundamental system*; EFS) (Figura 9.8. G) (Cormack, 1988) ha sido también referida como capa circunferencial externa (*outer circumferential layer*; OCL) (Chinsamy Turan, 2005) o, en un menor grado, como hueso de acreción (*accretionary bone*) (Reid, 1996). El mismo refiere a un tejido periosteal depositado en la porción más periférica de los huesos, típicamente avascular, y cuya matriz es lamelar o pseudolamelar. El sistema fundamental externo puede presentar además una serie de líneas de crecimiento detenido fuertemente agrupadas (Reid, 1996; Chinsmy Turan, 2005). La presencia de un sistema fundamental externo refleja una profunda y prolongada disminución de la tasa de osteogénesis del elemento. En términos de crecimiento del individuo, se considera que la presencia de un sistema fundamental externo indica que el crecimiento del individuo había alcanzado una asíntota, es decir, había cesado en su

crecimiento (Reid, 1996; Chinsamy Turan, 2005).

Eventos tan importantes en la historia de vida de un vertebrado como lo son la eclosión, el nacimiento y la metamorfosis pueden afectar la tasa de osteogénesis, generando así estructuras histológicas particulares. La denominada línea neonatal ha sido reportada principalmente en mamíferos (Figura 9.8. H, I) (Nacarino Meneses y Köhler, 2018; Garrone *et al*., 2019). Pese a su nombre, dicha marca no se corresponde estrictamente con una línea, sino más bien con el límite entre dos tipos de tejidos primarios que cambian abruptamente tanto su patrón de vascularización como la organización de las fibras intrínsecas de su matriz. La línea neonatal se origina al momento del nacimiento y ha sido vinculada al estrés fisiológico ocasionado por los importantes cambios que acontecen a los principales sistemas de órganos al momento de nacer (Nacarino Meneses y Köhler, 2018, Garrone *et al*., 2019). Por su parte, la línea de eclosión se corresponde a una línea formada precisamente al momento en el cual el individuo eclosiona. Dicha estructura ha sido reportada en distintos grupos de reptiles (Castanet y Baez, 1991). Por último, las denominadas líneas de metamorfosis sólo se forman en anfibios y se generan cuando dicho evento se produce en el individuo (Leary *et al*., 2005). No debe confundirse a las líneas de eclosión, neonatal y de metamorfosis con la línea de Kastchenko (Figura 9.5. A), la cual no corresponde a una línea sino a una delgada capa de tejido acelular birrefringente que señala el comienzo de la osificación pericondral (Francillon Vieillot *et al*., 1990).

La mayor parte de las estructuras histológicas generadas a partir de eventos particulares de la historia de vida de los individuos han sido identificadas en formas fósiles (p.ej., Curry Rogers *et al*., 2016; Garrone *et al*., 2019). Cabe destacar, no obstante, que también se han reportado estructuras particulares, cuyo origen ha sido vinculado a procesos cíclicos (posiblemente anuales) en la osteogénesis de los elementos óseos. Específicamente, distintos estudios paleohistológicos han mencionado la presencia de modulaciones y líneas de pulido (Figura 9.8. J-L) en muestras provenientes de diferentes grupos de reptiles. Las modulaciones, también conocidas como ciclos de depositación, no se corresponden con verdaderas líneas de crecimiento detenido, sino más bien con cambios en el patrón vascular de los huesos. Estas marcas crean un patrón estratificado del hueso cortical primario, visible mayormente a bajas magnificaciones. Su registro en grupos fósiles es escaso, siendo descriptas hasta el momento en dinosaurios saurópodos (Ricqlès, 1983; Rimblot Baly *et al*., 1995; Curry, 1999; Woodward y Lehman, 2009), ictiosaurios (Buffrénil y Mazin, 1990) y tortugas (Rhodin, 1985). En cuanto a las líneas de pulido (*polish lines*), éstas fueron descriptas por Sander (2000) y consisten en líneas concéntricas que sólo son visibles sobre superficies pulidas y bajo microscopio estereoscópico. Se ha sugerido que la naturaleza de las líneas de pulido es intermedia entre las modulaciones y las verdaderas líneas de crecimiento detenido (Sander, 2000). Sólo se han reconocido en dinosaurios no avianos del grupo de los saurópodos y ceratópsidos (Klein y Sander, 2007; Erickson y Druckenmiller, 2011).

Dientes

Los dientes son un carácter único de los vertebrados y están formados por una serie de tejidos mineralizados cuya dureza supera a la de cualquier otro tipo de tejido del esqueleto. Aunque existe variación entre los grupos, la morfología de los dientes com-

prende una corona (porción que sobresale de la encía) y una raíz o base en el caso de que el diente esté o no respectivamente alojado dentro de una cavidad (alveolo). Además, los dientes poseen una cavidad pulpar interna, la cual está rellena de tejido conectivo mucoso o pulpa, vasos sanguíneos y nervios (Figura 9.9. A) (Kardong, 2014).

En términos generales, los dientes están formados por tres tipos básicos de tejidos: dentina, esmalte y cemento (Geneser, 2003). La presencia, distribución e incluso características microestructurales de estos tejidos puede variar enormemente entre los distintos grupos de vertebrados (Carlson, 1990). Tal como ocurre en otros tejidos del esqueleto, la dentina, el esmalte y el cemento están constituidos por una componente inorgánica de cristales de apatita y una componente orgánica compuesta mayormente por proteína y lípidos (Carlson, 1990).

La dentina es un tejido avascular de origen mesodérmico (Figura 9.9. B-D). Forma una capa alrededor de la cavidad pulpar y está cubierta, según su posición, por esmalte o cemento. Cabe aclarar que el término dentina puede hacer referencia a distintos tipos de tejido (p.ej., ortodentina, plicidentina, dentina trabecular [osteo y vasodentina], vitrodentina [enameloide] petrodentina, etc.), siendo específicamente la ortodentina la que se considera en la mayoría de los textos (Carlson, 1990). El componente inorgánico de la dentina constituye el 70-75% de su matriz. Su componente orgánico incluye principalmente fibras y células. La dentina se forma a partir de la actividad de los odontoblastos, los cuales generan nueva matriz por aposición diaria en la cavidad pulpar (Kardong, 2007). Un rasgo histológico característico de la dentina radica en la presencia de los denominados túbulos de dentina, los cuales se extienden del borde de la cavidad pulpar hacia la unión de la dentina con el cemento o esmalte. Los túbulos albergan extensiones de los odontoblástos, los cuales no están, como en la mayor parte de los tejidos óseos, inmersos en la matriz de la dentina, sino que se alojan en el margen de la cavidad pulpar (Carlson, 1990). La dentina posee una serie de líneas que se forman diariamente y que se denominan líneas de von Ebner (Carlson, 1990). La identificación y cuantificación de estas líneas ha permitido efectuar estimaciones de recambio dental en distintos grupos de vertebrados vivientes y extintos (p.ej., Erickson, 1996).

El esmalte deriva íntegramente del ectodermo y es el tejido más duro de los vertebrados y se ubica en la corona de los dientes (Figuras 9.9. C, D) (Carlson, 1990). Es un tejido que no puede regenerarse, es avascular y acelular y se encuentra cubriendo la dentina subyacente (Brink *et al*., 2016). El componente inorgánico del esmalte constituye el 97% de su matriz. El esmalte puede ser aprismático (todos los cristales tienen la misma orientación) o prismático (los cristales exhiben un patrón de variación repetitivo y se pueden distinguir prismas) (Carlson, 1990). Los mamíferos exhiben además otro nivel de organización estructural de los prismas, el cual forma las denominadas bandas de prismas (también conocido como nivel *Schmelzmuster* o bandas de Hunter Schreger) (Carlson, 1990). El esmalte es producido por los ameloblastos, los cuales generan nueva matriz sólo hasta el momento de la erupción del diente. El esmalte crece por aposición desde el límite con la dentina en dirección opuesta a la misma (Carlson, 1990). Al igual que la dentina el esmalte exhibe líneas incrementales (líneas de Retzius), las cuales registran variaciones cíclicas de la actividad ameloblástica (Carlson, 1990). El esmalte también puede presentar túbulos, los cuales

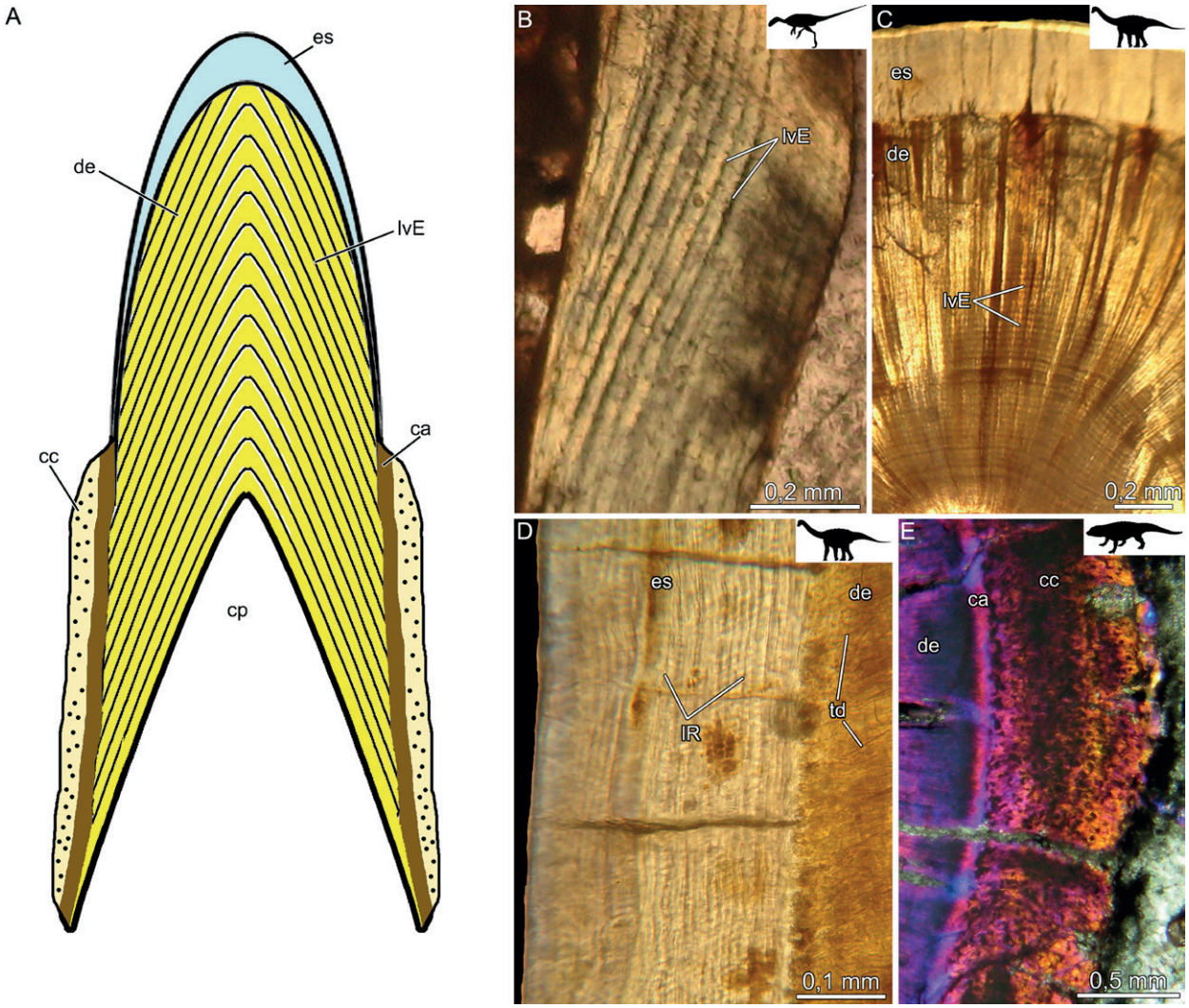


Figura 9.9. Tejidos dentales. **A,** Esquema general de un diente en sección longitudinal mostrando los principales tejidos que lo componen. Cabe señalar que el esquema no representa a todos los tipos de dientes que existen en vertebrados, donde la diversidad de tejidos es muy elevada. **B, C,** Microestructura de la dentina. **B,** Sección longitudinal de un diente de dinosaurio ornitópodo. Nótese el patrón estratificado generado por las líneas de von Ebner. **C,** Sección transversal de un diente de dinosaurio saurópodo a nivel de la corona. **D,** Sección longitudinal de un diente de dinosaurio saurópodo a nivel de la corona. La imagen muestra la unión entre el esmalte y la dentina. E. Cemento celular y acelular en la raíz de un diente de pseudosuquio fósil (sección transversal a la altura de la raíz). **A, D,** Luz normal. **E,** Luz polarizada con filtro lambda. Abreviaturas: **ca**: cemento acelular; **cc**: cemento celular; **cp**: cavidad pulpar; **de**: dentina; **es**: esmalte; **lvE**: líneas de von Ebner; **IR**: líneas de Retzius; **td**: túbulos de dentina.

son extensiones de los túbulos de dentina, aunque nunca tan abundantes.

El cemento es un tejido conectivo mineralizado de origen mesodérmico, el cual rodea a la dentina (Figura 9.9. E). Si bien se ubica comúnmente en la raíz, también puede extenderse hacia la corona. Entre sus funciones está la de servir de anclaje al ligamento periodontal, el cual a su vez se conecta con el hueso alveolar de la mandíbula en aquellas inserciones dentales de tipo gonfosis (LeBlanc *et al*., 2017). Su componente inorgánico es menor que el de la dentina y el esmalte, siendo aproximadamente el 70% de la matriz. Posee fibras tanto intrínsecas (matriz del cemento) como extrínsecas (fibras de

Sharpey), siendo estas últimas originadas del ligamento periodontal. Si bien se trata de un tejido por lo general avascular, se han reportado canales vasculares (*cementeones*) en algunos grupos de reptiles extintos (Cadwell *et al*., 2003; LeBlanc *et al*., 2017). La formación del cemento (cementogénesis) ocurre tardíamente en el desarrollo dentario (Berkovitz *et al*., 2002). Existen dos tipos básicos de cemento, el acelular y el celular. El cemento acelular, también denominado primario, contacta con la dentina/esmalte. El celular es más externo y se desarrolla más en la base de la raíz. Al igual que el esmalte y la dentina, el cemento puede depositar líneas incrementales durante su formación (Berkovitz *et al*., 2002). No obstante, se desconoce la periodicidad con la cual se depositan dichas líneas.

APLICACIÓN DE LOS ESTUDIOS PALEOHISTOLÓGICOS EN VERTEBRADOS

Una de las características más importantes de la paleohistología, en cuanto a disciplina, radica en que la misma puede brindar información concerniente a una enorme y diversa cantidad de aspectos vinculados a la biología de vertebrados. En esta sección se exponen algunas de las principales aplicaciones que tiene la paleohistología en el campo de la paleobiología de los vertebrados.

Determinación de estadios ontogenéticos

La determinación de los estadios ontogenéticos implica un punto de partida importante para comprender los cambios por los que atraviesan los animales a lo largo de su historia de vida. A partir de la identificación del estadio ontogenético en el que se encuentra el espécimen bajo estudio, es posible poner a prueba diferentes hipótesis paleobiológicas. Diversos parámetros son utilizados para determinar el estadio ontogenético de las especies como el tipo de matriz, el grado de vascularización de la corteza (p. ej., Klein y Sander, 2008; Ponce *et al*., 2021) y el conteo de marcas de crecimiento ("esqueletocronología"). Asimismo, en los casos donde la corteza presenta una fuerte remodelación secundaria, la morfología y grado se superposición de las osteonas secundarias es el estimador utilizado (Kerley, 1965; Sander, 2000, Klein y Sander, 2008, Stein *et al*., 2010; Mitchell *et al*., 2017). La caracterización del tejido óseo primario brinda información sobre el crecimiento de cada individuo. La mayoría de los vertebrados tienen mayores demandas energéticas (y mayores tasas de crecimiento) durante los estadios juveniles que en los estadios adultos (p.ej., Wilbur, 1975; Andrews, 1982; Litzgus y Brooks, 1998; Brown *et al*., 2005; Grigg y Kirshner, 2015). Por lo tanto, dado que las diferentes tasas de osteogénesis se ven reflejadas en los tipos de matrices óseas, se pueden realizar inferencias respecto de los estadios ontogenéticos de los individuos estudiados (Figuras 9.10. A, B). Por otro lado, a partir de la determinación de características relacionadas con las osteonas secundarias (p.ej., conteo de osteonas completas, identificación de las generaciones, distribución y forma de las osteonas) es posible determinar la edad o estadío ontogenético de los individuos de algunos grupos de vertebrados (Kerley, 1965; Mitchell *et al*., 2017; Bergot y Buffrénil, 2021).

Los estadíos ontogenéticos se definen mayormente en términos de la maduración (sexual y/o somática) de los individuos (Hone *et al*., 2016). Puesto que ambos even-

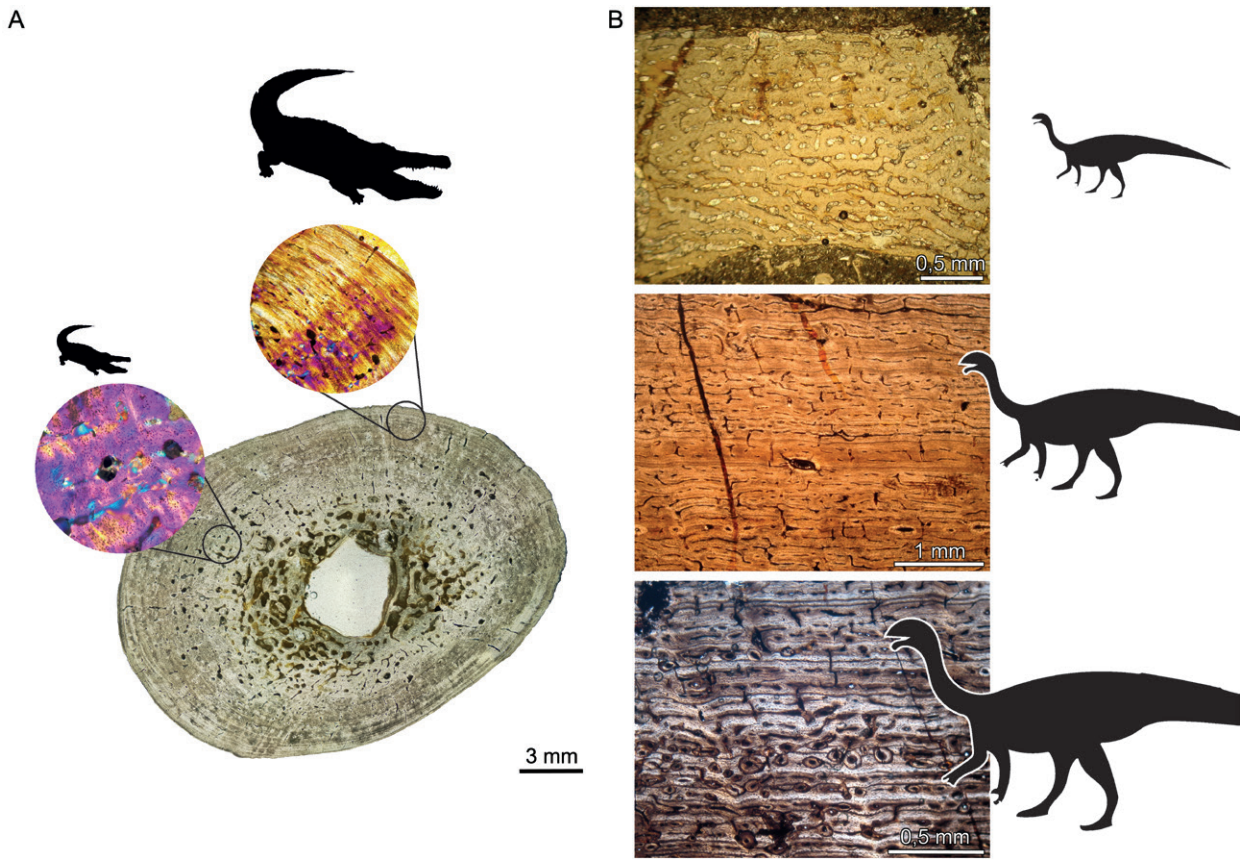


Figura 9.10: Determinación de estadios ontogenéticos. **A, B,** Ejemplos de variaciones en la microestructura ósea observadas en huesos largos de cocodrilos y dinosaurios no avianos. Las diferentes conformaciones del tejido óseo reflejan distintos estadios ontogenéticos. Las matrices con mayor grado de desorganización son depositadas normalmente en los primeros estadios del crecimiento y a medida que los individuos van alcanzando estadios más adultos las matrices reflejan mayor organización estructural. **A,** Sección transversal de la diáfisis del fémur de un caimán actual. En mayor aumento la microestructura en la corteza interna reflejando los estadios más juveniles, y la microestructura en la corteza externa evidenciando los estadios adultos. **B,** Secciones transversales de huesos largos correspondientes a 3 estadios ontogenéticos de un dinosaurio sauropodomorfo basal.

tos producen en general cambios importantes a nivel de la microestructura de los vertebrados, la la osteohistología presenta singular importancia a la hora de establecer el grado de maduración de los individuos. Los vertebrados atraviesan varias transformaciones a lo largo de su vida, desde el nacimiento hasta la muerte, siendo uno de los más relevantes la madurez sexual (es decir, momento en el cual un individuo tiene la capacidad de reproducirse) y somática (es decir, momento en el cual un individuo detiene por completo su crecimiento). Establecer el momento en el cual ocurren ambos fenómenos es crucial para poder interpretar diversos aspectos de su biología (es decir, estrategias reproductivas, dimorfismo sexual, diferenciación de nichos ecológicos; p.ej., Ims, 1990, Bjorndal *et al*., 2003; Waskow y Mateus, 2017). Algunas especies poseen coincidencia cronológica entre el momento que alcanzan la madurez somática y sexual (p.ej., Chinsamy y Dodson, 1995; Chinsamy Turan, 2005; Sander *et al*., 2011). Sin embargo, en otras la madurez somática se alcanza antes que la sexual (Figura 9. 11. A) (p.ej., Fernán-

dez, 1998; Bourdon *et al*., 2009) o luego de la madurez sexual (Figura 9.11. B) (Chinsamy *et al*., 1994; 1995; Tucker, 1997; Charnov *et al*. 2001; Turvey *et al*., 2005; Bourdon *et al*., 2009; Chinsamy *et al*., 2013; 2014; 2019; Ricqlès *et al*., 2016).

El momento en el que los vertebrados alcanzan la madurez sexual es variable según la especie o la población de la misma especie, ya que en algunos casos dicho evento puede estar influenciado por factores tanto endógenos como exógenos (Bernardo, 1993). Cuando la maduración sexual es previa a la somática, los organismos experimentan una disminución de la tasa de crecimiento luego de alcanzar la primera (Figura 9.11. B) (p.ej., Zug *et al*., 1986; Halliday y Verrell, 1988; Castanet y Baez, 1991; Chinsamy, 1994; Smirina, 1994; Chinsamy y Dodson, 1995; Klein y Sander, 2007; Bourdon *et al*., 2009). Desde la osteohistología, la maduración sexual puede ser inferida a partir de una evidente disminución en la tasa de osteogénesis (e.i., reducción de la distancia entre marcas de crecimiento sucesivas, aumento en la organización de las fibras de colágeno y disminución en la vascularización; p.ej., Chinsamy *et al*., 2009, Botha Brink y Smith, 2011) (Figura 9.11. C, D). La determinación de madurez sexual a partir de datos osteohistológicos ha sido efectuada, entre muchos casos, para *Apateon*, un género de temnospóndilo del Carbonífero-Pérmico de Europa (Sánchez *et al*., 2010). En este ejemplo en particular, los datos sobre maduración sexual permitieron inferir que *Apateon* exhibía una historia de vida muy similar al de las salamandras actuales.

Por otro lado, la madurez somática puede determinarse a partir de la identificación del sistema fundamental externo (Figura 9.8. G) (Horner *et al*., 2001; Erickson, 2005). Dicho sistema se ha observado y validado en numerosas especies de reptiles y mamíferos. Si bien en algunos casos no es posible evidenciar un sistema fundamental externo como tal, se utilizan otros criterios (p.ej., matriz ósea con mayor grado de organización, menor vascularización) que reflejan que el espécimen estaría próximo a alcanzar su madurez somática. Asimismo, es importante tener presente que en algunas especies de aves, por ejemplo, la remodelación secundaria puede ser tal, que "oculte" la depositación del sistema fundamental externo. El hecho de poder establecer la maduración somática de los individuos a partir de la microestructura ósea ha sido particularmente importante para efectuar inferencias paleobiológicas. Un ejemplo ilustrativo de esto corresponde al trabajo de Sander *et al*. (2006) sobre el dinosaurio saurópodo *Europasaurus holgeri*. En dicha contribución, los autores pudieron inferir que los individuos de mayor tamaño identificados para este taxón, los cuales exhibían un tamaño considerablemente reducido para un dinosaurio saurópodo (aproximadamente 6 m de longitud), no correspondían a ejemplares juveniles, sino adultos que preservaron un sistema fundamental externo en sus huesos apendiculares.

Tasa y tipo de crecimiento

Tanto el crecimiento de tipo continuo como el cíclico puede ser identificado mediante el estudio de la microestructura ósea. Como se mencionó previamente, la presencia de marcas de crecimiento son indicadores del crecimiento de tipo cíclico. Los vertebrados pueden presentar un crecimiento acelerado hasta que alcanzan la madurez somática, como en el caso de muchas aves, o el crecimiento puede variar

gradualmente a lo largo del desarrollo (crecimiento generalmente acelerado hasta que alcanzan la madurez sexual y luego disminuye hasta el cese del mismo) (Figuras 9.11. A, B). Todos estos tipos y dinámicas de crecimiento a lo largo de la vida de un individuo se ven reflejados en variaciones a nivel microestructural (Figura 9.11. C) (Horner *et al*., 2001). Asimismo, las tasas de osteogénesis puede variar entre taxones en relación a la tasa metabólica, tamaño corporal, entre otros (p.ej., Castanet *et al*., 2000; Montes *et*

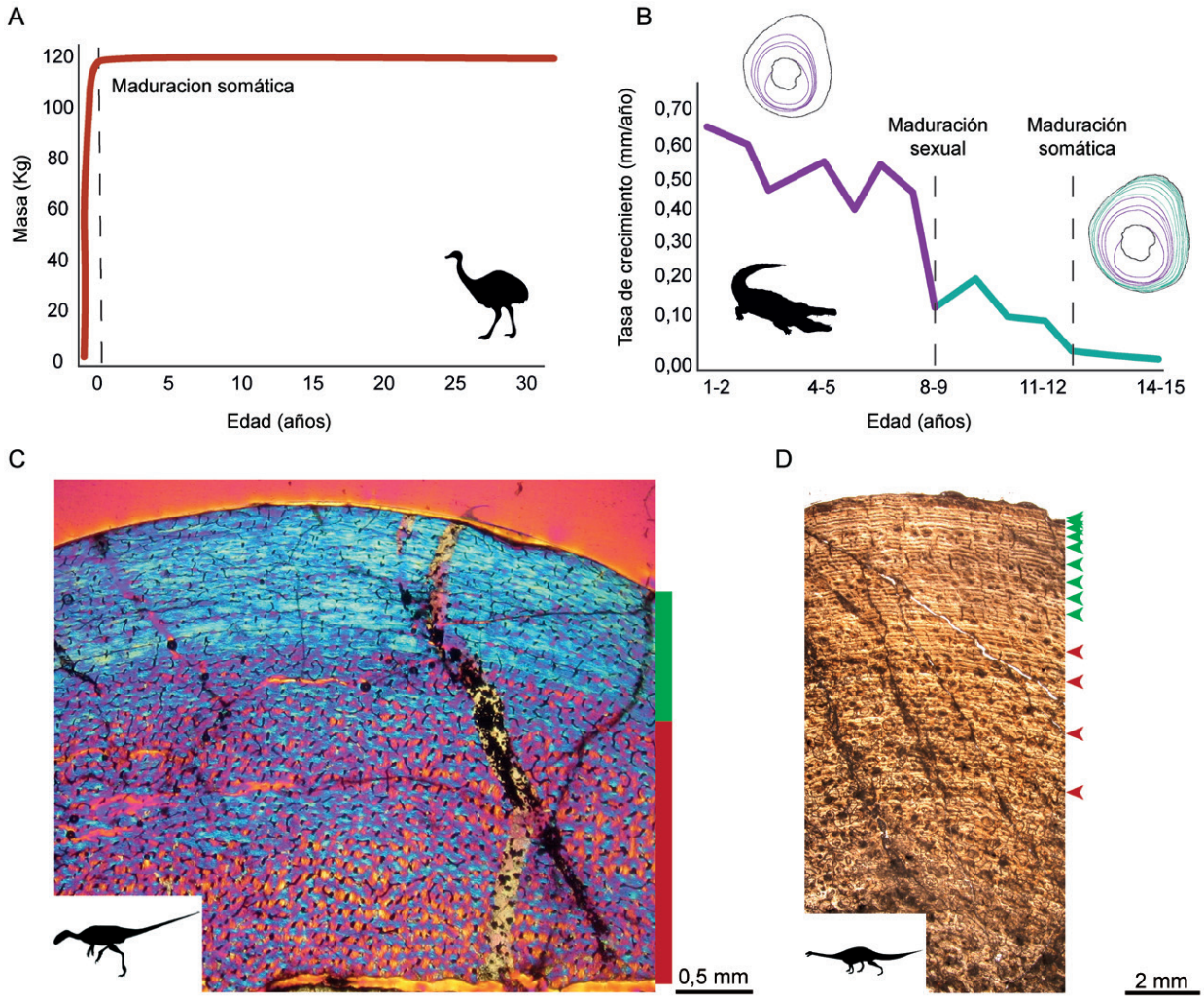


Figura 9.11: Tasas de crecimiento, madurez sexual y somática. **A,** Representación esquemática del crecimiento extremadamente acelerado que presentan algunas aves y mamíferos, en los cuales la madurez somática es alcanzada de forma muy temprana en la ontogenia. **B,** Representación de las tasas de crecimiento presentes en reptiles, tomando como ejemplo a un cocodrilo. La figura incluye dos esquemas correspondientes a secciones transversales de la fíbula donde se ilustra la distribución de las marcas de crecimiento formadas antes (violeta) y después (verde) de la maduración sexual. El crecimiento es acelerado hasta que se alcanza la madurez sexual y luego disminuye hasta alcanzar la madurez somática. **C, D,** Características histológicas vinculadas a la maduración sexual en un dinosaurio ornitópodo (**C**) y un dinosaurio sauropodomorfo basal (**D**). La disminución en la tasa de crecimiento generada a partir de la maduración sexual puede ser evidenciada a nivel histológico por un marcado cambio en la organización de las fibras colágenas (p. ej., de entretejida a pseudolamelar) (**C**) y/o por una notoria reducción en la distancia entre marcas de crecimiento (**D**). En ambos casos se trata de cortes transversales a huesos apendiculares.

al., 2010; Köhler *et al*., 2012). Es por ello que a partir del análisis de los patrones histológicos (es decir, tipos de matrices óseas, grado de vascularización, distancia relativa de las marcas de crecimiento) es posible realizar estimaciones respecto de las tasas de crecimiento relativas y absolutas de los vertebrados y de esta forma comprender la dinámica de crecimiento en su totalidad. Dichas inferencias son posibles dado que existen rangos estimativos de tasas de crecimiento con base en los tipos de tejido primarios (Figura 9.11. C) (Francillon Vieillot *et al*., 1990; Ricqlès *et al*., 1991; Chinsamy, 1994; Curry, 1999; Mitchell y Sander, 2014), los cuales también se correlacionan con parámetros fisiológicos como las tasas metabólicas (Castanet *et al*., 2000). Por otro lado, considerando la distancia entre marcas de crecimiento contiguas es posible estimar la tasa de crecimiento absoluta (Figura 9.11. B) a lo largo de la vida de un individuo (p.ej., Castanet *et al*., 1993). El patrón generado por la distancia relativa de las marcas de crecimiento en la corteza de los huesos representa el crecimiento global de las tasas de crecimiento durante el desarrollo de un espécimen (Figura 9.11. B). Cabe destacar que los cálculos de las tasas de crecimiento absolutas y relativas a partir de estudios experimentales son fundamentales para evaluar el nivel de correspondencia con las tasas de crecimiento relativas (es decir, basados en datos cualitativos) (Ricqlès *et al*., 1991; Castanet *et al*., 2000; Margerie *et al*., 2002; 2004; Cubo *et al*., 2012; Gomez *et al*., 2013).

El análisis de las tasas de crecimiento relativas y absolutas ha sido relevante a la hora de dilucidar bajo qué mecanismo algunas especies tortugas extintas, han alcanzado tamaños gigantes. En el estudio comparativo realizado en ejemplares de *Hydromedusa tectifera* (tortuga actual de tamaño mediano) y de *Yaminuechelys maior* (tortuga fósil gigante) fue posible dilucidar que ambas especies poseen similares tasas de crecimiento relativas y absolutas. De esta forma se hipotetizó que *Y. maior* alcanzó grandes tamaños corporales creciendo a una tasa de crecimiento baja pero por mucha más cantidad de años que *H. tectifera* (Pereyra *et al*., 2020)

Esquelotocronología

La esqueletocronología es la metodología utilizada para realizar estimaciones de edad de los vertebrados a partir de elementos del esqueleto. Este método se basa en la identificación y conteo de marcas de crecimiento depositadas en la corteza ósea, dientes, escamas, radios de las aletas y osificaciones intradérmicas (Figura 9.8.) (p.ej., Castanet *et al*., 1993). Los tejidos que poseen una mejor preservación de las marcas de crecimiento son el tejido óseo, la dentina y el cemento. Si bien los huesos son los principales elementos utilizados para realizar estimaciones de edad, en algunos vertebrados, principalmente mamíferos, se utilizan los dientes ya que los huesos poseen un elevado grado de remodelación ósea secundaria. Por otro lado, en relación al tejido óseo, si bien los huesos del estilopodio son los que tradicionalmente (y mayormente) se utilizan, en los últimos años se ha validado la utilización de otros elementos postcraneales (p.ej., Castanet y Baez, 1991; Castanet *et al*., 1993; Snover y Rhodin, 2008; Bhat *et al*., 2019; Ponce *et al*., 2021; 2022 Windholz y Cerda, 2021).

Si bien se considera que las marcas de crecimiento poseen una ciclicidad anual (p.ej., Zug *et al*., 1986; Klinger y Musick, 1992; Curtin, 2006), dicha periodicidad no está sustentada en todos los grupos (Halliday y Verrell, 1988; Smirina, 1994) y continúa siendo ex-

haustivamente estudiada. Esta metodología es relevante en los estudios paleobiológicos, ya que en la mayoría de los casos, los restos fósiles son escasos y fragmentarios. A partir del análisis de las marcas de crecimiento, se puede obtener información sobre la historia de vida de las especies extintas. Es importante que se evalúe empíricamente qué elemento óseo es el más fiable para utilizar en cada taxón. Es por esto que existen numerosas técnicas para testear y validar la esqueletocronología como herramienta estimadora de edad (recapturas, la inyección de marcadores de oxitetraciclina, entro otras; p.ej., Bjorndal *et al*., 2003; Castanet *et al*., 2004; Snover y Hohn, 2004; Cubo *et al*., 2008).

Entre los numerosos estudios en los cuales se han implementado técnicas de esqueletocronología en vertebrados, uno de los que más destaca es el llevado a cabo en el género *Apteryx* (kiwi). Existen pocas aves actuales que poseen marcas de crecimiento en la corteza de los huesos, siendo uno de los casos relevantes el reportado en los huesos largos de especies de *Apteryx* (Bourdon *et al*., 2009). Dichas marcas han permitido establecer que estas aves poseen un crecimiento de tipo cíclico anual. Esto mismo implica que estas aves tardan más años en alcanzar la madurez somática (a diferencia de la mayoría de las aves, las cuales alcanzan dicho evento en un año de vida) y por lo tanto que la madurez sexual es previa a la somática (Bourdon *et al*., 2009).

Dimorfismo sexual

En algunos grupos de vertebrados, el dimorfismo sexual se expresa a nivel microanatómico o/y microestructural. El esqueleto de las hembras de muchos tetrápodos está involucrado en la formación de importantes reservas de calcio para la formación de la cáscara de los huevos (en el periodo de la ovogénesis) (p. ej., Buffrénil y Francillon Vieillot, 2001). A nivel microanatómico, se observan diferencias entre ambos sexos en el grosor de la corteza, en el volumen de las trabéculas óseas, así como en el grado de compactación de los huesos (p.ej., Buffrénil y Francillon Vieillot, 2001; Montoya Sanhueza y Chinsamy, 2017). Las hembras de los reptiles suelen exhibir una relación entre la densidad ósea, la compactación de los huesos largos y/u osteodermos, y la formación de los huevos. Cada especie adquiere estrategias diferentes ya que en algunos casos existe un aumento de la densidad ósea previo a la formación de los huevos, y en otros casos existe una remodelación importante durante la formación de los mismos (Figuras 9.12. A y B; p. ej., *Alligator mississippiensis*, *Varanus niloticus*; Wink *et al*., 1987; Wink y Elsey, 1986; Buffrénil y Francillon Vieillot, 2001). Estas variaciones en la densidad ósea ocurren en los huesos largos (mayormente en el miembro posterior) así como en otras estructuras óseas como los osteodermos (Edgren, 1960; Suzuki, 1963; Elsey y Wink, 1986; Hutton, 1986; Wink *et al*., 1987; Kofron, 1990; Tucker, 1997; Klein *et al*., 2009). En el particular caso de las aves, cuando estas se encuentran en el periodo de ovulación, se evidencia la formación de un tejido esquelético especializado denominado "hueso medular". Dicho tejido, regulado bajo control hormonal, no posee una organización fibrilar específica, y se deposita en la región perimedular de los huesos largos (Figura 9.12. C; p.ej., Dacke *et al*., 1993; Schweitzer *et al*., 2005; Lee y Werning, 2008; Hübner, 2012; Chinsamy *et al*., 2013; Canoville *et al*., 2020). Un ejemplo particular donde se ha descripto este tipo de tejido se encuentra en el estudio de Chinsamy *et al*., 2013 (Figura 9.12. C), en el

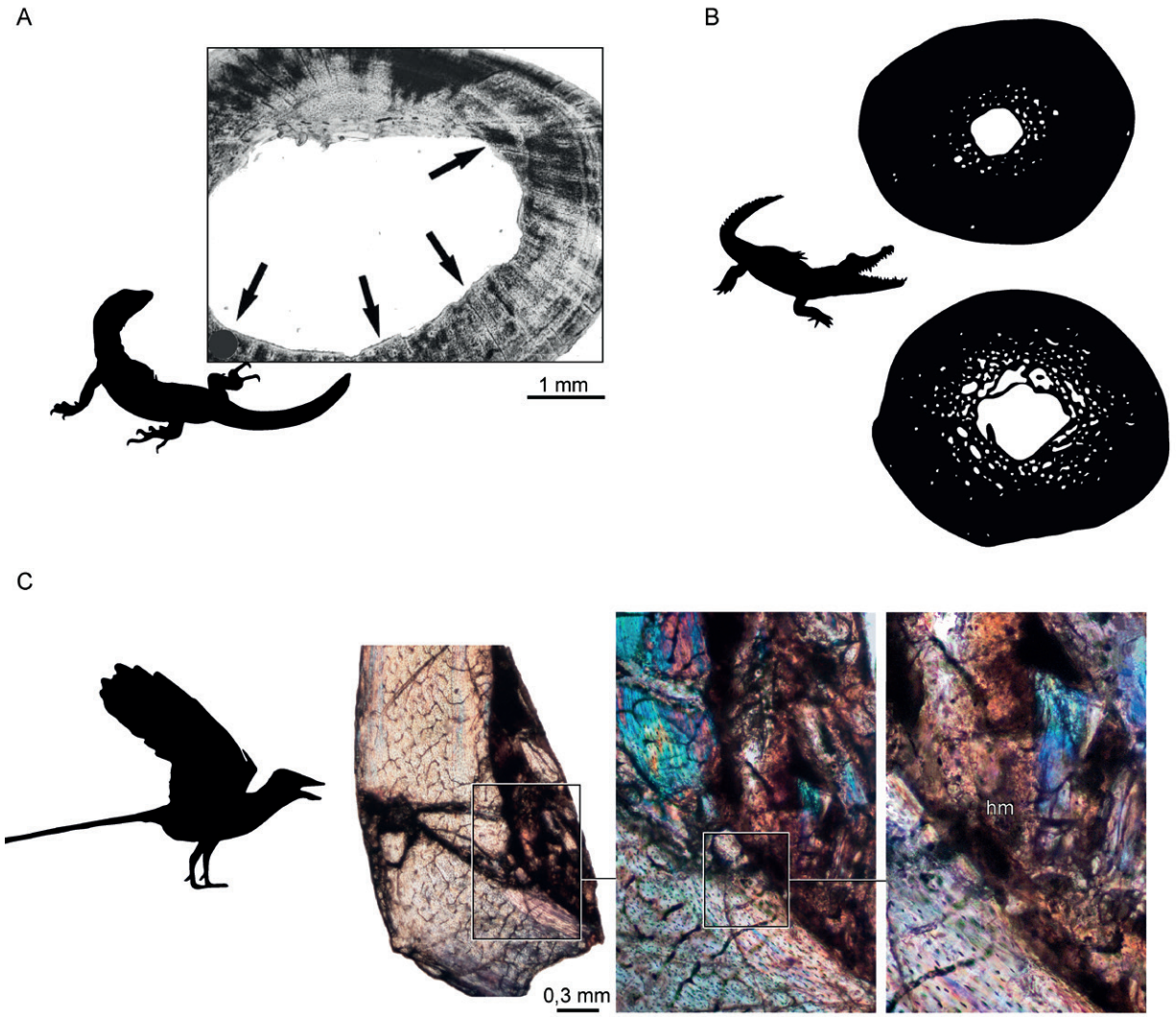


Figura 9. 12: Dimorfismo sexual observado a nivel microestructural. **A,** Resorción en la región perimedular en la tibia de una hembra de lepidosaurio actual, tomado de Buffrénil y Francillon Vieillot (2001). **B,** Comparación de secciones transversales de dos ejemplares hembra de cocodrilos actuales. La porosidad del tejido óseo es mucho más pronunciada en el ejemplar con huevos en el oviducto (sección inferior) que en el que carece de ellos (sección superior). Modificado de Wink y Elsey (1986). **C,** Ejemplo de hueso medular presente en un ave fósil. Modificado de Chinsamy *et al*. (2013).

cual a partir de la caracterización del tejido óseo de ejemplares de *Confuciusornis sanctus*, un ave del Cretácico de China, fue posible identificar individuos de distintos sexos. Dicho análisis permitió no solo detectar la presencia de ejemplares hembra entre los individuos estudiados, sino que también dio sustento a previas hipótesis vinculadas a un dimorfismo sexual con respecto a las plumas de esta ave. En este sentido, el grado de desarrollo de las plumas rectrices de *Confuciusornis* permite establecer dos claros morfotipos, uno con plumas "normales" y el otro con plumas extremadamente alargadas y ornamentadas, siendo este último el morfotipo considerado como correspondiente a ejemplares macho. El estudio paleohistológico dio soporte a esta hipótesis, puesto que el hueso medular sólo fue reconocido en ejemplares con plumas rectrices "normales.

Origen, desarrollo y función de estructuras anatómicas

La enorme diversidad morfológica que existe en los vertebrados no solo incluye la variación anatómica de elementos homólogos presentes en distintos grupos, sino también la adquisición de nuevas estructuras. Los osteodermos son un buen ejemplo de esto, dado que han aparecido de forma independiente en numerosos linajes de vertebrados (Hill, 2005). Asimismo, estructuras anatómicas particulares pueden originarse a partir de diferentes mecanismos de osteogénesis. Los osteodermos de los vertebrados vuelven a brindar un buen ejemplo de esto, puesto que dichas estructuras pueden originarse a partir de una osificación intramembranosa (p.ej., armadillos) o metaplásica (p. ej., monstruo de Gila) (Vickaryous y Hall, 2006; Vickaryous y Sire, 2009). El conocimiento acerca de los mecanismos de osificación de estructuras específicas del esqueleto de vertebrados vivientes puede ayudar a determinar los mecanismos de osteogénesis de estructuras similares reportadas en organismos fósiles. Reconocer el modo de osificación de una estructura determinada no solo es importante para inferir aspectos de la biología de un grupo, como puede ser su función, sino también para dilucidar sus relaciones filogenéticas. Los principales mecanismos de osificación (es decir condral, intramembranoso y metaplásico) pueden ser inferidos a partir de la microestructura de los tejidos primarios preservados. Específicamente, la presencia de restos de cartílago calcificado permite inferir una osificación de origen condral. Un ejemplo de esto es el de los osteodermos de los placodontos (Scheyer, 2007a) y el de los procesos uncinados de algunos grupos de dinosaurios ornitópodos (Boyd *et al*., 2011). Por su parte, la preservación de un tejido óseo cuya microestructura se corresponde a la de un tejido blando claramente diferenciado estaría evidenciando un proceso de osificación metaplásica. Los osteodermos de diferentes grupos de dinosaurios y las costillas cervicales de dinosaurios saurópodos representan dos claros ejemplos de este tipo de osificación, la cual ocurrió a partir de la mineralización de la dermis y de estructuras tendinosas, respectivamente (Figuras 9.13. A-H) (Scheyer y Sander, 2004; Cerda, 2009; Cerda y Powell, 2010; Klein *et al*., 2012). Las inferencias de una posible osificación de tipo intramembranosa han sido efectuadas en aquellos casos donde no se observó evidencia directa de osificación condral o metaplásica (p.ej. Cerda *et al*., 2015a).

Además de establecer el mecanismo de osificación de elementos del esqueleto claramente diferenciados, la paleohistología ha permitido identificar estructuras anatómicas de origen incierto. Un caso de esto es el de la denominada "varilla supraneural sacra" identificada en algunos dinosaurios saurópodos (Figuras 9.13. I-K). Las características histológicas de la misma permitieron establecer que dicha estructura corresponde a la porción mineralizada de un ligamento elástico (Cerda *et al*., 2015b).

Reconstrucción de estructuras blandas

Algunos tejidos blandos como los músculos y los sacos aéreos poseen correlatos en el tejido óseo estrechamente vinculado. A partir del estudio de especies actuales en las cuales se puede cotejar dicha correlación, se sentaron las bases para extrapolar las inferencias en las especies fósiles. La unión de

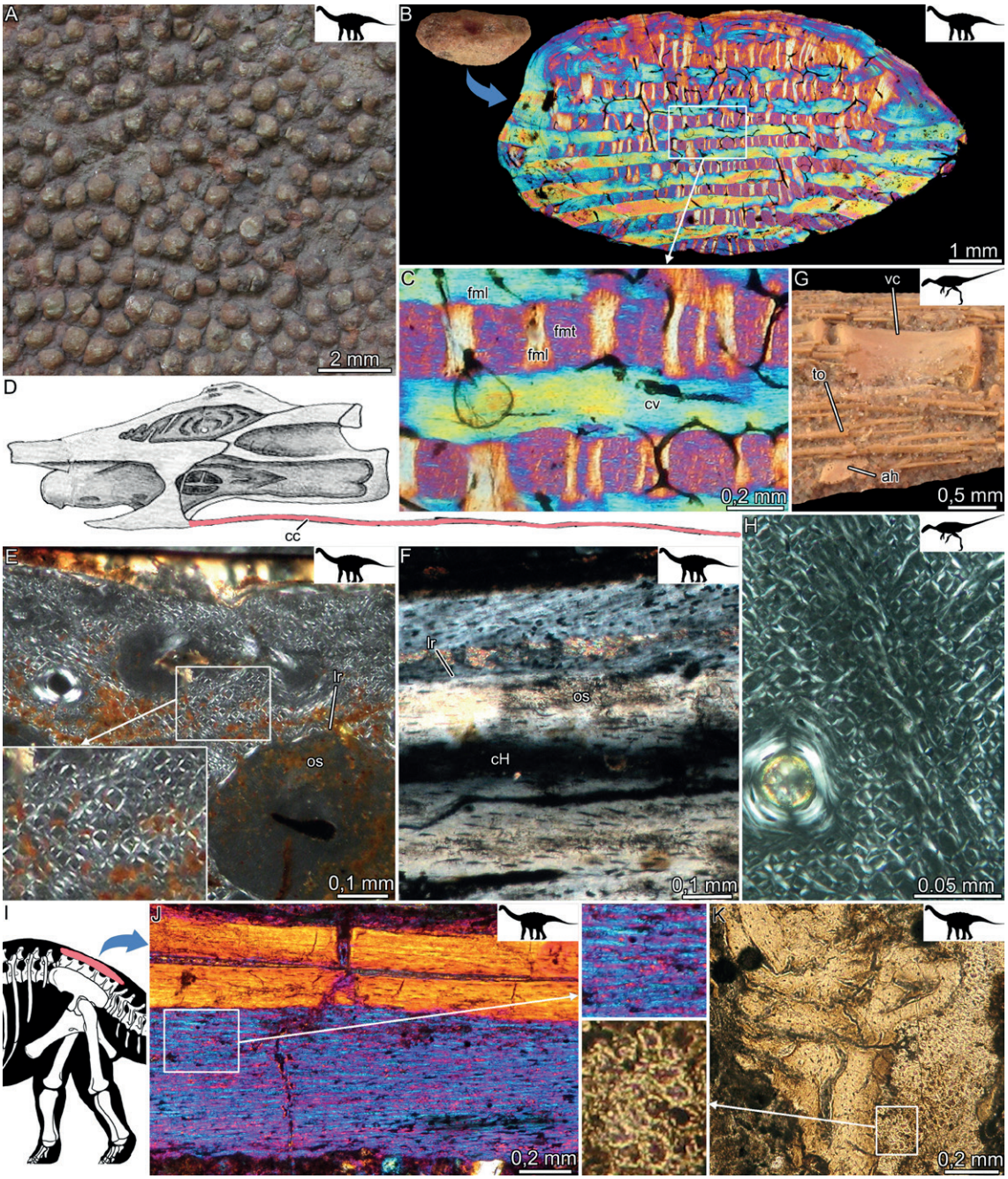


Figura 10. 13. Histología de elementos formados a partir de osificación metaplásica en vertebrados fósiles. **A-C,** Morfología externa (**C**) y microestructura (**B, C**) de un osteodermo de dinosaurio saurópodo. El mismo está formado por gruesos empaquetamientos de fibras colágenas mineralizadas orientadas en tres direcciones principales. **D,** Vértebra de dinosaurio saurópodo mostrando la notable elongación de la costilla cervical (rojo). Modificado de Wedel *et al*. (2000). **E, F,** Sección transversal (**E**) y longitudinal (**F**) de una costilla cervical de dinosaurio saurópodo. Si bien parte del tejido ha sido remodelado, tal como lo indica la presencia de osteonas de Havers, el tejido primario preservado está formado por fibras mineralizadas correspondientes a una estructura tendinosa. **G, H,** Morfología externa (**G**) y microestructura de un tendón osificado de un dinosaurio ornitópodo (sección transversal). **I,** Ubicación del ligamento elástico osificado en un dinosaurio saurópodo. El ligamento se muestra en color rojo por encima de las vértebras sacras. **J, K,** Sección longitudinal (**J**) y transversal (**K**) de un ligamento elástico mineralizado. **A, C, J,** Luz polarizada con filtro lambda. **E, F, H,** luz polarizada. **J,** Luz normal. Abreviaturas: **cH**: canal de Havers; **fml**: fibras mineralizadas seccionadas de forma longitudinal; **fmt**: fibras mineralizadas seccionadas de forma transversal; **lr**: línea de reabsorción; **os**: osteona secundaria.

los músculos a los huesos puede darse tanto mediante fibras musculares (unión muscular) como mediante fibras tendinosas (unión tendinosa). La región donde el tendón o ligamento se une al hueso se llama "entesis". Las entesis en la interfaz hueso-tendón y ligamento-tendón pueden ser fibrocartilaginosas o fibrosas (Benjamin *et al*., 1986; Cooper *et al*., 1970; Benjamin *et al*., 2002; Hieronymus, 2006). En ambos casos, las fibras penetran en los huesos, se mineralizan y conforman las fibras de Sharpey (Jones y Boyde, 1974; Francillon Vieillot *et al*., 1990; Benjamin *et al*., 2002; Hieronymus, 2006). Las fibras de Sharpey se incorporan a la matriz del tejido óseo a medida que el mismo va creciendo (Hoyte y Enlow, 1966). La fuerza ejercida por los músculos sobre los huesos estimula la osteogénesis y la consiguiente formación de tubérculos y crestas óseas (Washburn, 1947; Scott, 1957; Avis, 1959; Felts, 1959; Hoyte y Enlow, 1966; Hieronymus, 2002). Otro tejido blando de interés es la presencia de un epitelio delgado de los divertículos neumáticos derivados de los sacos pulmonares y aéreos registrados e inferidos en arcosaurios ornitodiros (p.ej., Britt, 1997; Wedel, 2005; O'Connor, 2006; Cerda *et al*., 2012). Además de los datos morfológicos que usualmente se emplean para inferir la presencia de divertículos neumáticos provenientes de sacos aéreos, se ha propuesto que dichos divertículos estarían también vinculados con la existencia de un tipo particular de tejido óseo dominado de fibras extrínsecas y denominado "neumosteón" (Lambertz *et al*., 2018).

Los estudios paleohistológicos efectuados en croniosúquidos (tetrápodos reptiliomorfos del Pérmico y Triásico de Rusia) representan un buen ejemplo de cómo los datos osteohistológicos han permitido inferir la presencia de tejidos blandos específicos asociados a distintas partes del esqueleto. En osteodermos de ejemplares de *Chroniosuchus* se halló la presencia de fibras de Sharpey con una orientación craneoventral o caudoventral, los cuales fueron interpretados como correlato de la unión muscular de músculos epaxiales. A partir de este descubrimiento se infirió que los osteodermos de los croniosúquidos era parte de un sistema de refuerzo similar al de los cocodrilos actuales (Buchwitz *et al*., 2011).

Paleoecología

La organización (o arquitectura) de la microestructura ósea puede estar vinculada con el tipo de locomoción y el hábito de vida de cada especie ya que la estructura ósea refleja diferentes estrategias adaptativas (p.ej., Taylor, 2000; Habib y Ruff, 2008; Nakajima *et al*., 2014). Normalmente tanto a partir del análisis del grosor cortical relativo (área cortical dividida por el área total), la compactación y la composición estructural de los huesos, se podría determinar el hábito de vida (voladores, acuáticos, terrestres, etc) y el tipo de locomoción (Currey y Alexander, 1985; Swartz *et al*., 1992; Meers, 2002; Habib y Ruff, 2008). A grandes rasgos, la mayoría de los vertebrados terrestres poseen huesos con una amplia región medular rodeada por una corteza compacta, y las formas acuáticas especializadas presentan configuraciones que van desde huesos de densidad muy baja (es decir la estructura ósea es completamente porosa) a otros extremadamente densos (es decir toda la estructura ósea interna está formada por hueso compacto). Dentro de los extremos reportados para formas acuáticas especializadas (p.ej., delfines, pingüinos), a su vez existe una amplia variación cuando se refiere a especies acuáticas pelágicas o buceadoras, especies anfibias, terrestres fosoriales,

voladoras, graviportales, etc (Figuras 9.4. C y E). Estas variaciones en la microanatomía ósea están vinculadas a un aumento o disminución de la densidad ósea y por lo tanto una regulación respecto de la fuerza de gravedad a la que están sometidas las diferentes especies (p.ej., Fawcett, 1942; Wall, 1983; Taylor, 2000; Kriloff *et al*., 2008, Habib y Ruff, 2008; Canoville y Laurin, 2009; Houssaye *et al*., 2011; Quémeneur *et al*., 2013; Nakajima *et al*., 2014). Sin embargo, existen numerosas especies que no responden a dichos patrones generales (p.ej., tortugas, mamíferos fosoriales, anfibios; Laurin *et al*., 2011; Nakajima *et al*., 2014; Klein *et al*., 2019). Por lo tanto, estudios más abarcativos donde se considera la microanatomía, microestructura, morfología y anatomía ósea aportan información más ajustada (p.ej., Houssaye *et al*., 2016; Klein *et al*., 2019; Ponce *et al*., 2021). Los estudios microanatómicos enfocados en el hábito de vida y tipo de locomoción han sido efectuados en diversos grupos de vertebrados, incluyendo, por ejemplo, dinosaurios no avianos. Al respecto, un reciente estudio enfocado en el análisis de la microanatomía de amniotas actuales y fósiles comparando específicamente la microanatomía de espinosaurios (dinosaurios terópodos del Cretácico) ha revelado que, entre otros caracteres, estos dinosaurios depredadores poseían una densidad ósea muy superior a la de otros terópodos. Dicho carácter ha sido empleado para sustentar la hipótesis de un hábito de vida acuático para estos dinosaurios (Ibrahim *et al.* 2014).

Paleopatologías

Las enfermedades y traumas sufridos por los organismos generan usualmente algún tipo de alteración en los huesos, las cuales permiten identificar distintos tipos de patologías en formas tanto actuales como fósiles (Rothschild y Martin, 2006; Rothschild, 2009). Si bien la identificación de paleopatologías óseas se lleva a cabo comúnmente a partir de análisis de la estructura macroscópica externa y/o interna de los elementos, dichos análisis son usualmente acompañados por estudios osteohistológicos. Tal como ocurre en otros casos, las interpretaciones sobre la identificación de posibles patologías se llevan a cabo mediante un estudio de histología comparada con formas actuales. Son numerosos los estudios paleopatológicos que han incluido análisis histológicos. Los mismos han permitido identificar patologías de distinto origen, incluyendo: traumas (p.ej., Straight *et al*., 2009; Hedrick *et al*., 2016), enfermedades retrovirales (p.ej., Chinsamy y Tumarkin Deratzian, 2009, Cerda *et al*., 2014a), infecciones bacterianas óseas (osteomielitis) (p.ej., García *et al*., 2017), infecciones respiratorias (p.ej., Surmik *et al*., 2018; Brum *et al*., 2021) y tumores (p.ej., Barbosa et al *et al*., 2016; González *et al*., 2017).

Sistemática

Los caracteres histológicos, incluyendo los microanatómicos, contienen información ecología y filogenética (Padian *et al*., 2001; Kriloff *et al*., 2008; Cubo *et al*., 2005; Legendre *et al*., 2014; Ponton *et al*., 2007). Se ha postulado que la variación en los caracteres osteohistológicos expresan (o contienen) una señal filogenética e información taxonómica diagnóstica (Cubo *et al*., 2021 y bibliografía allí citada). A partir de la identificación de características histológicas en árboles filogenéticos es posible determinar en qué momento de la historia evolutiva surgieron y en qué orden. A partir de estos patrones, se pueden deter-

minar sinapomorfias, convergencias y reversiones en los linajes. Una vez detectadas las características dentro de un árbol, es posible vincular las mismas con patrones fisiológicos y/o metabólicos de los linajes (p.ej., Padian *et al*., 2001). Estas metodologías han arrojado información importante respecto de los hábitos de vida en formas actuales y fósiles (p.ej., Canoville y Laurin, 2009). Si bien se evalúan diversos parámetros histológicos, existen algunos con mayor señal filogenética que otros (p.ej., microanatomía, vascularización; Cubo *et al*., 2005; Legendre *et al*., 2014). Asimismo, dependiendo del tamaño de la muestra (es decir, el grupo taxonomico, p ej., anfibios o amniotas) está la factibilidad de encontrar señal filogenetica o no. Existen, por ejemplo, algunas características osteohistológicas que han sido identificadas como sinapomorfías, como el hueso endocondral en Osteictios o el hueso acelular en teleosteos (Legendre *et al*., 2012, y bibliografía allí citada). Por otro lado, el hueso diploe ha sido considerado como un carácter plesiomórfico para las tortugas (Scheyer, 2007b). Es importante destacar que este tipo de estudios debe ser realizado uti-

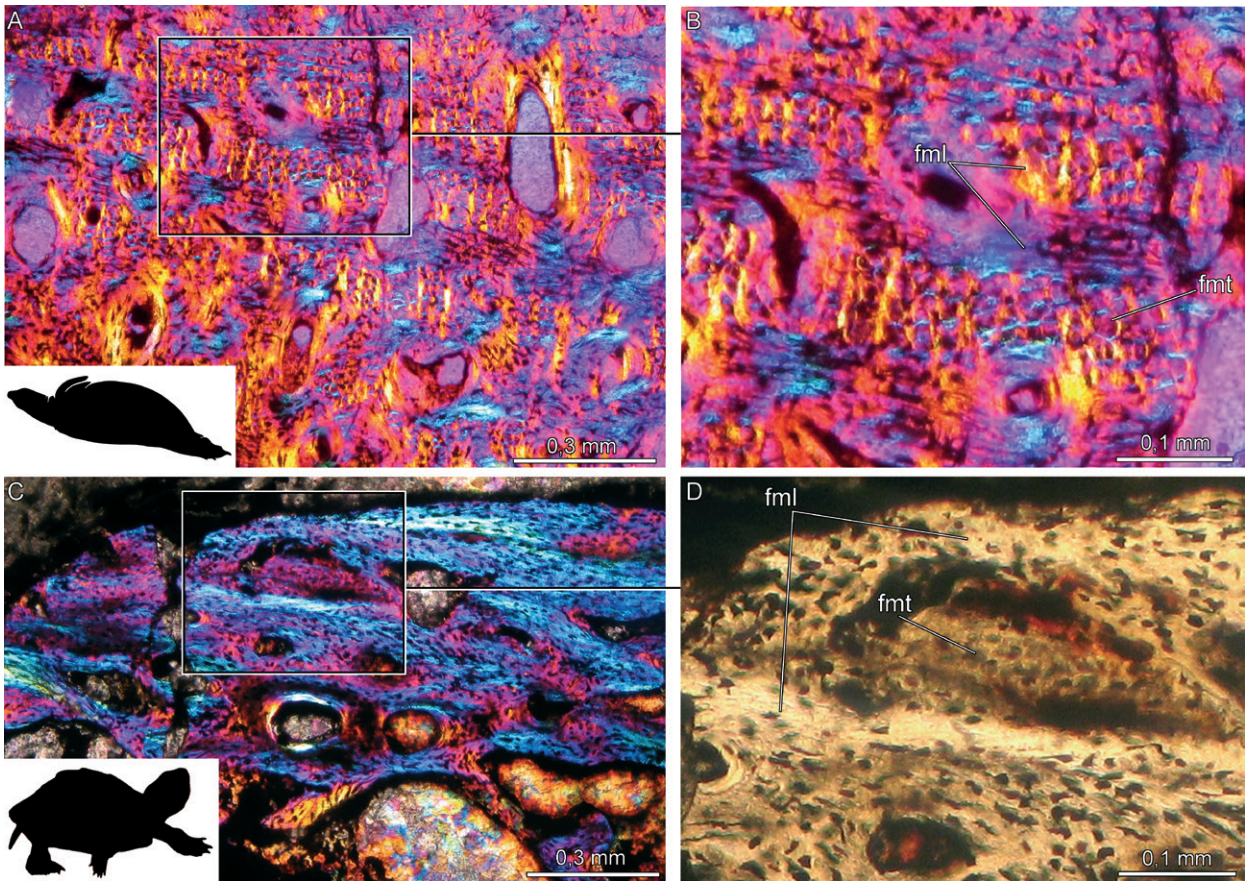


Figura 9.14: Variación histológica en palcas de tortugas. **A, B,** Vista general (**A**) y detalle (**B**) de la microestructura de una placa costal correspondiente a una tortuga fósil de la familia Trionychidae. El patrón de organización espacial de las fibras colágenas mineralizadas representa un carácter único de este clado dentro de las tortugas, permitiendo su identificación taxonómica a partir de restos muy fragmentarios. Al patrón de organización espacial se lo denomina "plywood". **C, D,** Vista general (**C**) y detalle (**D**) de la microestructura fósil de una tortuga basal fósil. Nótese que si bien la misma exhibe fibras colágenas mineralizadas, si distribución espacial es completamente diferente al ilustrado en Trionychidae. Todas las imágenes fotos corresponden a secciones transversales. **A-C,** Luz polarizada con filtro lambda. **D,** Luz normal. Abreviaturas: **fml**: fibras mineralizadas seccionadas de forma longitudinal; **fmt**: fibras mineralizadas seccionadas de forma transversal.

lizando comparativamente diferentes metodologías y una amplia muestra filogenética (Legendre *et al*., 2014). A partir de estudios filogenéticos basados en caracteres histológicos se han puesto a prueba numerosas hipótesis respecto de la evolución de los vertebrados, siendo uno de los últimos estudios, el análisis de la evolución de la endotermia en los tetrápodos (Legendre y Davesne, 2020).

La aplicación de la osteohistología abordando problemáticas sistémicas ha sido utilizada en los últimos años dentro de especies de tortugas fósiles. Particularmente a partir del estudio de la microestructura ósea de los caparazones de formas fósiles y vivientes se han reportado características particulares en tortugas de caparazón blando (es decir trioníquidos). Las placas costales de los trioníquidos se caracterizan por un elevado grado de ordenamiento espacial de fibras colágenas mineralizadas (es decir fibras estructurales) que conforman la porción más externa de las mismas (Figura 9.14). Puesto que dicho rasgo ha sido sólo reportado para trioníqidos, su presencia ha permitido la asignación taxonómica de restos fósiles fragmentarios a este clado de tortugas (p. ej., Vlachos *et al*., 2015).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Bernardo González Riga, Editor Responsable, y a Leonardo Ortiz David y María Belén Tomaselli, Editores Asociados, por la invitación a participar del libro con este capítulo.

REFERENCDIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abdalla, O. (1979). Ossification and mineralization in the tendons of the chicken (*Gallus domesticus*). *Journal of Anatomy*, *129*(Pt 2), 351–359.

Andrews, R. M. (1982). Patterns of growth in reptiles. En C. Gans y F. H. Pough (Eds.), *Biology of the Reptilia*, Volume 13. Academic Press, (pp. 273–320). New York.

Avis, V. (1959). The relation of the temporal muscle to the form of the coronoid process. *American Journal of Physical Anthropology*, *17*(2), 99–104.

Bailleul, A. M., Hall, B. K., y Horner, J. R. (2012). First evidence of dinosaurian secondary cartilage in the post-hatching skull of *Hypacrosaurus stebingeri* (Dinosauria, Ornithischia). *PLoS ONE*, *7*(4), e36112.

Bailleul, A. M., Hall, B. K., y Horner, J. R. (2013). Secondary cartilage revealed in a non-avian dinosaur embryo. *PLoS ONE*, *8*(2), e56937.

Bailleul, A. M., O'Connor, J., y Schweitzer, M. H. (2019). Dinosaur paleohistology: review, trends and new avenues of investigation. *PeerJ*, *7*, e7764.

Banks, W. J. (1996). *Histología veterinaria aplicada. Segunda Edición*. M. Moderno (Ed.). México D.F.

Barbosa, F. H. S., Marinho, T. S., Iori, F. V. y Paschoa, L. S. (2016). A case of infection in a Aeolosaurini (Sauropoda) dinosaur from the Upper Cretaceous of São Paulo, southeastern Brazil, and the impact on its life. *Cretaceous Research*, *96*, 1–5.

Benjamin, M., Evans, E. J., y Copp, L. (1986). The histology of tendon attachments to bone in man. *Journal of anatomy*, *149*, 89–100

Benjamin, M., Kumai, T., Milz, S., Boszczyk, B. M., Boszczyk, A. A., y Ralphs, J. R. (2002). The skeletal attachment of tendons-tendon 'entheses'. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular y Integrative Physiology*, *133*(4), 931–945.

Bergot, C., y Buffrénil, V de. (2021). Aging and senescence processes in the skeleton. En V. de Buffrénil, A. J. de Ricqlès, L. Zylberberg, y K. Padian (Eds.), *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology* (pp. 385–398). CRC Press.

Berkovitz, B. K. B., Holland, G. R., y Moxham, B. L. (2002). *Oral anatomy histology and embryology* (3rd ed). Oxford: Elsevier Books.

Bernardo, J. (1993). Determinants of maturation in animals. *Trends in Ecology y Evolution*, *8*(5), 66–173.

Bhat, M. S., Chinsamy, A., y Parkington, J. (2019).

Long bone histology of *Chersina angulata*: Interelement variation and life history data. *Journal of morphology*, *280*(12), 1881–1899.

Bjorndal, K. A., Bolten, A. B., Dellinger, T., Delgado, C., y Martins, H. R. (2003). Compensatory growth in oceanic loggerhead sea turtles: response to a stochastic environment. *Ecology*, *84*(5), 1237–1249.

Botha Brink, J., y Smith, R. M. H. (2011) Osteohistology of the Triassic archosauromorphs *Prolacerta*, *Proterosuchus*, *Euparkeria*, and *Erythrosuchus* from the Karoo Basin of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *31*, 1238–1254.

Bourdon, E., Castanet, J., Ricqlès, A de., Scofield, R. P., Tennyson, A. J. D., Lamrous, H., y Cubo, J. (2009). Bone growth marks reveal protracted growth in New Zealand Kiwi (Aves, Apterygidae). *Biology Letters*, *5*(5), 639–642.

Boyd, C. A., Cleland, T. P., y Novas, F. E. (2011). Osteogenesis, homology, and function of the intercostal plates in ornithischian dinosaurs (Tetrapoda, Sauropsida). *Zoomorphology*, *130*(4), 305–313.

Brink, K. S., Chen, Y-C., Wu, Y-N., Liu, W-M., Shieh, D-B., Huang, T. D., Sun, C-K., y Reisz, R. R. (2016). Dietary adaptions in the ultrastructure of dinosaur dentine. *Journal of the Real Society Interface*, *13*, 20160626._

Britt, B. B. (1997). Postcranial Pneumaticity. En P. J. Currie, y K. Padian (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs* (pp. 590–593). Academic Press, San Diego.

Brown, T. K., Nagy, K. A., y Morafka, D. J. (2005). Costs of growth in tortoises. *Journal of Herpetology*, *39*(1), 19–23.

Brum, A. S., Bandeira, K. L., Holgado, B., Souza, L. G., Pegas, R. V., Sayao, J. M., Campos, D. A., y Kellner, A. W. A. (2021). Palaeohistology and palaeopathology of an Aeolosaurini (Sauropoda: Titanosauria) from Morro do Cambambe (Upper Cretaceous, Brazil). *Spanish Journal of Paleontology*, *36*, 1–18.

Buchwitz, M., Witzmann, F., Voigt, S., y Golubev, V. (2012), Osteoderm microstructure indicates the presence of a crocodylian-like trunk bracing system in a group of armoured basal tetrapods. *Acta Zoologica*, *93*, 260–280.

Buffrénil, V. de, Amson, E., Quilhac, A., Voeten, D., y Laurin, M. (2021). Microanatomical features of bones and their basic measurement. En V. de Buffrénil, A. J. de Ricqlès, L. Zylberberg, y K. Padian (Eds.), *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology* (pp. 59–80). CRC Press.

Buffrénil, V. de, Ricqlès, A. de, De Ray, C. E., y Domning, D. P. (1990). Bone histology of the ribs of the archaeocetes (Mammalia: cetacea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, *10*(4), 455–466.

Buffrénil, V. de, y Francillon Vieillot, H. (2001). Ontogenetic changes in bone compactness in male and female Nile monitors (*Varanus niloticus*). *Journal of Zoology*, *254*(4), 539–546.

Buffrénil, V. de, y Mazin, J. M. (1990). Bone histology of the ichthyosaurs: comparative and functional interpretation. *Paleobiology*, *16*(4), 163–178.

Buffrénil, V. de, y Quilhac, A. (2021a). Bone tissue types: A brief account of currently used categories. En V. de Buffrénil, A. J. de Ricqlès, L. Zylberberg, y K. Padian (Eds.), *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology* (pp. 147–190). CRC Press.

Buffrénil, V. de, y Quilhac, A. (2021b). Bone remodeling. En V. de Buffrénil, A. J. de Ricqlès, L. Zylberberg, y K. Padian (Eds.), *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology* (pp. 229–246). CRC Press.

Buffrénil, V. de, y Zylberberg, L. (2021). Remarks on metaplastic processes in the skeleton. En V. de Buffrénil, A. J. de Ricqlès, L. Zylberberg, y K. Padian (Eds.), *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology* (pp. 247–258). CRC Press.

Cabrera, D. A., Cione, A. L., y Cozzuol, M. A. (2012). Tridimensional angel shark jaw elements (Elasmobranchii, Squatinidae) from the Miocene of Southern Argentina. *Ameghiniana*, *49*(1), 126–131.

Caldwell, M. W., Budney, L. A., y Lamoureux, D. O. (2003). Histology of tooth attachment tissues in the Late Cretaceous mosasaurid *Platecarpus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *23*(3), 622–630.

Canoville, A., y Laurin, M. (2009). Microanatomical diversity of the humerus and lifestyle in lissamphibians. *Acta Zoologica*, *90*(2), 110–122.

Canoville, A., Schweitzer, M. H., y Zanno, L. (2020). Identifying medullary bone in extinct avemetatarsalians: challenges, implications and perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *375*(1793), 20190133.

Carlson, S. J. (1990). Vertebrate dental structure. En J. G. Carter (Ed.), *Skeletal biomineralization: Patterns, processes, and evolutionary Trends* (pp. 531–556). New York: Van Nostrand Reinhold.

Castanet, J. (2006). Time recording in bone microstructures of endothermic animals; functional relationships. *Compe Rendu Palevol*, *5*(3–4), 629–635.

Castanet, J., y Baez, M. (1991). Adaptation and evolution in Gallotia lizards from the Canary Islands: age, growth, maturity and longevity. *Amphibia-Reptilia*, *12*(1), 81–102.

Castanet, J., Croci, S., Aujard, F., Perret, M., Cubo, J., y De Margerie, E. (2004). Lines of arrested growth in bone and age estimation in a small primate: *Microcebus murinus*. *Journal of Zoology*, *263*(1), 31–39.

Castanet, J., Francillon Vieillot, H., Meunier, F. J., y Ricqlès, A. de. (1993). Bone and individual aging. En B. K. Hall (Ed.), *Bone* (pp. 245–283). CRC Press, Boca Raton, Florida.

Castanet, J., Rogers, K. C., Cubo, J., y Jacques Boisard, J. (2000). Periosteal bone growth rates in extant ratites (ostrich and emu). Implications for assessing growth in dinosaurs. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences-Series III-Sciences de la Vie*, *323*(6), 543–550.

Cerda, I. A. (2009). Consideraciones sobre la histogénesis de las costillas cervicales en los dinosaurios saurópodos. *Ameghiniana*, *46*(1), 193–198.

Cerda, I. A., Casal, G., Martínez, R., y Ibiricu, L. (2015b). Histological evidence for a supraspinous ligament in sauropod dinosaur. *Royal Society Open Science*, *2*, 150369.

Cerda, I. A., Chinsamy, A., y Pol, D. (2014). Unusual endosteally formed bone tissue in a Patagonian basal sauropodomorph dinosaur. *The Anatomical Record*, *297*(8), 1385–1391.

Cerda, I. A., Desojo, J. B., y Scheyer, T. M. (2018). Novel data on aetosaur (Archosauria, Pseudosuchia) osteoderm microanatomy and histology: palaeobiological implications. *Palaeontology*, *61*(5), 721–745.

Cerda, I. A., García, R. A., Powell, J. E., y López, O. (2015a). Morphology, microanatomy and histology of titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) osteoderms from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *35*(1), e905791.

Cerda, I. A., Salgado, L., y Powell, J. E. (2012). Extreme postcranial pneumaticity in sauropod dinosaurs from South America. *Paläontologische Zeitschrift*, *86*(4), 441–449.

Cerda, I. A., y Powell, J. E. (2010). Dermal armor histology of *Saltasaurus loricatus*, an Upper Cretaceous sauropod dinosaur from Northwest Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, *55*(3), 389–398.

Charnov, E. L., Turner, T. F., y Winemiller, K. O. (2001). Reproductive constraints and the evolution of life histories with indeterminate growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *98*(16), 9460–9464.

Chinsamy, A. (1994). Dinosaur bone histology: implications and inferences. *The Paleontological Society Special Publications*, 7, 213–228.

Chinsamy, A. (2005). *The microstructure of dinosaur bone: Deciphering biology with fine-scale techniques*. Johns Hopkins University Press, Baltimore

Chinsamy, A., Buffetaut, E., Canoville, A., y Angst, D. (2014). Insight into the growth dynamics and systematic affinities of the Late Cretaceous *Gargantuavis* from bone microstructure. *Naturwissenschaften*, *101*(5), 447–452.

Chinsamy, A., Chiappe, L. M., Marugán Lobón, J., Chunling, G., y Fengjiao, Z. (2013). Gender identification of the Mesozoic bird *Confuciusornis sanctus*. *Nature Communications*, *4*, 1381.

Chinsamy, A., Chiappe, L.M., y Dodson, P. (1994). Growth rings in Mesozoic birds. *Nature*, *368*(6468), 196–197.

Chinsamy, A., Codorniu, L., y Chiappe, L. (2009). Palaeobiological implications of the bone histology of *Pterodaustro guinazui*. *The Anatomical Record*, *292*, 1462–1477.

Chinsamy, A., Hanrahan, S. A., Neto, M., y Seely, M. (1995). Skeletochronological assessment of age in *Angolosaurus skoogi*, a cordylid lizard living in an aseasonal environment. *Journal of Herpetology*, *29(3)*, 457–460.

Chinsamy, A., Marugán Lobón, J., Serrano, F. J., y Chiappe, L. (2019). Osteohistology and life history of the basal pygostylian, *Confuciusornis sanctus*. *The Anatomical Record*, *303*, 949–962.

Chinsamy, A., y Dodson, P. (1995). Inside a dinosaur bone. *American Scientist*, *83*, 174–181.

Chinsamy, A., y Tumarkin Deratzian, A. (2009). Pathologic bone tissues in a turkey vulture and a nonavian dinosaur: implications for interpreting endosteal bone and radial fibrolamellar bone in fossil dinosaurs. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, *292*(9), 1478–1484.

Cole, A. G., y Hall, B. K. (2004). The nature and significance of invertebrate cartilages revisited: distribution and histology of cartilage and cartilage-like tissues within the *Metazoa. Zoology (Jena)*, *107*(4), 261–273.

Cooper, R. R., Misol, S., y Stimmel, P. (1970). Tendon and ligament insertion: a light and electron microscopic study. *The Journal of Bone and Joint Surgery*, *52*(1), 1–170.

Cormack, D. H. (1988). *Histología de Ham. Novena edición*. Interamericana, Mc Graw Hill.

Cubo, J., Legendre, L. J., y Laurin, M. (2021). Phylogenetic Signal in Bone Histology. En V. de Buffrénil, A. J. de Ricqlès, L. Zylberberg, y K. Padian (Eds.), *Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology* (pp. 617–625). CRC Press.

Cubo, J., Legendre, P., Ricqlès, A. de, Montes, L., de Margerie, E., Castanet, J., y Desdevises, Y. (2008).

Phylogenetic, functional, and structural components of variation in bone growth rate of amniotes. *Evolution y Development*, *10*, 217–227.

Cubo, J., Le Roy, N., Martinez Maza, C., y Montes, L. (2012). Paleohistological estimation of bone growth rate in extinct archosaurs. *Paleobiology*, *38*, 335–349.

Cubo, J., Ponton, F., Laurin, M., De Margerie, E. D., y Castanet, J. (2005). Phylogenetic signal in bone microstructure of sauropsids. *Systematic Biology*, *54*(4), 562–574.

Currey J. D. (2002). *Bones: Structure and Mechanics*. Princeton University Press. Princeton.

Currey, J. D., y Alexander, R. M. (1985). The thickness of the walls of tubular bones. *Journal of Zoology*, *206*(4), 453–468.

Curry, K. A. (1999). Ontogenetic histology of *Apatosaurus* (Dinosauria: Sauropoda): new insights on growth rates and longevity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *19*, 654–665.

Curry Rogers, K., Whitney, M., D'Emic, M. D., y Bagley B. (2016). Precocity in a tiny titanosaur from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science*, *352*, 450–454.

Curtin, A. J. (2006). *Bone growth strategies and skeletochronological age estimates of desert tortoise (Gopherus agassizii) populations* (Tesis doctoral. Drexel University, Philadelphia, pp.198. Inédito).

Dacke, C. G., Arkle, S., Cook, D. J., Wormstone, I. M., Jones, S., Zaidi, M., y Bascal, Z. A. (1993). Medullary bone and avian calcium regulation. *Journal of Experimental Biology*, *184*(1), 63–88.

Dean, M. N., y Summers, A. P. (2006). Mineralized cartilage in the skeleton of chondrichthyan fishes. *Zoology*, *109*, 164–168.

Dean, M. N., Ekstrom, L., Monsonego Ornan, E., Ballantyne, J., Witten, P. E., Riley, C., Habraken, W., y Omelon, S. (2015). Mineral homeostasis and regulation of mineralization processes in the skeletons of sharks, rays and relatives (Elasmobranchii). *Seminars in Cell y Developmental Biology*, *46*, 51–67.

Delatte, M., Von den Hoff, J. W., Van Rheden, R. E. M., y Kuijpers Jagtman, A. M. (2004). Primary and secondary cartilages of the neonatal rat: the femoral head and the mandibular condyle. *European Journal of Oral Sciences*, *112*, 156–162.

Edgren, R. A. (1960). A seasonal change in bone density in female musk turtles, *Sternothaerus odoratus* (Latreille). *Comparative Biochemistry and Physiology*, *1*(3), 213–217.

Elsey, R. M., y Wink, C. S. (1986). The effects of estradiol on plasma calcium and femoral bone structure in alligators (*Alligator mississippiensis*). *Comparative Biochemistry and physiology. A, Comparative Physiology*, *84*(1), 107–110.

Erickson, G. M. (1996). Incremental lines of von Ebner in dinosaurs and the assessment of tooth replacement rates using growth line counts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *93*, 14623–14627.

Erickson, G. M. (2005). Assessing dinosaur growth patterns: a microscopic revolution. *Trends in ecology y evolution*, *20*(12), 677–684.

Erickson, G. M. (2014). On dinosaur growth. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, *42*, 675–697.

Erickson, G. M., y Druckenmiller, P. S. (2011). Longevity and growth rate estimates for a polar dinosaur: a *Pachyrhinosaurus* (Dinosauria: Neoceratopsia) specimen from the North Slope of Alaska showing a complete developmental record. *Historical Biology*, *23*(4), 327–334.

Fawcett, D. W. (1942). The amedullary bones of the Florida manatee (*Trichechus latirostris*). *American Journal of Anatomy*, *71*(2), 271–309.

Fawcett, D. W. (1998). *Tratado de Histología Bloom-Fawcett* (Ed). McGraw-Hill, Madrid.

Felts, W. J. (1959). Transplantation studies of factors in skeletal organogenesis. I. The subcutaneously implanted immature long-bone of the rat and mouse. *American Journal of Physical Anthropology*, *17*(3), 201–215.

Fernández, G. J. (1998). *Ecología reproductiva del ñandú común, Rhea americana.* (Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, pp. 208. Inédito).

Francillon Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F. J., Sire, J. Y., Zylberberg, L., y Ricqlès, A. de (1990). Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En J. G. Carter (Ed.), *Skeletal biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*, *Volumen 1*. (pp. 471–548). Van Nostrand Reinhold, New York.

García, R. A., Cerda, I. A., Heller, M., Rothschild, B. M., y Zurriaguz, V. L. (2017). The first evidence of osteomyelitis in adult sauropod (Dinosauria: Saurischia). *Lethaia*, *50*, 227–236.

Garrone, M. C., Cerda I. A., y Tomassini, R. (2019). Ontogenetic variability in the limb bones histology of Plains vizcacha (*Lagostomus maximus*, Chinchillidae, Rodentia): implications for life history and its application in the fossil record. *Historical Biology*, *33*(4), 558–573.

Geneser, F. (2003). *Histología*, *3era Edición*. Editorial Médica Panamericana, España.

Grigg, G., y Kirshner, D. (2015). *Biology and Evolution of Crocodylians*. CSIRO Publishing, Melbourne, Clayton South.

Gómez, S., García, A. J., Luna, S., Kierdorf, U., Kierdorf, H., Gallego, L., y Landete Castillejos, T.

(2013). Labeling studies on cortical bone formation in the antlers of red deer (*Cervus elaphus*). *Bone*, *52*(1), 506–515.

González, R., Gallina, P. A., y Cerda, I.A. (2017). Multiple paleopathologies in the dinosaur *Bonitasaura salgadoi* (Sauropoda: Titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, *79*, 159–170.

Guarino, F. M., Andreone, F., y Angelini, F. (1998). Growth and longevity by skeletochronological analysis in *Mantidactylus microtympanum*, a rain-forest anuran from southern Madagascar. *Copeia*, *1998*, 194–198.

Habib, M. B., y Ruff, C. B. (2008). The effects of locomotion on the structural characteristics of avian limb bones. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *153*(3), 601–624.

Haines, R. W. (1942). The evolution of epihyses and of endochondral bone. *Biological Reviews*, *17*, 267–292.

Haines, R. W., y Mohuidin, A. (1968). Metaplastic bone. *Journal of Anatomy*, *10*, 527–538.

Hall, B. K. (2005). *Bone and Cartilage: Developmental and Evolutionary Skeletal Biology*. Elsevier Academic Press. London.

Halliday, T. R., y Verrell, P. A. (1988). Body size and age in amphibians and reptiles. *Journal of Herpetology*, *22*, 253–265.

Hedrick, B., Gao, C., Tumarkin Deratzian, A., Shen, C., Holloway, J., Zhang, F., Hankenson, K., Liu, S., Anné, J. y Dodson, P. (2016). An injured *Psittacosaurus* (Dinosauria: Ceratopsia) from the Yixian Formation (Liaoning, China): Implications for *Psittacosaurus* biology. *Anatomical Record*, 299, 897–906.

Hemelaar, A. S., y Van Gelder, J. J. (1980). Annual growth rings in phalanges of *Bufo bufo* (Anura, Amphibia) from the Netherlands and their use for age determination. *Netherlands Journal of Zoology*, *30*, 129–135.

Hieronymus, T. L. (2002). *Microanatomical correlates of muscle attachment and their implications for muscular reconstruction*. (Tesis doctoral. Montana State University-Bozeman, pp. 99. Inédito).

Hieronymus, T. L. (2006). Quantitative microanatomy of jaw muscle attachment in extant diapsids. *Journal of Morphology*, *267*, 954–967.

Hill, R. V. (2005). Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of amniota: the importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. *Systematic Biology*, *54*, 530–547.

Hone, D. W. E., Farke, A. A. y Wedel, M. J. (2016). Ontogeny and the fossil record: what, if anything, is an adult dinosaur? *Biology Letters*, *12*, 20150947.

Horner, J. R., Padian, K., y Ricqlès, A de. (2001). Comparative osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs: developmental and behavioral implications for dinosaurs. *Paleobiology*, *27*, 39–58.

Horner, J. R., Woodward, H. N., y Bailleul, A. M. (2016). Mineralized tissues in dinosaurs interpreted as having formed through metaplasia: A preliminary evaluation. *Comptes Rendus Palevol*, *15*, 176–196.

Houssaye, A., Martin Sander, P., y Klein, N. (2016). Adaptive patterns in aquatic amniote bone microanatomy-more complex than previously thought. *Integrative and Comparative Biology*, *56*(6), 1349–1369.

Houssaye, A., Xu, F., Helfen, L., De Buffrénil, V., Baumbach, T., y Tafforeau, P. (2011). Three-dimensional pelvis and limb anatomy of the Cenomanian hind-limbed snake *Eupodophis descouens*i (Squamata, Ophidia) revealed by synchrotron-radiation computed laminography. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *31*(1), 2–7.

Hoyte, D. A., y Enlow, D. H. (1966). Wolff's law and the problem of muscle attachment on resorptive surfaces of bone. *American Journal of Physical Anthropology*, *24*, 205–213.

Hübner, T. R. (2012). Bone histology in *Dysalotosaurus lettowvorbecki* (Ornithischia: Iguanodontia)–variation, growth, and implications. *PLoS One*, *7*(1), e29958.

Hutton, J. M. (1986). Age determination of living Nile crocodiles from the cortical stratification of bone. *Copeia*, *1986*, 332–341.

Ibrahim, N., Sereno, P. C., Dal Sasso, C., Maganuco, S., Fabbri, M., Martill, D. M., Zouhri, S., Myhrvold, N., y Iurino, D. A. (2014). Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. *Science*, *345*, 1613-1616.

Ims, R. A. (1990). The ecology and evolution of reproductive synchrony. *Trends in Ecology y Evolution*, *5*, 135–140.

Jones, S. J., y Boyde, A. (1974). The organization and gross mineralization patterns of the collagen fibres in Sharpey fibre bone. *Cell and Tissue Research*, *148*, 83–96.

Kardong, K. (2007). *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution*. Singapur: McGraw Hill.

Kerley, E. R. (1965). The microscopic determination of age in human bone. *American Journal of Physical Anthropology*, *23*(2), 149–163.

Klein, N., Christian, A., y Sander, P. M. (2012). Histology shows that elongated neck ribs in sauropod dinosaurs are ossified tendons. *Biology Letters*, *8*, 1032–1035.

Klein, N., y Sander, P. M. (2007). Bone histology and

growth of the prosauropod *Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837 from the Norian bonebeds of Trossingen (Germany) and Frick (Switzerland). *Special Papers in Palaeontology*, *77*,169–206.

Klein, N., y Sander, P. M. (2008). Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, *34*(2), 247–263.

Klein, N., Scheyer, T., y Tütken, T. (2009). Skeletochronology and isotopic analysis of a captive individual of *Alligator mississippiensis* Daudin, 1802. *Fossil Record*, *12*, 121–131.

Klein, N., Verrière, A., Sartorelli, H., Wintrich, T., y Fröbisch, J. (2019). Microanatomy and growth of the mesosaurs *Stereosternum tumidum* and *Brazilosaurus sanpauloensis* (Reptilia, Parareptilia). *Fossil Record*, *22*(2), 91–110.

Klevezal, G. A. (1996). *Recording structures of mammals. Determination of age and reconstruction of life history*. CRC Press, Balkema, Rotterdam.

Klinger, R. C., y Musick, J. A. (1992). Annular growth layers in juvenile loggerhead turtles (*Caretta caretta*). *Bulletin of Marine Science*, *51*, 224–230.

Kofron, C. P. (1990). The reproductive cycle of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*). *Journal of Zoology*, *221*, 477–488.

Köhler, M., y Moyà Solà, S. (2009). Physiological and life history strategies of a fossil large mammal in a resource-limited environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*(48), 20354–20358.

Köhler, M., Marín Moratalla, N., Jordana, X., y Aanes, R. (2012). Seasonal bone growth and physiology in endotherms shed light on dinosaur physiology. *Nature*, *487*, 358–361.

Kriloff, A., Germain, D., Canoville, A., Vincent, P., Sache, M., y Laurin, M. (2008). Evolution of bone microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference. *Journal of Evolutionary Biology*, *21*, 807–826.

Lambertz, M., Bertozzo, F., y Sander, P. M. (2018). Bone histological correlates for air sacs and their implications for understanding the origin of the dinosaurian respiratory system. *Biology Letters*, *14*(1), 20170514.

Landis, W. J., y Silver, F. H. (2002). The structure and function of normally mineralizing avian tendons. *Comparative Biochemistry and Physiology*, *Part A*, *133*, 1135–1157.

Laurin, M., Canoville, A., y Germain, D. (2011). Bone microanatomy and lifestyle: a descriptive approach. *Comptes Rendus Palevol*, *10*(5-6), 381–402.

Leary, C. J., Fox, D. J., Shepard, D. B., y Garcia, A. M. (2005). Body size, age, growth, and alternative mating tactics in toads: satellite males are smaller but not younger than calling males. *Animal Behaviour*, *70*, 663–671.

LeBlanc, A. R. H., Brink, K. S., Cullen, T. M., y Reisz, R. R. (2017) Evolutionary implications of tooth attachment versus tooth implantation: a case study using dinosaur, crocodilian, and mammal teeth. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *37*(5), e1354006.

Lee, A. H., y Werning, S. (2008). Sexual maturity in growing dinosaurs does not fit reptilian growth models. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(2), 582–587.

Legendre, L. J., Bourdon, E., Scofield, R. P., Tennyson, A. J., Lamrous, H., Ricqlès, A. de, y Cubo, J. (2014). Bone histology, phylogeny, and palaeognathous birds (Aves: Palaeognathae). *Biological Journal of the Linnean Society*, *112*(4), 688–700.

Legendre, L. J., y Davesne, D. (2020). The evolution of mechanisms involved in vertebrate endothermy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *375*(1793), 20190136.

Legendre, L., Le Roy, N., Martinez Maza, C., Montes, L., Laurin, M., y Cubo, J. (2012). Phylogenetic signal in bone histology of amniotes revisited. *Zoologica Scripta*, *42*(1), 44–53.

Levrat–Calviac, V., y Zylberberg, L. (1986). The structure of the osteoderms in the gekko: *Tarentola mauritanica*. *The American Journal of Anatomy*, *176*, 437–466.

Litzgus, J. D., y Brooks, R. J. (1998). Growth in a cold environment: body size and sexual maturity in a northern population of spotted turtles, *Clemmys guttata*. *Canadian Journal of Zoology*, *76*(5), 773–782.

Locke, M. (2004). Structure of long bones in mamals. *Journal of Morphology*, *262*, 546–565.

Margerie, E., Cubo, J., y Castanet, J. (2002). Bone typology and growth rate: testing and quantifying 'Amprino's rule' in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Comptes rendus biologies*, *325*, 221–230.

Margerie, E. D., Robin, J. P., Verrier, D., Cubo, J., Groscolas, R., y Castanet, J. (2004). Assessing a relationship between bone microstructure and growth rate: a fluorescent labelling study in the king penguin chick (*Aptenodytes patagonicus*). *Journal of Experimental Biology*, *207*, 869–879.

Martin, R. B., Burr, D. B., Sharkey, N. A., y Fyhrie, D. P. (2015). Growth, modeling and remodeling of bone. En R. B. Martin, D. B. Burr, N. A. Sharkey, D. P. Fyhrie (Eds.), *Skeletal Tissue Mechanics*, *2nd edition* (pp. 95–173), New York: Springer Science + Business Media.

Mattox, N. T. (1935). Annular rings in the long bones of turtles and their correlation with size. *Papers in Zoology*, *28*, 255–256.

Meers, M. B. (2002). Cross-sectional geometric

properties of the crocodylian humerus: an exception to Wolff's Law?. *Journal of Zoology*, *258*(3), 405–418.

Mitchell, J., y Sander, P. M. (2014). The three-front model: a developmental explanation of long bone diaphyseal histology of Sauropoda. *Biological Journal of the Linnean Society*, *112*(4), 765–781.

Mitchell, J., Sander, P. M., y Stein, K. (2017). Can secondary osteons be used as ontogenetic indicators in sauropods? Extending the histological ontogenetic stages into senescence. *Paleobiology*, *43*(2), 321–342.

Montes, L., Castanet, J., y Cubo, J. (2010). Relationship between bone growth rate and bone tissue organization in amniotes: first test of Amprino's rule in a phylogenetic context. *Animal Biology*, *60*(1), 25–41.

Montoya Sanhueza, G., y Chinsamy, A. (2017). Long bone histology of the subterranean rodent *Bathyergus suillus* (Bathyergidae): ontogenetic pattern of cortical bone thickening. *Journal of Anatomy*, *230*(2), 203–233.

Moss, M. L. (1969). Comparative histology of dermal sclerifications in reptiles. *Acta Anatomica*, *73*, 510–533.

Nacarino Meneses, C., y Köhler, M. (2018). Limb bone histology records birth in mammals. *PLoS ONE*, *13*(6), e0198511.

Nakajima, Y., Hirayama, R., y Endo, H. (2014). Turtle humeral microanatomy and its relationship to lifestyle. *Biological Journal of the Linnean Society*, *112*, 719–734.

Newbrey, M. G., Siversson, M., Cook, T. D., Fotheringham, A. M., y Sanchez, R. L. (2015). Vertebral morphology, dentition, age, growth, and ecology of the large lamniform shark *Cardabiodon ricki*. *Acta Palaeontologica Polonica*, *60*(4), 877–897.

O'Connor, P. M. (2006). Postcranial pneumaticity: an evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstructionof pulmonary anatomy in archosaurs. *Journal of Morfology*, *267*, 1199–1226.

Organ, C. L., y Adams, J. (2005). The histology of ossified tendon in dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *25*, 602–613.

Padian, K. (2013). Why study the bone microstructure of fossil tetrapods? En K. Padian y E. T. Lamm (Eds.), *Bone Histology of Fossil Tetrapods* (pp. 1–12). Berkeley: University of California Press.

Padian, K., Ricqlès, A. de, y Horner, J. R. (2001). Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature*, *412*, 405–408.

Patnaik, B. K., y Behera, H. N. (1981). Age-determination in the tropical agamid garden lizard, *Calotes versicolor* (Daudin), based on bone histology. *Experimental Gerontology*, *16*, 295–307.

Paul, M. J., Zucker, I., y Schwartz, W. J. (2008). Tracking the seasons: the internal calendars of vertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *363*(1490), 341–361.

Pawlina, W. (2020). *Ross Histología: Texto y atlas. Correlación con Biología Molecular y Celular*, *8va Edición*. Lippincott Williams y Wilkins.

Peabody, F. E. (1961). Annual growth zones in living and fossil vertebrates. *Journal of Morphology*, *108*, 11–62.

Pereyra, M. E., Bona, P., Cerda, I. A., Jannello, J. M., De La Fuente, M. S., y Desántolo, B. (2020). Growth dynamics and body size evolution of South American long-necked chelid turtles: A bone histology approach. *Acta Palaeontologica Polonica*, *65*(3), 535–545.

Ponce, D. A., Desojo, J. B., y Cerda, I. A. (2022). Palaeobiological inferences of the aetosaur *Aetosauroides scagliai* (Archosauria: Pseudosuchia) based on microstructural analyses of its appendicular bones. *Historical Biology*, 1–12.

Ponce, D. A., Jimena Trotteyn, M., Cerda, I. A., Fiorelli, L. E., y Desojo, J. B. (2021). Osteohistology and paleobiological Inferences of Proterochampsids (Eucrocopoda: Proterochampsia) from the Chañares Formation (Late Ladinian–Early Carnian), La Rioja, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *41*(2), e1926273.

Ponton, F., Montes, L., Castanet, J., y Cubo, J. (2007). Bone histological correlates of high-frequency flapping flight and body mass in the furculae of birds: a phylogenetic approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, *91*(4), 729–738.

Quemeneur, S., Buffrénil, V. de, y Laurin, M. (2013). Microanatomy of the amniote femur and inference of lifestyle in limbed vertebrates. *Biological Journal of the Linnean Society*, *109*(3), 644–655.

Quilhac, A., Ricqlès, A. de, Lamrous, H., y Zylberberg, L. (2014). *Globuli ossei* in the long bones of *Pleurodeles waltl* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). *Journal of Morphology*, *275*, 1226–1237.

Reid, R. E. H. (1990). Zonal "growth rings" in dinosaurs. *Modern Geology*, *15*, 19–48.

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

Reid, R. E. H. (1997a). Histology of bones and teeth. En P. J. Currie y K. Padian (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs* (pp. 329–339). Academic Press, San Diego,

Reid, R. E. H. (1997b). How dinosaur grew. En J. O. Farlow y M. K. Brett Surman (Eds.), *The Complete Dinosaur* (pp. 307–316). Indiana University Press, Bloomington y Indianopolois.

Rhodin, A. J. (1985). Comparative chondro-osseous development and growth of marine turtles. *Copeia*, *1985*, 435–447.

Ricqlès, A. de. (1979). Quelques remarques sur l'histoire evolutive des tissus squelettiques chez les vertebres et plus particulièrement chez les tetrapodes. *Annee Biologique*, *18*(1–2), 1–35.

Ricqlès, A. de. (1980). Tissue structure of the dinosaur bone: functional significance and possible relation to dinosaur physiology. En R. D. K. Thomas y E. C. Olson (Eds.), *A coold look of the warm-blooded dinosaurs* (pp. 103–139). Westview press, Boulder.

Ricqlès, A. de. (1983) Cyclical growth in the long limbs bone of a sauropod dinosaur. *Acta Palaentologica Polonica*, *28*, 225–232.

Ricqlès, A. de, Bourdon, E., Legendre, L. J., y Cubo, J. (2016). Preliminary assessment of bone histology in the extinct elephant bird *Aepyornis* (Aves, Palaeognathae) from Madagascar. *Comptes Rendus Palevol*, *15*, 197–208.

Ricqlès, A., Meunier, F. J., Castanet, J., y Francillon Viellot, H. (1991). Comparative microstructure of bone. En B. B. K. Hall (Ed.), *Bone*, *Bone matrix and bone specific products*, *Volumen 3* (pp. 1–78). CRC press, Boca Raton, Florida.

Ricqlès, A., Padian, K., Knoll, F., y Horner, J. R. (2008). On the origin of high growth rates in archosaurs and their relatives: Complementary histological studies on Triassic archosauriforms and the problem of a "phylogenetic signal" in bone histology. *Annales de Paléontologie*, *94*, 57–76.

Rimblot Baly, F., Ricqlès, A. de y Zylberberg, L. (1995). Analyse paléohistologique d'une série de croissance partielle chez *Lapparentosaurus madagascariensis* (Jurassique moyen): Essai sur la dynamique de croissance d'un dinosaure sauropode. *Annales de Paléontologie (Invertébrés)*, 81, 49–86.

Roberts, E. D., Matlock, C. L., Joanen, T., McNease, L., y Bowen, M. (1988). Bone morphometrics and tetracycline marking patterns in young growing American alligators (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Wildlife Diseases*, *24*, 67–70.

Rothschild, B. M., y Martin, L. D. (2006). *Skeletal impact of disease* (Boletin 33, pp. 226). New Mexico Museum of Natural History and Science, Albuquerque.

Rothschild, B. (2009). Scientifically rigorous reptile and amphibian osseous pathology: Lessons for forensic herpetology from comparative and paleo-pathology. *Applied Herpetology*, *6*(1), 47–79.

Ruibal, R., y Shoemaker, V. (1984). Osteoderms in anurans. *Journal of Herpetology*, *18*, 313–328.

Sanchez, S., Dupret, V., Tafforeau, P., Trinajstic, K. M., Ryll, B., Gouttenoire, P. J., Wretman, L., Zylberberg, L., Peyrin, F., Ahlberg, P. E. (2013). 3D microstructural architecture of muscle attachments in extant and fossil vertebrates revealed by synchrotron microtomography. *PloS one*, *8*(2), e56992.

Sanchez, S., Ricqlès, A. de, Schoch, R. y Steyer, J. S. (2010), Developmental plasticity of limb bone microstructural organization in *Apateon*: histological evidence of paedomorphic conditions in branchiosaurs. *Evolution y Development*, *12*, 315–328.

Sanchez Villagra, M., Müller, H., Sheil, C. A., Scheyer, T. M., Nagashima, H., Kuratani, S. (2009) Skeletal development in the chinese soft-Shelled turtle *Pelodiscus sinensis* (Testudines: Trionychidae). *Journal of Morphology*, 270, 1381–1399.

Sander, P. M. (2000). Longbone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. *Paleobiology*, *26*, 466–488.

Sander, P. M. y Andrássy, P. (2006). Lines of arrested growth and long bone histology in Pleistocene large mammals from Germany: What do they tell us about dinosaur physiology? *Palaeontographica*, *A 277*, 143–159.

Sander, P. M., Klein, N., Stein, K. O. E. N., y Wings, O. (2011). Sauropod bone histology and implications for sauropod biology. En N. Klein, K. Remes, C. T. Gee, y P. M. Sander (Eds.), *Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the Life of Giants* (pp. 276–302). Indiana University Press, Bloomington.

Sander, P. M., Mateus, O. V., Laven, T., y Knötschke, N. (2006). Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature*, *441*, 739–741.

Scheyer, T. M. (2007a). Skeletal histology of the dermal armor of the placodontia: the ocurrence of "postcranial fibro-cartilaginous bone" and its developmental implications. *Journal of Anatomy*, *211*, 737–753.

Scheyer, T. M. (2007b). *Comparative bone histo-*

logy of the turtle shell (carapace and plastron): implications for turtle systematics, functional morphology, and turtle origins. (Tesis Doctoral, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Universidad de Bonn, Alemania. Pp. 343). URN: http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:hbz:5N-12299; URL: http://hss.ulb.uni-bonn.de/2007/1229/1229.htm.

Scheyer, T. M., y Sander, P. M. (2004). Histology of ankylosaur osteoderms: implications for systematics and function. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *24*, 874–893.

Schweitzer, M. H., Wittmeyer, J. L., y Horner, J. R. (2005). Gender-specific reproductive tissue in ratites and *Tyrannosaurus rex*. *Science*, *308*(5727), 1456–1460.

Scott, J. H. (1957). Muscle growth and function in relation to skeletal morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, *15*, 197–234.

Shimada, K. (1997). Periodic marker bands in vertebral centra of the Late Cretaceous lamniform shark, *Cretoxyrhina mantelli*. *Copeia*, *1997*, 233–235.

Smirina, E. M. (1994). Age determination and longevity in amphibians. *Gerontology*, *40*, 133–146.

Snover, M. L., y Hohn, A. A. (2004). Validation and interpretation of annual skeletal marks in loggerhead (*Caretta caretta*) and Kemp's ridley (*Lepidochelys kempii*) sea turtles. *Fishery Bulletin*, *102*(4), 682–692.

Snover, M. L., y Rhodin, A. G. (2008). Comparative ontogenetic and phylogenetic aspects of chelonian chondro-osseous growth and skeletochronology. En J. Wyneken, M. H. Godfrey, y V. Bels (Eds.), *Biology of Turtles* (pp. 17–43). CRC Press, Boca Raton.

Starck, J. M., y Chinsamy, A. (2002). Bone microstructure and developmental plasticity in birds and others dinosaurs. *Journal of Morphology*, *245*, 232–246.

Stein, K., Csiki, Z., Rogers, K. C., Weishampel, D. B., Redelstorff, R., Carballido, J. L., y Sander, P. M. (2010). Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(20), 9258–9263.

Stein, K., y Prondvai, E. (2014). Rethinking the nature of fibrolamelar bone: an integrative biological revision of sauropod plexiform bone formation. *Biological Reviews*, *89*, 24–47.

Straight, W. H., Davis, G. L., Skinner, H. C. W., Haims, A., McClennan, B. L., y Tanke, D. H. (2009). Bone lesions in hadrosaurs: Computed Tomographic Imaging as a guide for paleohistologic and stable-isotopic analysis. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *29*(2), 315–325.

Surmik, D., Szczygielski, T., Janiszewska, K., y Rothschild, B. M. (2018). Tuberculosis-like respiratory infection in 245-million-year-old marine reptile suggested by bone pathologies. *Royal Society open science*, *5*(6), 180225.

Suzuki, H. K. (1963). Studies on the osseous system of the slider turtle. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *109*, 351–410.

Swartz, S. M., Bennett, M. B., y Carrier, D. R. (1992). Wing bone stresses in free flying bats and the evolution of skeletal design for flight. *Nature*, *359*(6397), 726–729.

Taylor, M. A. (2000). Functional significance of bone ballastin in the evolution of buoyancy control strategies by aquatic tetrapods. *Historical Biology*, *14*(1-2), 15–31.

Taylor, T. G., y Moore, J. H. (1953). Avian medullary bone. *Nature*, *172*, 504–505.

Tucker, A. D. (1997). Validation of skeletochronology to determine age of freshwater crocodiles (*Crocodylus johnstoni*). *Marine and Freshwater Research*, *48*, 343–351.

Tumarkin Deratzian, A. R. (2007). Fibrolamellar bone in wild adult *Alligator mississippiensis*. *Journal of Herpetology*, *41*, 341–345.

Turvey, S. T., Green, O. R., y Holdaway, R. N. (2005). Cortical growth marks reveal extended juvenile development in New Zealand moa. *Nature*, *435*, 940–943.

Vickaryous, M. K., y Hall, B. K. (2006). Osteoderm morphology and development in the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenartha, Cingulata). *Journal of Morphology*, *267*, 1273–1283.

Vickaryous, M. K., y Sire, J-.Y. (2009). The integumentary skeleton of tetrapods: origin, evolution, and development. *Journal of Anatomy*, *214*, 441–464.

Vlachos, E., Cerda, I. A., y Tsoukala, E. (2015). The first record of a soft-shelled turtle (Testudines: Pan-Trionychidae) from southern Balkans (Pliocene, Gefira, N. Greece) and new information from bone histology. *The Science of Nature*, *102*(7), 1–9.

Wall, W. P. (1983). The correlation between high limb-bone density and aquatic habits in recent mammals. *Journal of Paleontology*, *57*(2), 197–207.

Washburn, S. L. (1947). The relation of the temporal muscle to the form of the skull. *The Anatomical Record*, *99*, 239–248.

Waskow, K., y Mateus, O. (2017). Dorsal rib histology of dinosaurs and a crocodylomorph from western Portugal: skeletochronological impli-

cations on age determination and life history traits. *Comptes Rendus Palevol*, *16*, 425–439.

Wedel, M. J. (2005). Postcranial skeletal pneumaticity in sauropods and its implications for mass estimates. En J. A. Wilson y K. Curry Rogers (Eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology* (pp. 201–228). University of California Press, Berkeley.

Wedel M. J., Cifelli, R. L., y Sanders, R. K. (2000). Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontologica Polonica*, *45*, 343–388.

Wilbur, H. M. (1975). A growth model for the turtle *Chrysemys picta*. *Copeia*, *1975*, 337–343.

Windholz, G. J., y Cerda, I. A. (2021). Paleohistology of two dicraeosaurid dinosaurs (Sauropoda; Diplodocoidea) from La Amarga Formation (Barremian–Aptian, Lower Cretaceous), Neuquén Basin, Argentina: Paleobiological implications. *Cretaceous Research*, *128*, 104965.

Wink, C. S., y Elsey, R. M. (1986). Changes in femoral morphology during egg-laying in Alligator mississippiensis. *Journal of Morphology*, *189(2)*, 183–188

Wink, C. S., Elsey, R. M., y Hill, E. M. (1987). Changes in femoral robusticity and porosity during the reproductive cycle of the female alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Morphology*, *193*, 317–321.

Woodward, H. N., y Lehman, T. (2009). Bone histology and microanatomy of *Alamosaurus sanjuanensis* (Sauropoda: Titanosauria) from the Maastrichtian of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, *29*, 807–821.

Woodward, H., Padian, K., y Lee, A. H. (2013). Skeletochronology. En K. Padian y E. T. Lamm (Eds.), *Bone Histology of Fossil Tetrapods* (pp. 195–216). Berkeley: University of California Press.

Zug, G. R. (1991). Age determination in turtles. *Society for Study of Amphibians and Reptiles. Herpetological Circular*, *20*, 1–28.

Zug, G. R., Wynn, A. H., y Ruckdeschel, C. (1986). Age determination of loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*, by incremental growth marks in the skeleton. *Smithsonian contributions to Zoology*, *427*,1–34.

ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES EN EL ESTUDIO DE VERTEBRADOS FÓSILES

- Laura Domingo[1, 2]
- Dánae Sanz-Pérez[1, 3]

[1]Departamento de Geodinámica, Estratigrafía y Paleontología, Facultad Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, Calle José Antonio Novais 12, 28040, Madrid, España.

[2]Earth and Planetary Sciences Department, University of California Santa Cruz, 1156 High Street Santa Cruz, California, 95064, USA.

[3]Departamento de Geología Sedimentaria y Cambio Medioambiental. Instituto de Geociencias (CSIC, UCM). Calle Severo Ochoa 7, 28040, Madrid, España.

INTRODUCCIÓN

Las perturbaciones climáticas y ambientales dan lugar a profundos cambios en las biotas que pueden ocasionar mecanismos irreversibles tales como procesos de extinción de especies, pérdida de ecosistemas o migraciones en masa, entre otros. Por ello, la investigación de patrones de variabilidad climática y ambiental del pasado geológico constituye una potente herramienta para caracterizar la magnitud, duración y direccionalidad del cambio global actual, ayudando a evaluar y predecir potenciales consecuencias ante escenarios futuros tal como informa el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (Masson-Delmotte *et al*., 2013; IPCC 2021).

Diversos aspectos y materiales estudiados en el registro sedimentario, y que denominamos "paleoarchivos" muestran un inmenso potencial para estos estudios, dado que a) son muy variados (p.ej., fósiles, sedimentos, espeleotemas), b) registran un amplio rango de variables climáticas y ambientales (p.ej., temperatura, precipitación, vegetación), c) proporcionan información temporal y geográfica a diferentes escalas (p.ej., diaria *vs.* estacional *vs.* anual, local *vs.* regional *vs.* global), y d) permiten indagar periodos cálidos como análogos de la situación actual en escenarios de intensa emisión de gases de efecto invernadero (p.ej., Cretácico final, Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno, Óptimo Climático del Mioceno).

La aplicación de técnicas biogeoquímicas como lo es el análisis de isótopos estables en fósiles constituye una herramienta altamente informativa al permitir caracterizar procesos de cambio global del pasado, así como determinar los mecanismos y las respuestas a nivel abiótico y biótico ante dichos procesos, incluso en intervalos temporales que van más allá de los registros instrumentales (Koch, 2007; Zachos *et al*., 2008; Domingo *et al*., 2009, 2012a, 2012b, 2013a, 2013b, 2015a, 2015b, 2017a, 2017b, 2020; Sanz-Pérez *et al*., 2020, 2024, 2025).

El análisis de isótopos estables en fósiles dio lugar al nacimiento de una rama de la Paleontología conocida como Paleontología Isotópica cuyos albores se sitúan en las décadas de los años 40 y 50 cuando distintos investigadores descubren que las relaciones existentes entre los isótopos de oxígeno analizados en los fósiles brindaban información sobre las condiciones físicas y químicas del ambiente donde los organismos habitaron, especialmente en lo referente a la temperatura ambiental. La gran mayoría de los estudios iniciales se realizaron sobre esqueletos fósiles de carbonato y fosfato de organismos marinos (Urey, 1947, 1948; Urey *et al*., 1951; Epstein et al, 1953; Emiliani, 1954). Harold C. Urey fue el pionero en la aplicación de la geoquímica isotópica al cálculo de las paleotemperaturas. Organizó un laboratorio de isótopos en la Universidad de Chicago y junto a sus colaboradores estudió el fraccionamiento de los isótopos de oxígeno entre el agua del mar y las rocas calizas, logrando estimar las paleotemperaturas de los océanos primitivos, uno de los mayores logros de la geoquímica moderna (Urey, 1947).

Los isótopos son átomos cuyo núcleo contiene el mismo número de protones y por tanto el mismo número atómico (Z), pero distinto número de neutrones y por tanto diferente número másico o masa atómica (A). El término isótopo procede del griego isos = mismo y topos = lugar, debido a que los isótopos de un elemento ocupan la misma posición en la tabla periódica. En la notación científica, los isótopos se expresan del siguiente modo: ${}^{A}_{Z}E$, donde A es el número másico (suma de protones y neutrones presentes en el núcleo) y Z es el número atómico (número de protones) del elemento E. Los isótopos pueden dividirse en dos grandes grupos: isótopos estables e isóto-

pos inestables (o radioactivos). El número de isótopos estables es de 300, mientras que hasta la fecha se han descubierto alrededor de 1200 isótopos inestables. Solo existen 21 elementos de la tabla periódica que poseen únicamente un isótopo estable. Todos los demás elementos presentan al menos dos isótopos estables. Uno de esos isótopos suele ser el más abundante, normalmente aquellos con menor número de neutrones o menor masa atómica, mientras que los isótopos menos abundantes de un determinado elemento son aquellos con un mayor número de neutrones o mayor masa atómica (Hoefs, 1997).

En elementos con baja masa atómica y cuando la diferencia de masas entre los distintos isótopos de un elemento es suficientemente alta se produce un fraccionamiento isotópico propiciado por factores físicos, químicos o biológicos. El fraccionamiento isotópico determina la abundancia y ordenación de isótopos estables de un elemento en la estructura atómica de un compuesto o material. La magnitud de este fraccionamiento isotópico se ve incrementada con la disminución de la temperatura pero además, en el caso de los fósiles, el fraccionamiento también se verá afectado por otros factores tales como el valor isotópico del agua en el que habitaron determinados organismos, el tipo de dieta o la fisiología del organismo cuyos restos llegan hasta nosotros. El fraccionamiento isotópico es, por tanto, el proceso más significativo que afecta a la abundancia y distribución de los isótopos estables en el material de estudio (en nuestro caso los fósiles) y que determina su utilización en estudios de Paleoclimatología, Paleoecología, Paleobiogeografía, Paleofisiología y Tafonomía, entre otros (Hoefs, 1997; Faure y Mensing, 2005).

Los fósiles muestran en su estructura mineral (calcita, aragonito, apatito, sílice, etc.) una concentración determinada de isótopos estables de los elementos que los integran y que registran cambios en parámetros paleoclimáticos, paleoambientales y paleobiológicos de gran interés para la reconstrucción de las condiciones del pasado.

La composición isotópica de un determinado material se suele expresar en geoquímica a través de la notación δ (McKinney *et al*., 1950):

$$\delta = (R_A - R_{St} / R_{St}) \times 10^3 \ (‰)$$

donde R_A es la relación isotópica de la muestra de estudio y se estima, mediante espectrometría de masas, como la cantidad de isótopo pesado del elemento A dividido entre la cantidad de isótopo ligero del elemento A. R_{St} es la relación isotópica del estándar o patrón considerado en cada caso.

El uso de materiales de referencia (estándares o patrones) cuyos valores isotópicos son conocidos universalmente, constantes y que sirven como estándares internacionales es necesario por dos razones: (1) es más preciso proporcionar valores relativos de δ de un determinado compuesto que valores absolutos, de ahí que sea necesario comparar la relación isotópica de la muestra frente a la del estándar y (2) se posibilita la comparación del valor de δ entre diferentes laboratorios.

Los estándares internacionales más utilizados en Paleontología Isotópica son VSMOW (Vienna Standard Mean Ocean Water) para oxígeno e hidrógeno, VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite) para oxígeno y carbono, N_2 AIR (nitrógeno atmosférico) para nitrógeno y CDT (Canyon Diablo Troillite) para azufre. El valor total de δ se multiplica por 10^3 (x 1000) debido a que los valores reales de las variaciones isotópicas en la naturaleza suelen ser muy pequeños. De esta manera se trabaja con cifras mayores y por tanto, más operativas (Hoefs, 1997).

El análisis de isótopos estables se realiza

mediante el uso de espectrómetros de masas. Estos analizan masa/carga (m/z) de determinadas moléculas al ser ionizadas por un haz de electrones producido habitualmente por una corriente eléctrica o un plasma. Las moléculas ionizadas con abundancias variables de isótopos estables son aceleradas por un tubo semicircular o analizador donde un imán separa las moléculas según su masa/carga siguiendo el concepto de fuerza de Lorentz:

$$r = mv / zB$$

donde r es el radio de la trayectoria seguida por los iones a analizar, m es la masa del ión, v es la velocidad con la que el ión entra en la sección magnética, z es la carga del ión y B el campo magnético. De acuerdo a esta ecuación, aquellos iones con mayor masa (mayor proporción de isótopos pesados) seguirán un radio menor. Finalmente, el colector integrado por varias copas de Faraday y amplificadores permite la detección de las abundancias de isótopos estables en una determinada muestra (Figura 10.1).

En el caso de fósiles de vertebrados es necesario llevar a cabo un tratamiento químico de las muestras antes de proceder a su análisis mediante espectrometría de masas (ver protocolos en Domingo *et al.*, 2009, 2012a, b, 2017a, b, 2020). Este capítulo se centra en la metodología para el análisis de isótopos estables sobre dichos fósiles. Se analizan aquí los procedimientos en aquellos elementos cuya relación isotópica es frecuentemente estudiada (carbono, oxígeno y nitrógeno), como así tam-

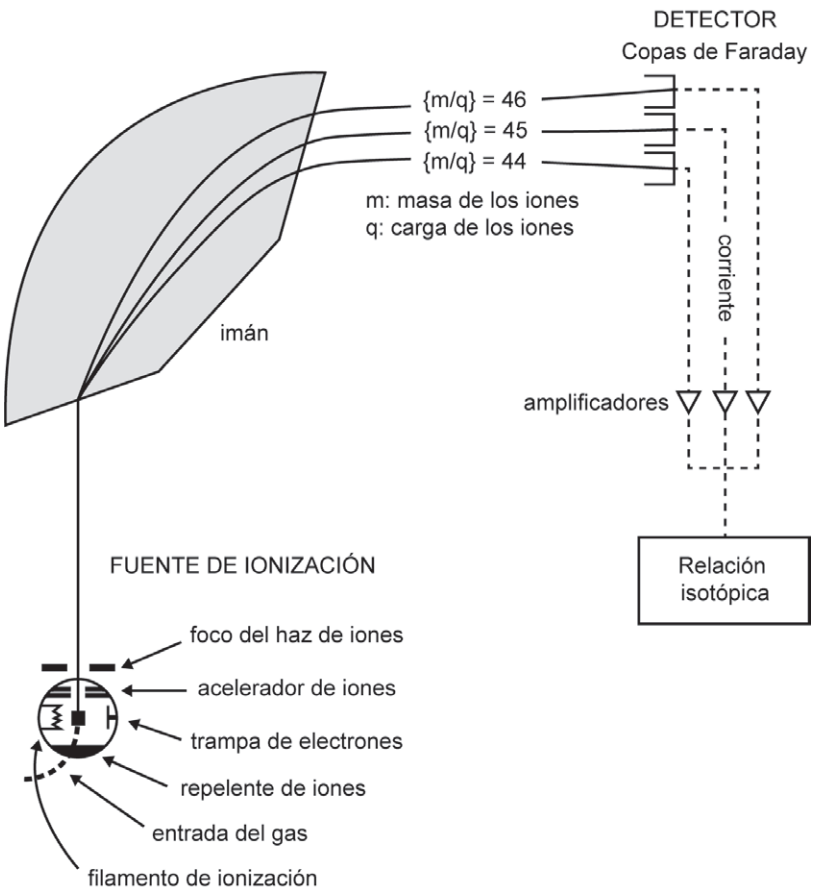


Figura 10.1. Esquema simplificado de un espectrómetro de masas para el análisis de CO_2. Imagen libre de Copyright modificada de https://en.wikipedia.org/wiki/Mass_spectrometry#/media/File:Mass_Spectrometer_Schematic.svg

bién en otros elementos menos comúnmente analizados. También se hace mención sobre procesos de alteración diagenética en fósiles de vertebrados y cómo detectarlos. Por último, se exponen tres casos de estudio que sirven de ejemplo sobre el el uso y la aplicación de las técnicas isotópicas.

METODOLOGÍA

Análisis de isótopos estables

El bioapatito es el mineral del que está compuesto el tejido óseo (huesos y dientes) de los vertebrados. Se trata de un tejido conjuntivo mineralizado muy vascularizado e inervado que está estructurado en laminillas de matriz osteoide calcificada. La disposición de estas laminillas es la que determina que el hueso sea cortical o esponjoso. Ambos están constituidos por osteonas. El hueso cortical o compacto se estructura en conductos de Havers recubiertos de laminillas en disposición concéntrica donde se sitúan los osteocitos. El hueso esponjoso o trabecular lo constituyen laminillas óseas en forma de red que delimitan cavidades areolares en cuyo interior se encuentra médula ósea. Tanto el hueso cortical como el esponjoso contienen células especializadas, matriz orgánica y fase mineral (Fernández-Tresguerres Hernández-Gil *et al.*, 2006). La fase mineral consiste en una red esquelética de bioapatito (principalmente hidroxiapatito en tejido óseo actual) recorrida por conductos sanguíneos e integrado por fibras de colágeno. El hidroxiapatito presenta una fórmula general de (Ca_{10} [PO_4,CO_3]$_6$ [OH, CO_3]$_2$) (Koch, 1998) con diferentes posiciones de intercambio con otros elementos del entorno. El anión CO_3^{-2} es analizado para la obtención de los valores de $\delta^{18}O_{CO3}$ y $\delta^{13}C$, mientras que el anión PO_4^{-3} es el seleccionado para la obtención del valor de $\delta^{18}O_{PO4}$. La composición isotópica del oxígeno en bioapatito puede, por tanto, ser analizada en la fracción de carbonato o fosfato.

Es necesario conocer el periodo de mineralización de cada tejido óseo pues ello nos permitirá identificar qué momento de la vida del animal se está considerando en cada análisis isotópico. La mineralización del esmalte tiene lugar en momentos iniciales de la vida de los vertebrados, mientras que el hueso (y en menor medida la dentina y la isopedina de las escamas de algunos peces) experimenta una continua remodelación durante la vida del mismo de manera que los valores isotópicos de cada tejido proporciona información sobre el momento de su mineralización (Koch, 1998; Kohn y Cerling, 2002). De este modo, los valores isotópicos obtenidos a partir del análisis isotópico del esmalte dental proporcionan información sobre las primeras etapas de la vida de un animal, mientras que los valores de hueso (y dentina e isopedina) nos informarán sobre estadios intermedios a finales de la vida del animal (p.ej., Koch, 1998, 2007; Clementz, 2012).

El esmalte dental (y también la ganoina presente en las escamas de algunos peces) se caracteriza por ser el tejido más resistente frente a la alteración diagénetica dado que presenta un mayor tamaño de los cristales de bioapatito en comparación con el mostrado por los huesos (alrededor de 200 veces más), un menor contenido en materia orgánica, una menor porosidad y una mayor pureza mineralógica frente al cemento de los dientes y los huesos. La dentina presenta una porosidad intermedia entre el esmalte y el hueso (LeGeros, 1981; Kohn y Cerling, 2002). En fósiles de vertebrados con una antigüedad ma-

yor al Pleistoceno tardío se analiza preferentemente el esmalte dental (o ganoina) dada su mayor resistencia ante procesos de alteración *post-mortem*, mientras que en fósiles desde el Pleistoceno tardío en adelante es posible obtener señales isotópicas originales en bioapatito de esmalte, dentina, cemento y hueso, si bien es indispensable realizar análisis previos que nos informen sobre el grado de alteración diagenética sobre todo en el caso de la dentina, el cemento y el hueso (Stuart-Williams and Schwarcz 1997; Kohn y Cerling, 2002). El análisis de isótopos estables en dentición de vertebrados se ha centrado con mayor frecuencia en taxones de tamaño mediano y grande debido a la dificultad del muestreo del esmalte dental de los microvertebrados. Las nuevas técnicas de espectrometría de masas acoplada a ablación por láser permiten superar esta limitación.

En fósiles de vertebrados con edades de Pleistoceno tardío en adelante es posible realizar, además, análisis de isótopos estables en el colágeno preservado en el hueso. El colágeno es una proteína que se dispone en fibras y que supone el 90-95% del contenido orgánico del tejido óseo. Constituye alrededor del 20% de la masa del hueso, incluyendo materia orgánica y tejido mineral (LeGeros, 1981; Clementz, 2012). En el colágeno se suelen analizar principalmente las composiciones isotópicas de carbono ($\delta^{13}C$) y nitrógeno ($\delta^{15}N$) (y en menor medida de azufre, oxígeno e hidrógeno). Aún cuando los fósiles seleccionados tengan una edad propicia para la extracción y análisis del colágeno, diferentes procesos tafonómicos pueden dar lugar a una degradación y deficiente preservación, o alteración del mismo (p.ej., condiciones muy áridas y cálidas previas al enterramiento). Es por ello que previamente al análisis de isótopos estables es necesario comprobar que la diagénesis no ha borrado la señal isotópica original.

La Tabla 10. 1 muestra un resumen de las

Tabla 10. 1. Principales sistemas isotópicos usados en Paleontología de Vertebrados. Se indica el material analizado en cada caso y sus aplicaciones.

Sistema isotópico	Material analizado en fósiles de vertebrados	Aplicaciones en Paleontología de Vertebrados
$\delta^{13}C$	Bioapatito, colágeno, cáscaras de huevos, otolitos, compuestos específicos (p.ej., aminoácidos, ácidos grasos).	Dieta, hábitat, interacciones tróficas, cálculo de precipitación, estacionalidad, migraciones, fisiología del aparato digestivo.
$\delta^{18}O$	Bioapatito, colágeno, cáscaras de huevos, otolitos, compuestos específicos (p.ej., aminoácidos, ácidos grasos).	Hábitat, cálculo de temperaturas, estacionalidad, migraciones, termorregulación.
$\delta^{15}N$	Colágeno, compuestos específicos.	Dieta, hábitat, interacciones tróficas, migraciones, fisiología del aparato digestivo.
δD	Colágeno, compuestos específicos.	Hábitat, dieta, estacionalidad, migraciones.
$^{87}Sr/^{86}Sr$	Bioapatito.	Hábitat, migraciones.
$\delta^{34}S$	Bioapatito, colágeno.	Hábitat, dieta, migraciones.
$\delta^{44}Ca$	Bioapatito.	Dieta, interacciones tróficas, hábitat.
$\delta^{26}Mg$	Bioapatito.	Dieta, interacciones tróficas, hábitat.
$\delta^{66}Zn$	Bioapatito.	Dieta, interacciones tróficas, hábitat.

aplicaciones e información aportada por los principales sistemas isotópicos empleados en el análisis de fósiles de vertebrados.

Carbono

El carbono (Z=6) es el cuarto elemento más abundante entre aquellos que componen el Sistema Solar por detrás del H, He y O (Hoefs, 1998). Este elemento presenta dos isótopos estables: ^{12}C y ^{13}C, cuya abundancia natural es del 98,89% y del 1,11%, respectivamente. Asimismo, presenta un isótopo inestable o radioactivo; ^{14}C, cuya abundancia es 10^{-10}% (Nier, 1950)

El gas utilizado en los análisis de espectrometría de masas que miden el valor de la composición isotópica del carbono ($\delta^{13}C$) es el CO_2 y el estándar internacional empleado es VPDB. El análisis de $\delta^{13}C$ del carbonato del bioapatito se realiza a través de un espectrómetro de masas acoplado a sistema de acondicionamiento de carbonatos, mientras que el valor de $\delta^{13}C$ del colágeno del hueso se lleva a cabo mediante espectrometría de masas acoplada a un analizador elemental.

Interesa conocer el valor de $\delta^{13}C$ en bioapatito y colágeno de vertebrados ya que este viene determinado por el tipo de nutrientes presentes en la dieta y, por lo tanto, permite reconstruir las interacciones tróficas en las comunidades analizadas (Tabla 10.1). En particular, el carbono en el bioapatito deriva del total de nutrientes asimilados (carbohidratos, lípidos y proteínas), mientras que el carbono en el colágeno procede principalmente de las proteínas de los nutrientes (Koch, 2007; Clementz, 2012).

En el caso de animales herbívoros, el valor de $\delta^{13}C$ en su bioapatito y colágeno registra la composición isotópica del carbono de la vegetación ingerida que a su vez está íntimamente ligada la ruta fotosintética realizada por cada planta, tipo C_3, tipo C_4 y CAM (O´Leary, 1988; Farquhar *et al.*, 1989; Ehleringer y Monson, 1993; Hayes, 2001; Strömberg, 2011).

Las plantas de tipo C_3 siguen la ruta fotosintética de Calvin-Benson, la componen principalmente árboles, arbustos o matorrales y hierbas de zonas frías y templadas, y constituyen el 85% de la vegetación terrestre. Esta ruta fotosintética inhibe la fijación del isótopo más pesado del carbono (^{13}C) presente en el CO_2 atmosférico absorbido por las plantas (de donde procede el carbono de la materia vegetal). Es decir, los tejidos vegetales en esta ruta fotosintética fijan preferencialmente el isótopo ligero (^{12}C). Las plantas de tipo C_3 muestran valores medios de $\delta^{13}C$ de −27‰ (VPDB), en un rango desde −36 a −22‰ (VPDB). Los valores más bajos (más negativos) corresponden a entornos boscosos cerrados, mientras que los valores más altos (menos negativos) se obtienen en arbustos y hierbas de zonas más abiertas.

Las plantas de tipo C_4, que siguen la ruta fotosintética de Hatch-Slack, incluyen hierbas de zonas cuya estación cálida coincide con la lluviosa y constituye alrededor del 5-10% de la vegetación terrestre. Este tipo de plantas muestra una menor discriminación ante el isótopo pesado o ^{13}C durante la fijación del CO_2 atmosférico, es decir no muestra tanta preferencia por la fijación del ^{12}C como las plantas de tipo C_3. Como consecuencia, las plantas de tipo C_4 registran valores de $\delta^{13}C$ más positivos que los de las plantas C_3. El valor medio de $\delta^{13}C$ de las plantas C_4 es de −13‰ (VPDB), en un rango desde −17 a −9‰ (VPDB).

La ruta fotosíntetica de cactus y suculentas se denomina CAM (Crassulacean Acid Metabolism) y estas plantas muestran valores de $\delta^{13}C$ intermedios entre los mostrados por

las plantas C_3 y las C_4. No obstante, este último tipo de vegetación no suele ser tenido en cuenta en reconstrucción de paleodietas pues en la actualidad no suele ser consumida de manera significativa por vertebrados, salvo contadas excepciones. Aparte de la ruta fotosintética, el valor de $\delta^{13}C$ de la vegetación también aparece determinado por otros factores fisiológicos y ecológicos como la eficiencia del uso del agua (i.e., una menor dependencia del agua promueve valores de $\delta^{13}C$ más altos en el tejido vegetal), exposición a la radiación solar (i.e., una mayor exposición a la radiación da lugar a valores de $\delta^{13}C$ más altos), salinidad del entorno (i.e., un entorno más salino está relacionado con valores de $\delta^{13}C$ más altos), temperatura ambiental (i.e., una temperatura más alta conduce a valores de $\delta^{13}C$ más altos), presión de CO_2 (i.e., una mayor presión de CO_2 promueve valores de $\delta^{13}C$ más bajos), entre otros (Ehleringer y Monson, 1993; Diefendorf *et al.*, 2010; Kohn, 2010).

El valor de $\delta^{13}C$ de la vegetación no queda directamente registrado en el bioapatito y colágeno de los herbívoros, sino que existe una diferencia en su valor derivada del fraccionamiento o discriminación trófica que, en el caso de $\delta^{13}C$ en bioapatito es de ~ +9 a + 15‰ (VPDB) (DeNiro y Epstein, 1978; Koch, 1998; Cerling y Harris, 1999; Passey *et al.*, 2005; Tejada-Lara *et al.*, 2018), mientras que en el caso de $\delta^{13}C$ en colágeno es de ~ +5‰ (Koch, 2007). El fraccionamiento o discriminación trófica es aquella diferencia que se observa entre el valor real de $\delta^{13}C$ en la dieta (p.ej., en el caso del análisis en vertebrados herbívoros correspondería a la vegetación consumida) y el valor de $\delta^{13}C$ del tejido analizado (p.ej., bioapatito o colágeno de vertebrados herbívoros) y que se produce por factores fisiológicos y metabólicos. Además, al trabajar con fósiles, es necesario también tener en cuenta los cambios que se han producido a lo largo del tiempo en el valor de $\delta^{13}C$ del CO_2 atmosférico tanto por motivos naturales como por causas antrópicas (p.ej., quema de combustibles fósiles) (Friedli *et al.*, 1986; Marino y McElroy, 1991).

En el caso de vertebrados carnívoros, el valor de $\delta^{13}C$ en su bioapatito y colágeno es un reflejo de la composición isotópica del carbono de su presa. También existe una diferencia debida al fraccionamiento o discriminación trófica que es del orden de ~ -1,1 a -1,5‰ (VPDB) en bioapatito y ~ +0 a +2‰ (VPDB) en colágeno (Bocherens and Drucker, 2003; Fox-Dobbs *et al.*, 2006; Clementz *et al.*, 2009). No obstante, en estudios en los que se requiere evaluar las relaciones depredador-presa en comunidades faunísticas del pasado, es necesario un análisis previo de diversas variables paleoecológicas como son la estructura de dicha comunidad (p.ej., diversidad de los taxones representados), el modo de vida de los taxones que integran la comunidad (p.ej., modo de caza de depredadores, carroñeo, hábito diurno/nocturno en depredadores y presas, entre otros) y cálculo de sus masas corporales ya que este parámetro determina las presas a las que un determinado depredador puede tener acceso.

En vertebrados acuáticos ectotermos, el valor de $\delta^{13}C$ en su bioapatito (hueso, ganoina, isopedina) y en otolitos viene determinado por su respiración, dieta y el agua en la que habitan (Vennemann *et al.* 2001; Biasatti 2004; Wurster y Patterson 2003; Koch, 2007), aunque en el caso de los otolitos su relación no es siempre sencilla de interpretar (Iacumin *et al.*, 1992). Finalmente, se ha analizado el valor de $\delta^{13}C$ en la calcita de cáscaras de huevos de dinosaurios y aves *sensu stricto*, ya que, en el caso de taxones herbívoros, este valor aparece principalmente controla-

do por la composición isotópica del carbono de la vegetación consumida, por lo que tambien permite la reconstrucción paleoambiental (Tabla 10.1) (Ségalen *et al.*, 2006; Riera *et al.*, 2013; Montanari *et al.*, 2013; Niespolo *et al.*, 2020).

Oxígeno

El oxígeno (Z = 8) es el elemento más abundante del planeta. Está presente en componentes gaseosos, líquidos y sólidos, la mayoría de los cuales son estables para amplios rangos de temperatura. El oxígeno presenta tres isótopos estables (Garlick, 1969): ^{16}O: 99,763%, ^{17}O: 0,0375% y ^{18}O: 0,1995%.

El CO_2 y el CO son los gases utilizados en los análisis de espectrometría de masas para medir el valor de la composición isotópica del oxígeno ($\delta^{18}O$); los estándares internacionales empleados son VSMOW y VPDB. El análisis de $\delta^{18}O$ en el carbonato ($\delta^{18}O_{CO3}$) de bioapatito se realiza a través de un espectrómetro de masas acoplado a sistemas de acondicionamiento de carbonatos, mientras que el análisis de $\delta^{18}O$ en fosfato ($\delta^{18}O_{PO4}$) de bioapatito se lleva a cabo mediante espectrometría de masas acoplada a un analizador elemental de conversión térmica (pirólisis).

El valor de $\delta^{18}O$ en bioapatito depende de la temperatura de mineralización, así como del valor de $\delta^{18}O$ del agua a partir del cual precipita dicho bioapatito (Kohn y Cerling, 2002). Es necesario hacer una distinción entre vertebrados ectotermos ("de sangre fría") y endotermos ("de sangre caliente"). En el primer caso, que incluye peces, anfibios y reptiles poiquilotermos (animales que no poseen mecanismos de termorregulación interna), el valor de $\delta^{18}O$ de su bioapatito estará íntimamente ligado a la temperatura del agua en la que viven los peces y de ingesta o entorno en el caso de anfibios y reptiles (Tabla 10.1) y al valor de $\delta^{18}O$ del agua del entorno (Vennemann *et al.*, 2001; Pucét *et al.*, 2003). En el segundo caso, que comprende animales endotermos (p.ej., mamíferos, aves) y también de algunos reptiles homeotermos (animales que sin disponer de mecanismos de termorregulación interna, pueden mantener su temperatura corporal constante), el valor de $\delta^{18}O$ de su bioapatito registra el valor de $\delta^{18}O$ de su agua corporal. Este último valor es un reflejo del flujo de oxígeno que es asimilado (O_2 y vapor de agua inspirados, agua bebida y obtenida de la dieta y O_2 de la dieta seca) y expulsado (excreción y CO_2, y vapor de agua expirado) del cuerpo del animal durante la mineralización del tejido óseo a analizar (Bryant y Froelich, 1995; Kohn, 1996). Se puede diferenciar entre animales endotermos (u homeotermos) que precisan beber agua de manera abundante para mantener sus requerimientos fisiológicos y metabólicos (denominados "bebedores obligados") y aquellos animales que cubren la mayor parte de sus necesidades hídricas a partir del agua ingerida a través de la dieta (denominados "bebedores no obligados") (Kohn, 1996; Levin *et al.*, 2006). Los "bebedores obligados" registran de manera más fiel el valor de $\delta^{18}O$ del agua meteórica, y por lo tanto, variaciones en la temperatura y en la humedad/sequedad del hábitat que ocupan. Extraer información de este tipo de individuos es más útil en reconstrucciones paleoclimáticas y paleoambientales (Tabla 10.1). Existen múltiples ecuaciones que permiten realizar de manera sencilla el cálculo del valor de $\delta^{18}O$ del agua meteórica y la temperatura ambiental a partir del valor de $\delta^{18}O$ del bioapatito (ver síntesis en Domingo

et al., 2012a, 2013a). Los "bebedores no obligados" registran el valor de $\delta^{18}O$ del agua de su dieta y son útiles en reconstrucciones paleoecológicas (Tabla 10.1) (Domingo *et al.*, 2013a, 2015a).

El aragonito presente en otolitos de algunos peces también puede proporcionar información útil en reconstrucción paleoclimática ya que su valor de $\delta^{18}O$ registra la temperatura del agua en la que habitan esos peces (Tabla 10.1) (Iacumin *et al.*, 1992; Patterson *et al.*, 1993; Zazzo *et al.*, 2006). En el caso de cáscaras de huevos en aves, el valor de $\delta^{18}O$ registra el valor de $\delta^{18}O$ del agua de ingesta y por tanto viene determinado por el grado de evapotranspiración del entorno (Ségalen *et al.*, 2006; Niespolo *et al.*, 2020). El valor de $\delta^{18}O$ en cáscaras de huevos en dinosaurios es más complicado de interpretar debido al desconocimiento de sus procesos de termorregulación y sobre la procedencia del agua de ingesta ("bebedores obligados" *vs* "bebedores no obligados") y es necesario complementar estos datos con los procedentes de otros estudios no isotópicos (Cojan *et al.*, 2003; Riera *et al.*, 2013; Montanari *et al.*, 2013).

Nitrógeno

El nitrógeno (Z = 7) está presente en nuestro planeta en un 99% en forma de N_2 atmosférico o N_2 disuelto en el océano, mientras que solo una pequeña parte (con gran importancia para los ciclos biológicos) se une a otros elementos como el H, O y C (Hoefs, 1998). El nitrógeno presenta dos isótopos estables (Nier, 1950): ^{14}N: 99,64% y ^{15}N: 0,36%.

El gas utilizado en los análisis de espectrometría de masas que miden el valor de la composición isotópica del nitrógeno ($\delta^{15}N$) es el N_2 y el estándar internacional empleado es N_2 AIR. El valor de $\delta^{15}N$ del colágeno del hueso se lleva a cabo mediante espectrometría de masas acoplada a un analizador elemental.

La composición isotópica del nitrógeno ($\delta^{15}N$) del colágeno preservado en material óseo fósil de vertebrados procede casi en su totalidad de las proteínas de los nutrientes y nos proporciona información sobre paleodieta, posición trófica, fisiología y condiciones ambientales y climáticas del pasado (Tabla 10.1) (ver síntesis en Koch, 2007). En general, la discriminación trófica entre el valor de $\delta^{15}N$ del colágeno y la dieta varía entre ~ +3 y +5‰ (N_2 AIR), de manera que entre cada nivel trófico existirá este enriquecimiento (Bocherens and Drucker, 2003; Sponheimer *et al.*, 2003a; Fox-Dobbs *et al.*, 2007; Koch, 2007).

El valor de $\delta^{15}N$ obtenido a partir del análisis del colágeno de vertebrados herbívoros registra la composición isotópica del nitrógeno de la vegetación consumida. La señal isotópica del nitrógeno de la vegetación (y por extensión la de los suelos) aparece controlada por factores bióticos y abióticos (p.ej., Sealy *et al.*, 1987; Högberg, 1997; Adams y Grierson, 2001; Evans, 2001; Sponheimer *et al.*, 2003ª, b; Murphy y Bowman, 2006). La temperatura y la precipitación (y por tanto, el agua disponible) ejercen una influencia significativa en la composición isotópica del nitrógeno de plantas y suelos de manera que en general, el valor de $\delta^{15}N$ disminuye en entornos fríos y con lluvia abundante y viceversa (Amundson *et al.*, 2003). En estudios paleontológicos que implican un área restringida en un momento temporal determinado donde se dan unas condiciones climáticas y ambientales homogéneas, el valor de $\delta^{15}N$ del colágeno de herbívoros terrestres registra el tipo de vegetación existente y la humedad del suelo y

ambiental (Fox-Dobbs *et al.*, 2008; Stevens *et al.*, 2008, 2014). Estudios realizados en vegetación actual muestran que el valor de $\delta^{15}N$ en hongos, líquenes y hierbas C_4 es mayor que el que se registra en árboles, arbustos y hierbas C_3 (Fox-Dobbs *et al.*, 2007; Cerling *et al.*, 2009; Bocherens *et al.*, 2015). También se han detectado valores de $\delta^{15}N$ más bajos en aquellas plantas que establecen simbiosis con hongos en sus raíces (micorrizas) (Bocherens *et al.*, 2015). No obstante, la calidad y cantidad de proteína ingerida en la dieta puede ser también un condicionante en la magnitud de la discriminación trófica pues influye en el valor de $\delta^{15}N$ del colágeno. De este modo, un herbívoro con una dieta baja en proteínas registrará valores de $\delta^{15}N$ más bajos que un herbívoro con una dieta rica en proteínas (Sponheimer *et al.*, 2003b; Fox-Dobbs *et al.*, 2007; Koch, 2007; Clementz *et al.*, 2009). Las diferentes fisiologías digestivas de los herbívoros (rumiantes y no rumiantes) también pueden dar lugar a diferencias en los valores de $\delta^{15}N$ de su colágeno de modo que los rumiantes suelen mostrar mayores valores isotópicos, aunque experimentos actuales de alimentación controlada en rumiantes y no rumiantes no aportan resultados concluyentes (Sponheimer *et al.*, 2003b; Coltrain *et al.*, 2004).

El valor de $\delta^{15}N$ obtenido a partir del análisis del colágeno de vertebrados carnívoros registra la composición isotópica del nitrógeno de sus presas con una diferencia debido a la discriminación trófica de ~ +3 y +5‰ (N_2 AIR) (Koch, 2007). Como se indicaba en el caso de $\delta^{13}C$, es necesario hacer un análisis paralelo sobre variables paleoecológicas de los taxones implicado en la evaluación de interacciones depredador-presa mediante el análisis de $\delta^{15}N$.

Otros sistemas isotópicos analizados en vertebrados

Aunque los sistemas isotópicos más ampliamente utilizados en Paleontología Isotópica de vertebrados son los mencionados (carbono, oxígeno y nitrógeno), existen otros elementos cuyas relaciones isotópicas también proporcionan información relevante para la reconstrucción paleoclimática, paleoambiental y paleobiológica. Los revisaremos brevemente en este apartado.

Hidrógeno. La composición isotópica del hidrógeno (δD) puede ser analizada en diferentes tejidos de vertebrados actuales tales como pelo, plumas, pezuñas, colágeno, entre otros. En el caso de los fósiles, el material de estudio suele ser el colágeno cuando éste queda bien preservado. Los valores de δD son obtenidos a través de espectrometría de masas acoplada a un analizador elemental de conversión térmica (pirólisis).

El valor de δD viene determinado por aquellos factores ambientales que también afectan al valor de $\delta^{18}O$ y que aparecen íntimamente relacionados con el agua ambiental (Koch, 2007; Hobson *et al.*, 2010). Procesos de evaporación intensa dan lugar a una mayor concentración del isótopo pesado (^2H o deuterio) en un determinado cuerpo de agua ya que, durante la evaporación, pasa a la fase gaseosa preferencialmente el isótopo ligero (^1H). Las variables geográficas producen variaciones en el valor de δD (así como de $\delta^{18}O$); se han observado menores valores de δD al aumentar la latitud, la continentalidad y la altitud. Este hecho propicia la reconstrucción de hábitats, así como de movimientos migratorios al analizar el valor de δD del colágeno (Tabla 10. 1) (Koch, 2007; Hobson and Wassenaar, 2008). La composición isotópica del hidrógeno analizada en el

colágeno también permite caracterizar dietas entre herbívoros ya que se ha observado que las plantas C_3 presentan un menor valor de δD, seguidas de las plantas C_4 y por último las CAM que muestran los valores isotópicos más elevados (Tabla 10. 1) (Koch, 2007).

Estroncio. La composición isotópica del estroncio en el bioapatito de vertebrados proporciona información sobre el agua ingerida, dieta y distribución geográfica (Tabla 10. 1) (Graustein *et al.*, 1989; Hoppe *et al.*, 1999; Price *et al.*, 2002). Debido a la pequeña variación que existe entre las masas de los dos isótopos estables de estroncio (^{87}Sr y ^{86}Sr) en relación a la elevada masa atómica de este elemento no se produce fraccionamiento en la relación $^{87}Sr/^{86}Sr$ durante el metabolismo y mineralización del bioapatito ni durante la fosilización. Esto quiere decir que no existe una discriminación trófica entre el tejido analizado y la dieta, como se describió para los casos del carbono y el nitrógeno. La relación $^{87}Sr/^{86}Sr$ en bioapatito puede ser medida a través de espectrometría de masas de ionización térmica o de espectrometría de masas con plasma acoplado inductivamente y multi-colector.

La relación $^{87}Sr/^{86}Sr$ de vertebrados herbívoros terrestres registra, por tanto, el valor de $^{87}Sr/^{86}Sr$ de la vegetación consumida y a su vez, la vegetación refleja el valor de estroncio soluble disponible en los suelos. Este último procede de la alteración y meteorización de las rocas del área de estudio, así como de la deposición del estroncio atmosférico de ese lugar (Miller *et al.*, 1993; Hoppe *et al.*, 1999; Koch, 2007). Por otra parte, el valor de la relación $^{87}Sr/^{86}Sr$ en el océano es uniforme y ha fluctuado entre 0,7095 y 0,7070 desde el Cámbrico debido a la meteorización de los depósitos continentales y a la alteración hidrotermal de los basaltos oceánicos de manera que el valor de $^{87}Sr/^{86}Sr$ en fósiles marinos puede ser usado para determinar su edad (Koch, 2007). Por tanto, la relación $^{87}Sr/^{86}Sr$ puede ser analizada en el bioapatito de vertebrados (p.ej., mamíferos, dinosaurios incluyendo aves, otros reptiles, peces) para obtener información sobre dieta, movilidad, ocupación de hábitats marinos *vs* dulceacuícolas y datación (Tabla 10.1) (p.ej., Chamberlain *et al.*, 1997; Ezzo *et al.*, 1997; Kocsis *et al.*, 2009; Martin *et al.*, 2016; Terrill *et al.*, 2020).

Azufre. El azufre se encuentra presente tanto en el bioapatito como en el colágeno de los vertebrados por lo que su relación isotópica ($\delta^{34}S$) puede ser analizada en ambos (Koch, 2007). Los valores de $\delta^{34}S$ son obtenidos a través de espectrometría de masas acoplado a un analizador elemental.

Debido a la pequeña discriminación trófica que existe entre los valores de $\delta^{34}S$ de los tejidos analizados y la dieta ingerida, y a la diferente señal isotópica observada entre aguas marinas y aguas continentales, el análisis de $\delta^{34}S$ en bioapatito y colágeno es especialmente apto para determinar ocupación y/o explotación de ambientes y/o recursos marinos, dulceacuícolas o terrestres (Tabla 10. 1) (Koch, 2007; Bocherens *et al.*, 2016; Goedert *et al.*, 2018, 2020). En general, los ambientes continentales (entornos terrestres y acuáticos dulceacuícolas) presentan menores valores de $\delta^{34}S$ que el ambiente marino (Goedert *et al.*, 2020).

Calcio, Magnesio y Zinc. El reciente avance y la mejora en la detección de las técnicas en espectrometría de masas permiten el análisis de las relaciones isotópicas de elementos como el calcio ($\delta^{44}Ca$), magnesio ($\delta^{26}Mg$) y zinc ($\delta^{66}Zn$), todos ellos de gran interés en reconstrucción trófica (Tabla 10. 1) (p.ej., Jaouen *et al.*, 2016; Martin *et al.*, 2017). Los valores de $\delta^{44}Ca$, $\delta^{26}Mg$ y $\delta^{66}Zn$ en bioapatito pueden ser

medidos mediante espectrometría de masas con plasma acoplado inductivamente y multi-colector.

Los valores de $\delta^{44}Ca$, $\delta^{26}Mg$ y $\delta^{66}Zn$ en el bioapatito se han explorado principalmente en mamíferos y se ha demostrado que su presencia está controlada por el tipo de dieta (incluyendo omnivoría, que resulta complicada de detectar usando los sistemas isotópicos tradicionales) y la posición trófica de un determinado taxón en la cadena trófica de su comunidad (Skulan y Depaolo, 1999; Clementz *et al.*, 2003; Martin *et al.*, 2015a, b; Jaouen *et al.*, 2016).

En el caso del calcio se ha observado un descenso en el valor de $\delta^{44}Ca$ según se asciende en la cadena trófica, mientras los resultados obtenidos para el magnesio ($\delta^{26}Mg$) son progresivamente mayores al ascender en la cadena trófica (Clementz *et al.*, 2003; Martin *et al.*, 2015b). El caso del zinc es particular ya que las plantas suelen presentar valores bajos de $\delta^{66}Zn$ seguidos de carnívoros y los herbívoros muestran los mayores valores (Jaouen *et al.*, 2016).

Otras técnicas de análisis isotópico

Ablación por láser acoplada a cromatografía de gases y espectrometría de masas. Como se ha comentado anteriormente, el análisis de isótopos estables en esmalte dental de vertebrados se ha centrado con mayor frecuencia en taxones de tamaño mediano y grande debido a la limitación impuesta en el muestreo de dentición de microvertebrados (en la mayoría de las ocasiones, no es posible recuperar suficiente esmalte dental para el análisis de un único diente). Esta limitación puede ser parcialmente superada a través de la aplicación de una técnica isotópica que permite el análisis de la composición isotópica del carbono ($\delta^{13}C$) y oxígeno ($\delta^{18}O$) mediante ablación por láser acoplada a cromatografía de gases y espectrometría de masas (Passey and Cerling, 2006). El impacto de un rayo láser sobre la superficie del esmalte dental de un diente de microvertebrado genera CO_2 que es analizado. Esta técnica proporciona información fiable acerca del valor de $\delta^{13}C$ puesto que todo el carbono generado procede del CO_3^{-2} del bioapatito y por tanto, permite la reconstrucción de las paleodietas de los taxones analizados (Kimura *et al.*, 2013). La interpretación de los valores de $\delta^{18}O$ obtenidos mediante esta técnica presenta más limitaciones puesto que el oxígeno generado por el láser procede de los diferentes iones con oxígeno presentes en el bioapatito (PO_4^{-3}, CO_3^{-2}, OH^-) por lo que no es posible realizar una correcta interpretación paleoclimática, paleoambiental o paleobiológica en relación al resultado obtenido (Kimura *et al.*, 2013).

Isótopos agrupados (clumped isotopes). El análisis de isótopos agrupados (clumped isotopes) en Paleontología de Vertebrados es una técnica desarrollada en las dos últimas décadas (Ghosh *et al.*, 2006; Eiler, 2007). Se centra en el análisis del carbonato del bioapatito de material óseo (Eagle *et al.*, 2010; 2011) u otros compuestos carbonatados como cáscaras de huevos (Eagle *et al.*, 2015). Esta técnica se basa en el análisis del valor de Δ_{47} que viene definido como la diferencia entre la abundancia medida de moléculas de CO_2 con masa 47 en el bioapatito de estudio (principalmente procedente de la molécula $^{13}C^{18}O^{16}O$) frente a la abundancia esperada para una molécula de esa masa asumiendo una distribución totalmente estocástica (Ghosh *et al.*, 2006; Eiler, 2007). El valor de Δ_{47} es analizado mediante espectrometría de masas acoplada a un periférico de preparación de carbonatos.

En los bioapatitos, la tendencia que tienen los isótopos con mayores masas (y, por tanto, menos abundantes) a formar uniones, está controlada por la temperatura de mineralización, pero es independiente del valor de $\delta^{18}O$ del agua a partir de la que precipita el mineral. Esto supone una enorme ventaja porque permite calcular temperaturas sin la necesidad de tener que conocer el valor de $\delta^{18}O$ del agua. Es por ello que esta técnica puede ser usada para el cálculo de temperaturas ambientales en el caso de vertebrados ectotermos, así como para el cálculo de temperaturas corporales en el caso de animales endotermos (Eagle *et al.*, 2010).

Análisis de isótopos estables en compuestos específicos. Esta técnica se basa en el análisis de la composición isotópica de elementos como carbono ($\delta^{13}C$), oxígeno ($\delta^{18}O$) y nitrógeno ($\delta^{15}N$) en biomoléculas tales como aminoácidos y ácidos grasos presentes en los diferentes tipos de compuestos o tejidos blandos (p.ej., colágeno, pelo, músculo) de vertebrados (Krummen *et al.*, 2004; Koch, 2007). El análisis de la composición isotópica de diferentes elementos en compuestos específicos se realiza mediante el uso de cromatografía de gases o cromatografía de líquidos acoplada a espectrometría de masas.

Esta técnica isotópica se emplea principalmente en reconstrucción trófica, ya que, en comparación con las técnicas convencionales, el análisis de aminoácidos y ácidos grasos proporciona mayor información acerca de las preferencias dietarias de determinados taxones (no obstante, ambas técnicas son usadas simultáneamente para comparación). Este tipo de análisis se aplica con mayor frecuencia en estudios ecológicos actuales, aunque existen algunos estudios paleontológicos en fósiles de vertebrados del Cuaternario (Fogel and Tuross, 2003; Schwartz-Narbonne *et al.*, 2015; Whiteman *et al.*, 2019).

DIAGÉNESIS

Los análisis isotópicos de diferentes elementos químicos en fósiles de vertebrados nos proporcionan valiosa información para realizar inferencias y reconstrucciones sobre las condiciones paleoclimáticas, paleoambientales y paleobiológicas. Asimismo, permiten obtener datos semicuantitativos sobre variables como temperaturas, tasas de precipitación, cobertura vegetal, uso de recursos y hábitats, nicho ecológico, redes tróficas, todas ellas difíciles de obtener a partir de otro tipo de estudios paleontológicos.

No obstante, antes de realizar cualquier interpretación sobre dichas condiciones paleoclimáticas, paleoambientales y paleobiológicas basadas en el análisis de isótopos estables es necesario evaluar el grado de preservación de los materiales o tejidos a analizar.

En el caso del bioapatito, en aquellos fósiles anteriores al Pleistoceno tardío el esmalte es el tejido óseo que mejor preserva la señal isotópica original dado su mayor tamaño de los cristales de apatito, menor contenido en materia orgánica, menor porosidad y mayor pureza mineralógica en comparación con dentina, cemento y hueso (LeGeros, 1981; Kohn y Cerling, 2002).

La preservación de la composición isotópica original del oxígeno en bioapatito ($\delta^{18}O_{CO3}$ y $\delta^{18}O_{PO4}$) puede ser determinada mediante el cálculo de la diferencia entre ambos valores ($\Delta\delta^{18}O_{CO3}$-$\delta^{18}O_{PO4}$ = $\delta^{18}O_{CO3}$ – $\delta^{18}O_{PO4}$). En bioapatito de mamíferos actuales (y algunos otros vertebrados) este valor se sitúa en el rango de ~8,6–9,1‰ (Bryant *et al.*, 1996; Iacumin *et al.*, 1996). La consistencia en este rango se

produce porque los iones CO_3^{-2} y PO_4^{-3} precipitan para formar parte de la red de bioapatito en equilibrio con el agua corporal a una temperatura determinada (y constante en el caso de animales endotermos). La obtención de este rango en bioapatito fósil apunta hacia una alta probabilidad de preservación de los valores originales de $\delta^{18}O_{CO3}$ y $\delta^{18}O_{PO4}$.

Por otro lado, la preservación de las composiciones isotópicas originales de carbono y nitrógeno del colágeno procedente del tejido óseo de vertebrados fósiles puede ser determinada a través del cálculo de la relación atómica de carbono:nitrógeno (C:N), que en colágeno actual muestra valores de ~ 2,9–3,6, así como a través de la determinación de los porcentajes de C y N que han de ser superiores a 15,3% y 5,5%, respectivamente, tal y como se observa en colágeno actual inalterado (Ambrose, 1990; Clementz *et al.*, 2012).

La preservación del valor original de la composición isotópica del calcio ha sido inferida a partir de la comparación de la concentración del calcio con otros elementos presentes en el bioapatito. Por ejemplo, si la relación Ca/P en bioapatito fósil se asemeja a la mostrada por el bioapatito actual esto podría apuntar hacia la preservación del calcio original (Sillen, 1986). Por otro lado, Martin *et al.* (2017), en un estudio sobre paleofauna del Pleistoceno en Europa analizan si existe correlación entre el valor de $\delta^{44}Ca$ y el manganeso presente en el bioapatito fósil. El manganeso es un elemento que no entra a formar parte de la red original del bioapatito y por tanto se adquiere en procesos de alteración *post-mortem* durante la fosilización. Finalmente, también se puede comprobar la concentración de calcio existente en los sedimentos en los que se hallan los fósiles para observar si existe alguna semejanza con la concentración de calcio en el bioapatito fósil objeto de estudio (Heuser y Eisenhauer, 2010). El magnesio es el segundo metal más abundante en la red de bioapatito después del calcio y se considera que la alteración de ambos mediante intercambio con el medio de enterramiento no es un proceso frecuente al requerir fluidos diagenéticos con concentraciones elevadas y poco realistas de estos elementos (Martin *et al.*, 2014, 2015b). La preservación de la composición isotópica original de zinc en bioapatito fósil puede ser monitorizada mediante el análisis de las concentraciones de este y otros elementos trazas tales como las tierras raras. De este modo, se puede comprobar si sus valores se acercan a las concentraciones observadas en bioapatitos actuales (Martin *et al.*, 2017).

CASOS DE ESTUDIO

Estudio 1 – El yacimiento de Lo Hueco (Cretácico Tardío, España): condiciones paleoclimáticas, paleoambientales y paleobiológicas (Domingo *et al.*, 2015b)

Los estudios de isótopos estables realizados en asociaciones de vertebrados fósiles con una elevada diversidad de taxones permiten una reconstrucción fidedigna de los modos de vida de dichos organismos, así como de las condiciones climáticas y ambientales existentes durante el periodo en el que se desarrollaron. Existen pocos trabajos que aborden estas reconstrucciones en yacimientos mesozoicos en comparación con el elevado número de estudios de isótopos estables realizados en fósiles cenozoicos (p.ej., Lécuyer *et al.*, 2003; Amiot *et al.*, 2011; Suárez *et al.* 2012; Domingo *et al.*, 2013b, 2015b).

Con este fin, abordamos la investigación del yacimiento de preservación excepcional de Lo Hueco (Domingo *et al.*, 2013b, 2015b), cuya edad es de Campaniano tardío-Maas-

trichtiano temprano (Cretácico Tardío) y que se ubica en la provincia de Cuenca (España), a unos 200 kms al sureste de la ciudad de Madrid (Figura 10.2). En este yacimiento, que fue hallado en 2007 cuando se realizaba el trazado de la línea del tren de alta velocidad Madrid-Valencia, se han recuperado más de 10.000 fósiles de vertebrados, invertebrados y plantas, entre los que se encuentran más de 14 esqueletos incompletos de saurópodos con diferentes grados de articulación (Cambra-Moó *et al.*, 2012). El estudio estratigráfico y sedimentológico de los depósitos donde se han hallado los fósiles estudiados apuntan hacia una llanura fangosa costera situada en el sector occidental del mar de Tethys (Figura 10.2). El área de estudio se situaba en una latitud subtropical de 31ºN (Barroso-Barcenilla *et al.*, 2009; Cambra-Moó *et al.*, 2012).

El máximo térmico del Cretácico medio constituyó uno de los periodos más cálidos de los últimos 145 Ma (Forster *et al.* 2007). Este periodo de elevadas temperaturas fue seguido de un enfriamiento progresivo que comenzó en el Campaniano temprano y que ha sido detectado tanto en registro marino como continental (Parrish and Spicer, 1988; Jenkyns *et al.*, 2004; Friedrich *et al.*, 2009). Este enfriamiento vino caracterizado por episodios alternantes más fríos y más cálidos durante el Campaniano y Maastrichtia-

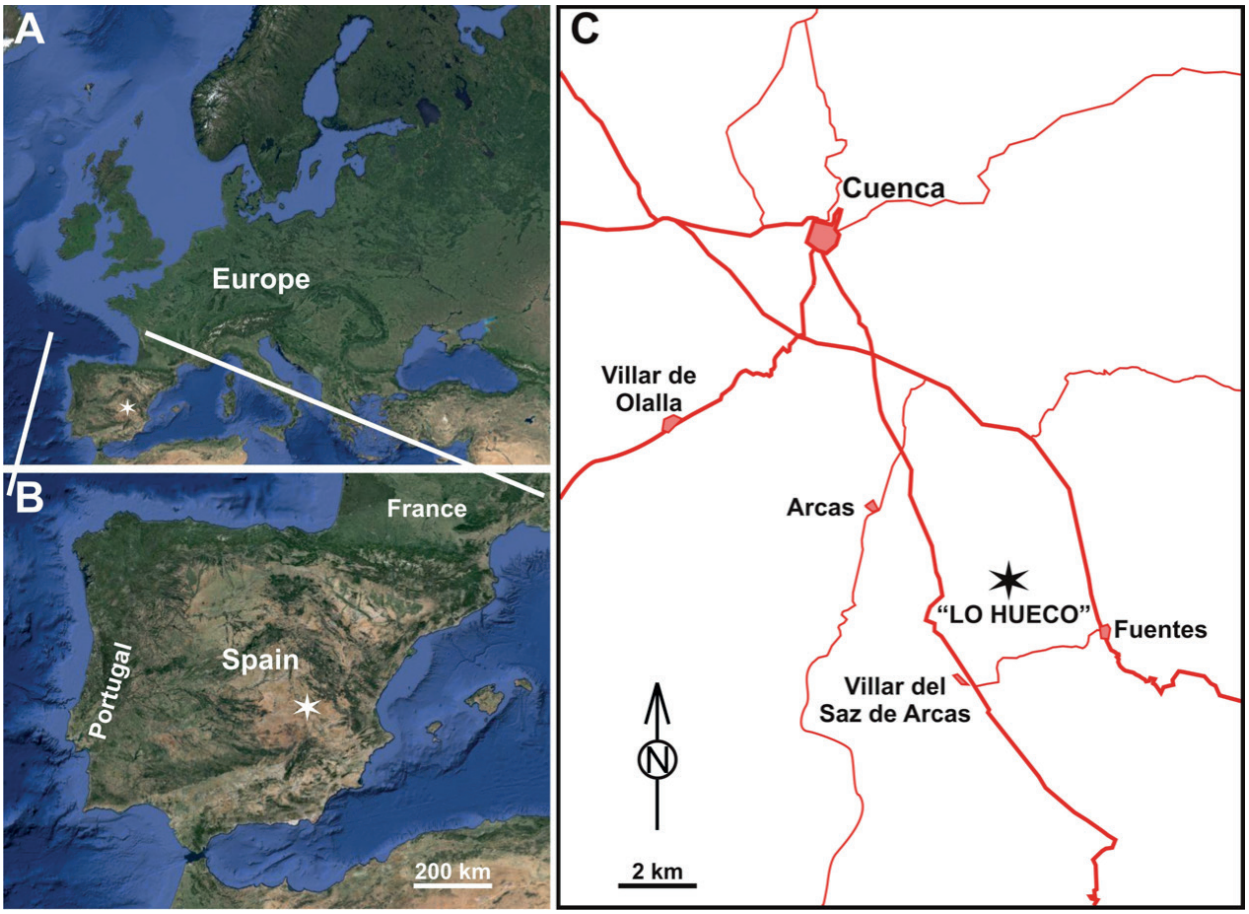


Figura 10. 2. Situación geográfica del yacimiento de "Lo Hueco". **A**, Imágenes de satélite de Europa, y **B**, de la península Ibérica; la estrella marca la situación del yacimiento de "Lo Hueco". **C**, Mapa de detalle del yacimiento cerca del municipio de Fuentes y de la ciudad de Cuenca. Imágenes de satélite tomadas de USGS EROS (Earth Resources Observatory and Science Center) http://eros.usgs.gov/#.

no (MacLeod *et al.*, 2005). No obstante y a pesar de esta tendencia hacia un descenso progresivo de las temperaturas, existieron condiciones más cálidas que las actuales como sugieren las altas concentraciones de CO_2 en la atmósfera y la ausencia de hielo permanente en los polos (DeConto *et al.*, 2000). Existe una falta de consenso a la hora de determinar si el Cretácico "medio" y Tardío habrían tenido una variabilidad térmica estacional alta o baja. Por otro lado, es necesario incrementar el número de trabajos que permitan realizar una reconstrucción paleoambiental y paleoecológica de taxones terrestres mesozoicos para comprender el uso de recursos, hábitats e interacciones tróficas. Por ello, el objetivo principal de nuestro estudio era doble: 1) determinar la variabilidad estacional térmica existente en Iberia en el Cretácico Tardío y 2) caracterizar el tipo de cobertura vegetal, así como el tipo de dieta de los dinosaurios analizados.

Con este fin, se llevaron a cabo análisis de isótopos estables de carbono y oxígeno ($\delta^{13}C$, $\delta^{18}O_{CO3}$ y $\delta^{18}O_{PO4}$) en bioapatito de diferentes taxones de dinosaurios, cocodrilomorfos, tortugas y peces procedentes del yacimiento de Lo Hueco. Se analizó: i) esmalte dental de saurópodos pertenecientes al clado Titanosauria y terópodos principalmente de la familia Dromaeosauridae, ii) esmalte dental de cocodrilomorfos eusuquios, iii) placas de caparazón de tortugas de la familia Bothremydidae y iv) ganoina de escamas de peces de la familia Lepisosteidae. También se realizaron análisis de $\delta^{13}C$ en materia orgánica vegetal preservada en el sedimento del yacimiento.

Para la determinación de la estacionalidad térmica anual, se realizó un cálculo de la temperatura ambiental en el momento de vida de dichos organismos. Para ello se procedió en primer lugar al cálculo de la composición isotópica del oxígeno del agua meteórica ($\delta^{18}O_{H2O}$) de la zona. Este cálculo emplea fórmulas que relacionan, mediante ecuaciones lineales, el valor de $\delta^{18}O_{PO4}$ del bioapatito de dinosaurios, cocodrilomorfos y tortugas y $\delta^{18}O_{H2O}$ de su agua de ingesta (Domingo *et al.*, 2015b). En Lo Hueco, el valor de $\delta^{18}O_{H2O}$ es de aproximadamente -3,5 ± 1,0‰ (VSMOW) en el caso de los terópodos, -3,2 ± 0,7‰ (VSMOW) en el caso de los cocodrilomorfos y -2,2 ± 0,7‰ (VSMOW) en el caso de las tortugas. Estos datos corresponden a valores típicos de agua de precipitación de regiones subtropicales. Una vez estimado el valor de $\delta^{18}O_{H2O,}$ se calculó la temperatura ambiental a partir del valor de $\delta^{18}O_{PO4}$ de los peces lepisosteiformes mediante el uso de ecuaciones que relacionan ambas variables (Domingo *et al.*, 2015b). Se observó que los terópodos registraban un valor menor de $\delta^{18}O_{H2O}$ y temperatura que los cocodrilomorfos y las tortugas. Este resultado estaría relacionado con el hecho de que taxones endotermos terrestres, como los terópodos, estarían registrando en su bioapatito el valor de $\delta^{18}O_{H2O}$ del agua consumida durante todo el año, por tanto, durante todas las estaciones. En contraste, el valor de $\delta^{18}O_{H2O}$ de taxones ectotérmicos semiacuáticos, como cocodrilomorfos y tortugas representaría el valor isotópico de las aguas meteóricas locales cuando las condiciones son favorables para la mineralización del tejido óseo, es decir, durante los periodos del año más cálidos. Por tanto, los valores de temperatura calculados a partir de los terópodos estarían registrando la temperatura media anual (TMA), mientras que las temperaturas estimadas a partir de cocodrilomorfos y tortugas corresponderían a las temperaturas de los meses más cálidos del año (TMCs). La amplitud térmica anual es calculada habitualmente como la diferencia entre las temperaturas de los meses más cálidos (TMCs) y de los meses más fríos (TMFs), no obstante, en nuestro estudio este último parámetro no fue posible de

obtener. Optamos, por tanto, por el cálculo de la semi-amplitud térmica anual que viene dada como la diferencia entre la temperatura de los meses más cálidos menos la temperatura media anual (ΔTMCs – TMA) (Domingo *et al.*, 2015b).

Puesto que durante el Campaniano tardío – Maastrichtiano temprano, el yacimiento de Lo Hueco se ubicaba en una zona costera subtropical, se recopiló una base de datos con información de estaciones meteorológicas actuales situadas en regiones costeras y en latitudes similares a la de Lo Hueco (25°–35°) en ambos hemisferios y con información sobre TMA y TMCs. También se tuvo en cuenta la información sobre estacionalidad térmica proporcionada por un estudio isotópico realizado sobre valvas de rudistas procedentes del entorno del mar de Tethys (Steuber *et al.*, 2005; Domingo *et al.*, 2015b). La Figura 10.3 muestra los valores de ΔTMCs – TMA frente a la latitud de Lo Hueco, las estaciones meteorológicas actuales y los rudistas. No se obtuvieron diferencias significativas entre los valores de ΔTMCs – TMA de Lo Hueco, de las estaciones meteorológicas actuales y de los rudistas lo que estaría indicando que la estacionalidad térmica anual durante el Campaniano tardío–Maastrichtiano temprano en el área occidental del mar de Tethys habría sido similar a la actual.

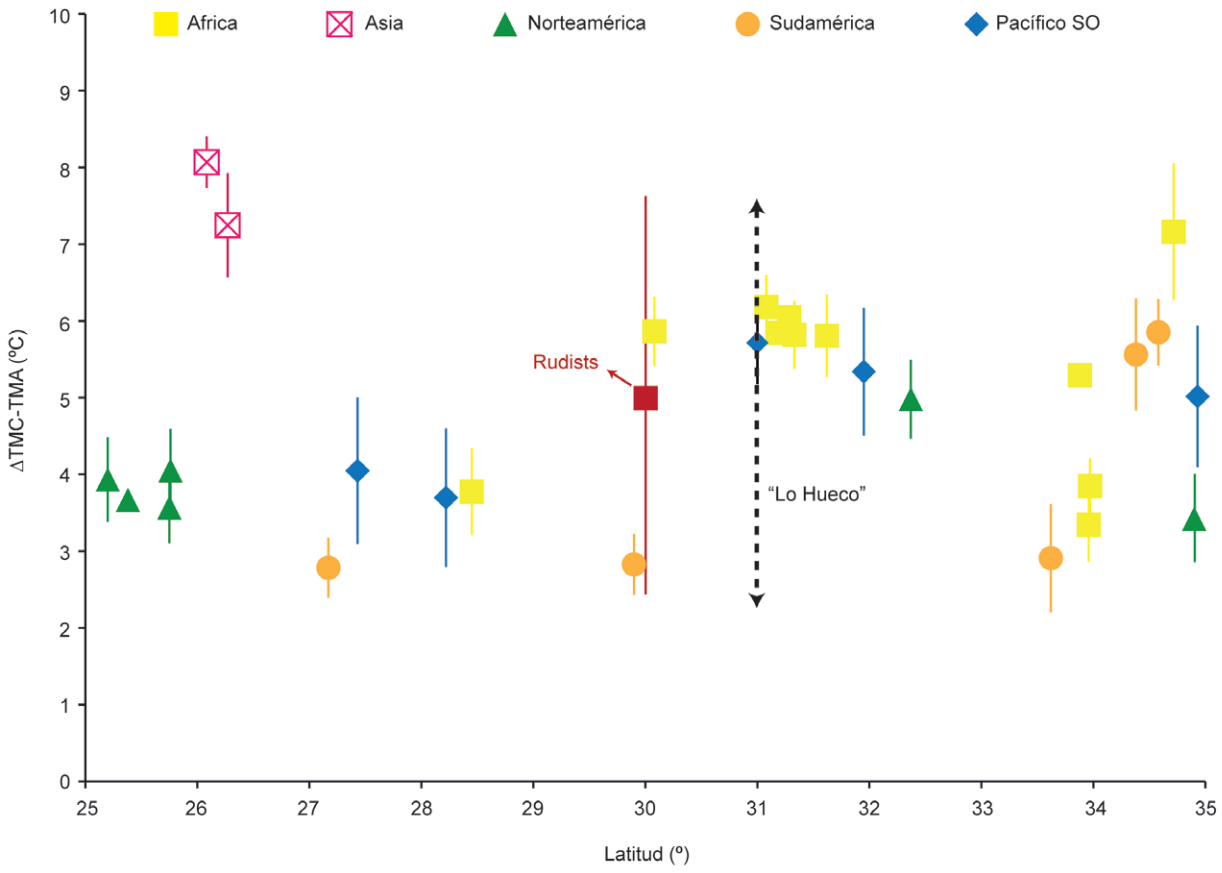


Figura 10. 3. Diferencia entre temperatura de los meses más cálidos y temperatura media anual (ΔTMCs-TMA, °C) *vs* latitud (°) para "Lo Hueco" (flecha negra punteada), rudistas del Tethys oriental durante el Cretácico Tardío (Steuber, 1999; Steuber *et al*., 2005) (cuadrado rojo), y estaciones meteorológicas actuales de latitudes situadas entre 25° y 35° en ambos hemisferios; África (cuadrado amarillo), Asia (cuadrado rojo con cruz), Norteamérica (triángulo verde), Sudamérica (círculo naranja), y Pacífico suroccidental (rombo azul).

En cuanto al tipo de vegetación que habría existido en la zona de estudio al final del Cretácico y las dietas de los dinosaurios analizados, los valores de $\delta^{13}C$ obtenidos a partir del análisis de la materia orgánica vegetal de los sedimentos del yacimiento de Lo Hueco (-25,1±1,4‰, VPDB) son casi idénticos al obtenido para la vegetación de tipo C_3 durante el Cretácico Tardío (-25,5‰, VPDB) (Ekart *et al.*, 1999). Este resultados sugiere una cobertera vegetal integrada por plantas de tipo C_3 en el entorno de Lo Hueco durante el final del

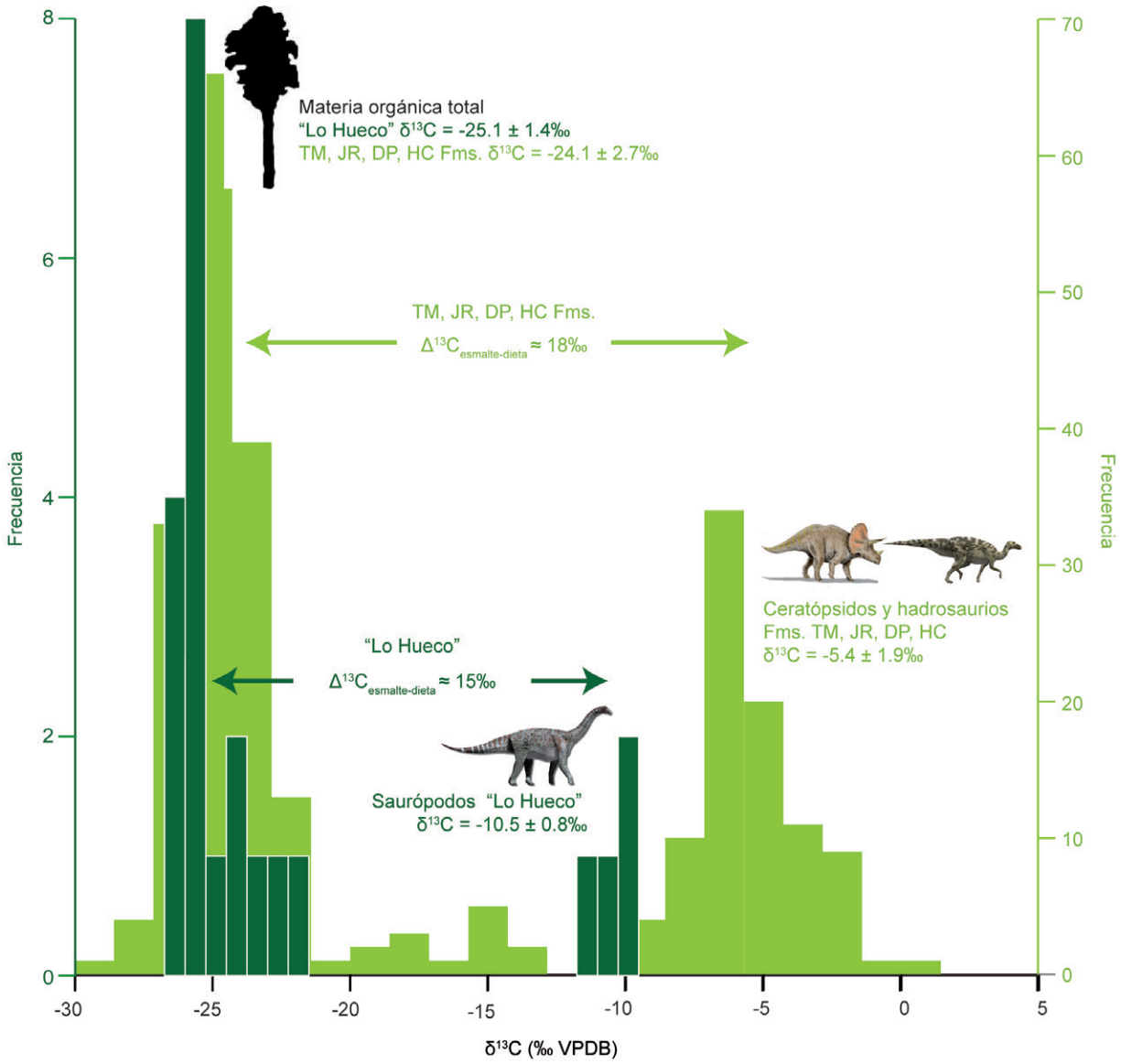


Figura 10. 4. Fraccionamiento entre esmalte dental y dieta de dinosaurios herbívoros ($\Delta^{13}C_{esmalte-dieta}$). Valor medio ± 1 desviación estándar de $\delta^{13}C$ en materia orgánica total y saurópodos de "Lo Hueco" (verde oscuro). Valor medio ± 1 desviación estándar de $\delta^{13}C$ en materia orgánica total y ceratópsidos y hadrosaurios de las Formaciones Two Medicine (TM), Judith River (JR), Dinosaur Park (DP), y Hell Creek (HC) (verde claro) (modificado de Fricke y Pearson, 2008 y Fricke *et al*., 2008). El valor de $\Delta^{13}C_{esmalte-dieta}$ en "Lo Hueco" es de 15‰, en saurópodos, mientras que Fricke y Pearson (2008) y Fricke *et al*. (2008) muestran un valor de $\Delta^{13}C_{esmalte-dieta}$ de 18‰ en ceratópsidos y hadrosaurios. Se muestran escalas diferentes en el valor de frecuencia para "Lo Hueco" y las formaciones norteamericanas.

Cretácico. El valor de $\delta^{13}C$ obtenido a partir del análisis del esmalte dental de los saurópodos de Lo Hueco es de -10,5 ± 0,8‰ (VPDB), de manera que la discriminación o fraccionamiento trófico entre el esmalte de los saurópodos y la materia orgánica vegetal de Lo Hueco ($\Delta\delta^{13}C_{esmalte\text{-}dieta}$) es de ~15‰. Esta diferencia oscila entre el valor de discriminación trófica obtenido para mamíferos (~12-14‰; Cerling y Harris, 1999; Koch, 2007) y el estimado para dinosaurios saurópodos y avestruces (~16‰; Johnson *et al.*, 1998; Tütken *et al.*, 2004) y es menor que el calculado para dinosaurios ornitisquios en yacimientos de Norteamérica (~18‰; Fricke y Pearson, 2008; Fricke *et al.*, 2008). Dado que los valores de $\delta^{13}C$ del bioapatito de vertebrados terrestres está principalmente controlado por la dieta dando lugar a valores de $\Delta\delta^{13}C_{esmalte\text{-}dieta}$ consistentes entre individuos pertenecientes a un mismo grupo taxonómico, la diferencia observada entre la discriminación trófica obtenida para saurópodos en nuestro estudio y la obtenida por Fricke y Pearson (2008) y Fricke *et al.* (2008) para ornitisquios (ceratópsidos y hadrosaúridos) podría estar asociada a los diferentes metabolismos de saurisquios y ornitisquios (Figura 10.4). Fricke y Pearson (2008) apuntan que las diferencias en la producción de metano en el aparato digestivo de dinosaurios herbívoros junto al diferente uso de los compuestos básicos de la vegetación (i.e., carbohidratos, proteínas y lípidos) y de las partes de la misma (p.ej., hojas, semillas, partes leñosas, etc.) podría explicar la diferencia observada en el valor de $\Delta\delta^{13}C_{esmalte\text{-}dieta}$ entre diferentes grupos de dinosaurios herbívoros. Un valor más elevado de $\Delta\delta^{13}C_{esmalte\text{-}dieta}$ en el caso de ceratópsidos y hadrosaúridos podría apuntar hacia una mayor habilidad para incorporar en su dieta vegetación de baja calidad nutricional, mientras que el menor valor de $\Delta\delta^{13}C_{esmalte\text{-}dieta}$ observado en los saurópodos de Lo Hueco apoyaría una mayor ingesta de recursos vegetales más nutritivos (p.ej., hojas), hecho que es respaldado por el tipo de dentición de los titanosaurios de Lo Hueco (Hummel y Clauss, 2011).

Estudio 2 – Inferencias paleoclimáticas, paleoambientales y paleoecológicas entre el Mioceno superior y Pleistoceno medio en yacimientos españoles de vertebrados
(Domingo *et al.*, 2013a)

Los episodios de cambio paleoclimático y paleoambiental experimentados por nuestro planeta en el Cenozoico más reciente han afectado a la vida en el mismo y ha dado lugar a los actuales regímenes climáticos y biomas. El enfriamiento progresivo de nuestro planeta iniciado en el Mioceno Medio desembocó en el inicio de la glaciación del Hemisferio Norte hace aproximadamente 2,7 Ma. Este enfriamiento progresivo y gradual estuvo sin embargo marcado por perturbaciones climáticas de menor duración. Por ejemplo, los ambientes terrestres sufrieron una profunda transformación entre el final del Mioceno y el comienzo del Plioceno (~ 8–3 Ma) al producirse la expansión de las plantas de tipo C_4 características de áreas abiertas y praderas (Edwards *et al.*, 2010; Strömberg, 2011). Por otra parte, la reorganización en la circulación oceánica causada probablemente por la formación del istmo de Panamá que supuso la restricción de movimientos de masas oceánicas entre el Pacífico y el Atlántico contribuyó a dar lugar a un clima más cálido y húmedo en lo que se conoce como el Periodo Cálido del Plioceno acaecido entre los 4,7 y 3,1 Ma aproximadamente (Haug *et al.*, 2001). A nivel más regional, en el sur de Europa el cierre tectónico de la cuenca mediterránea dio lugar a una reducción significativa de la circulación

oceánica desde el Atlántico que además se vió intensificada por un descenso del nivel del mar promovido por el aumento del casquete de hielo en la Antártida. Este evento se ha denominado Crisis Salina del Messiniense (~ 6–5,3 Ma) y está caracterizado por la formación de potentes depósitos de evaporitas que afloran en la actualidad en diferentes puntos de la cuenca mediterránea (Rouchy y Caruso, 2006).

El esmalte dental de mamíferos se ha erigido como un valioso paleoarchivo dada su robustez ante procesos de alteración diagenética acaecidos durante la fosilización (Kohn y Cerling, 2002). El análisis de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}C$) y oxígeno ($\delta^{18}O$) en este tejido se ha convertido en una de las herramientas más potentes para la determinación de condiciones paleoclimáticas, paleoambientales y paleoecológicas (p.ej., Morgan *et al.*, 1994; DeSantis *et al.*, 2009; Domingo *et al.*, 2009, 2012b, 2013a, 2017a; 2020; Reid *et al.*, 2019). El registro de mamíferos fósiles neógenos de la península Ibérica es uno de los más completos de Europa y sus restos son muy abundantes en secciones estratigráficas relativamente continuas en diferentes cuencas ibéricas (Alba *et al.*, 2001; Domingo *et al.*, 2007). En este estudio se analizaron las relaciones isotópicas de carbono y oxígeno en el esmalte dental de mamíferos herbívoros (probosidios, bóvidos, cérvidos, suidos, jiráfidos) procedentes de 18 yacimientos de diferentes cuencas sedimentarias de la península Ibérica con edades comprendidas entre los 11,1 y 2,6 Ma (Figura 10.5). La cronología seguida

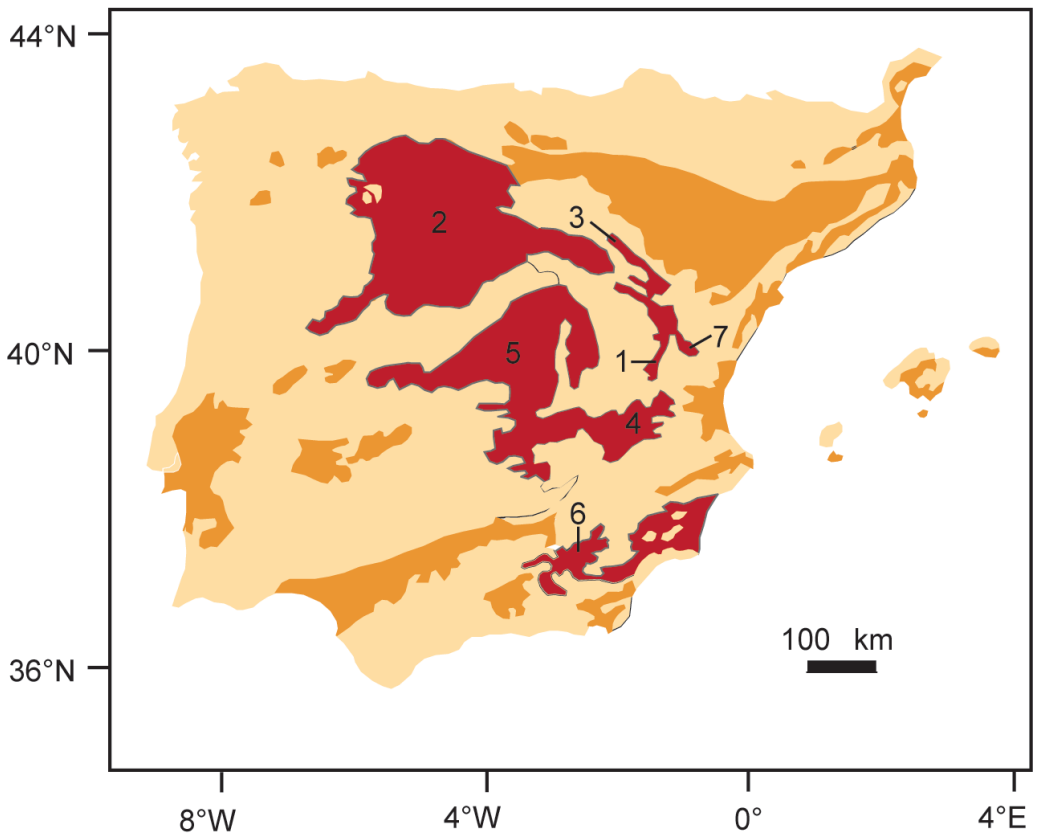


Figura 10. 5. Principales cuencas cenozoicas de las península Ibérica. Los yacimientos estudiados en nuestro trabajo se sitúan en aquellas cuencas mostradas en rojo. Referencias: 1. Cuenca de Teruel, 2. Cuenca del Duero, 3. Cuenca de Calatayud-Daroca Basin, 4. Cuenca del Cabriel, 5. Cuenca del Tajo, 6. Cuenca de Guadix-Baza, 7. Cuenca de Sarrión-Mijares.

se basa en Domingo *et al.* (2007). Los objetivos perseguidos en este estudio consistieron en i) inferir la paleoecología de los taxones seleccionados y ii) reconstruir tendencias paleoclimáticas y paleoambientales en Iberia entre el Mioceno superior y el Pleistoceno medio.

Los valores de $\delta^{13}C$ obtenidos en el esmalte dental apuntan a que en Iberia la cobertura vegetal estuvo compuesta principalmente por plantas de tipo C_3 durante el Cenozoico (Domingo *et al.*, 2013a). De hecho, las plantas de tipo C_4 nunca han llegado a ser abundantes en la cuenca mediterránea dado su especial régimen climático con lluvias concentradas en la estación fría (Tzedakis, 2007).

Durante el Mioceno tardío, los elevados valores de $\delta^{13}C$ registrados en el esmalte dental de los bóvidos analizados, representados principalmente por el género *Tragoportax*, apuntan hacia la ingesta de vegetación típica de hábitats de bosque abierto y pradera seca. Los cérvidos, representados por los géneros *Palaeoplatyceros*, *Turiacemas* y *Pliocervus* presentan los valores de $\delta^{13}C$ más bajos del conjunto de taxones analizados lo que apunta hacia el consumo de vegetación de zonas más cerradas. Los proboscidios de los géneros *Gomphotherium*, *Tetralophodon* y *Zygolophodon* muestran valores intermedios de $\delta^{13}C$ de de zonas intermedias entre bosquetes y zonas más abiertas (Figura 10.6).

Durante el Plioceno, la variabilidad observada en los valores de $\delta^{13}C$ de los bóvidos *Gazella* y *Protoryx* apunta hacia una flexibilidad dietaria que les habría permitido ocupar hábitats desde zonas de bosque abierto a pradera húmeda y seca. El cérvido *Eucladoceros* muestra el valor más bajo de $\delta^{13}C$ de entre los taxones muestreados en yacimientos pliocenos lo que apunta hacia una dieta basada en vegetación de zona algo más cerrada pero sin llegar a un bosque denso. El proboscidio *Anancus* registra valores de $\delta^{13}C$ indicativos de una dieta ramoneadora en zonas de bosque abierto a pradera húmeda (Figura 10.6).

En el Pleistoceno inicial, el bóvido *Gallogoral* muestra una dieta intermedia en áreas relativamente abiertas en comparación con el bóvido *Gazella* y el cérvido *Croizetoceros* que registran una dieta ramoneadora en zonas algo más cerradas (Fig. 10 .6). Durante el Pleistoceno medio, los proboscidios *Elephas* y *Mammuthus* presentan una dieta ramoneadora, mientras que el équido *Equus* habría consumido recursos vegetales de zonas más abiertas (Figura 10.6).

En cuanto a la variabilidad de los valores de $\delta^{13}C$ del esmalte dental a lo largo de la secuencia temporal de estudio (11,1 y 2,6 Ma), se procedió a calcular el valor de $\delta^{13}C$ de la vegetación consumida que a su vez está íntimamente relacionada con la precipitación media anual (PMA). Estos cálculos se realizaron siguiendo el trabajo de Kohn (2010). El primer cambio significativo tiene lugar en torno a los 9–8 Ma y está asociado a un incremento en los valores de $\delta^{13}C$ lo que a su vez se traduce como un descenso en la precipitación y condiciones más secas (Figura 10.7). Alrededor de este momento, tiene lugar en el sector occidental de la cuenca mediterránea la denominada Crisis del Vallesiense Medio (Agustí *et al.*, 2003). Este evento está relacionado con un recambio de taxones de mamíferos adaptados a condiciones más húmedas y arboladas por taxones adaptados a condiciones más secas y abiertas (Agustí *et al.*, 2003; Domingo *et al.*, 2014). Entre los 6,5 y los 4 Ma se produce un descenso significativo de los valores de $\delta^{13}C$ del esmalte dental (Figura 10.7), lo que apunta a un aumento en la tasa de precipitación en Iberia. Parte de este aumento en la precipitación puede estar relacionado con el Periodo Cálido del Plioceno, aunque condiciones más locales o regionales acaecidas en

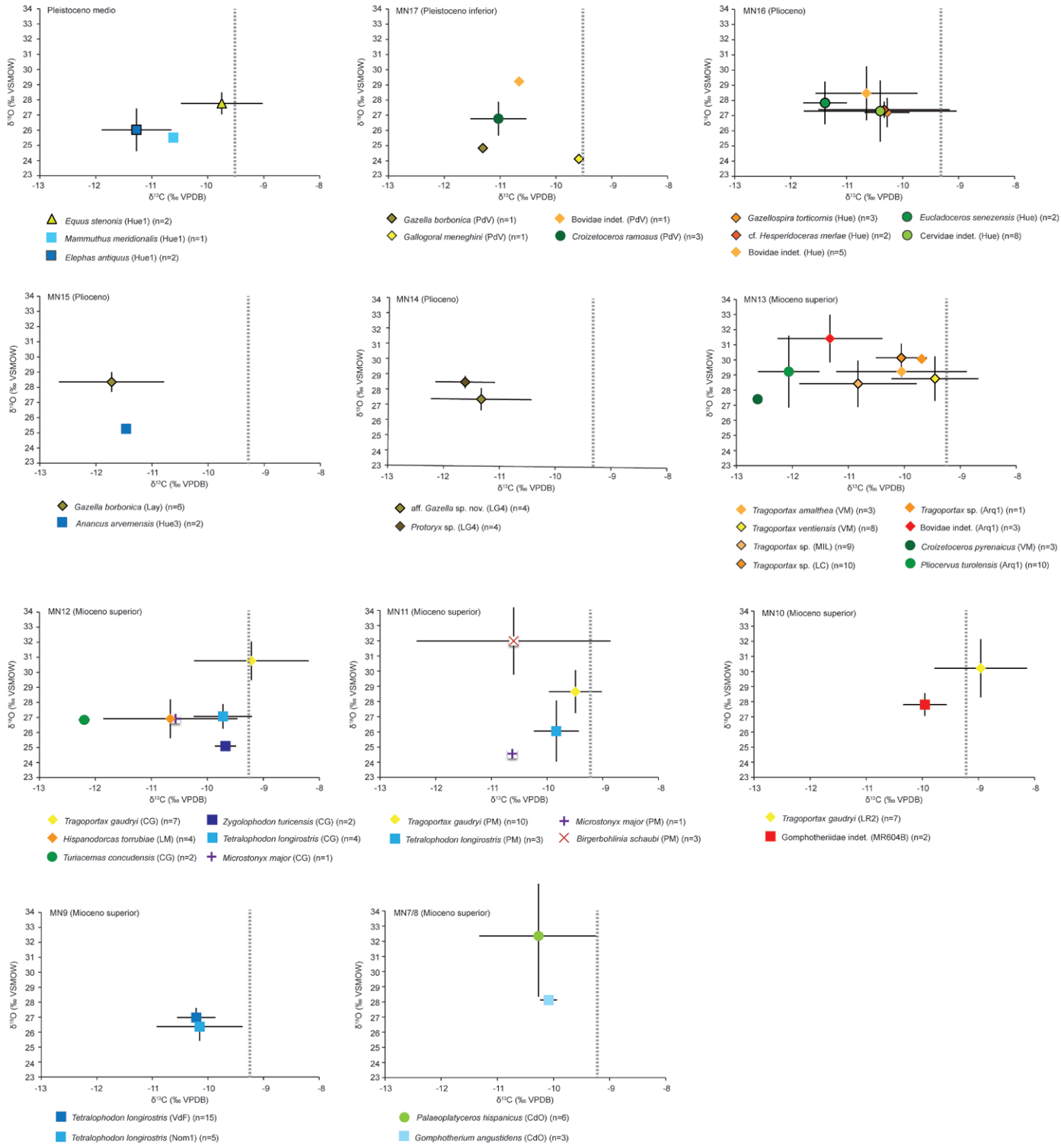


Figura 10.6. Valor medio ± 1 desviación estándar de $\delta^{18}O_{C03}$ (% VSMOW) *vs* $\delta^{13}C$ (% VPDB) procedente del esmalte dental de mamíferos fósiles en cada MN (Mammal Neogene biozone unit) y Pleistoceno. La línea gris punteada indica el valor límite de $\delta^{13}C$ entre zona arbolada y pradera húmeda C_3 y pradera abierta C_3. CdO = Cerro del Otero, Nom1= Nombrevilla 1, VdF = Los Valles de Fuentidueña, LR2 = La Roma 2, MR604B = Masía de la Roma 604B, PM = Puente Minero, LM = Los Mansuetos, CG= Cerro de la Garita, Arq1 = El Arquillo 1, LC = Las Casiones, MIL = Milagros, VM= Venta del Moro, LG4 = La Gloria 4, Lay = Layna, Hue3 = Huéscar 3, Hue = Huélago, PdV = La Puebla de Valverde, Hue1 = Huéscar 1. n es el número de muestras de esmalte dental.

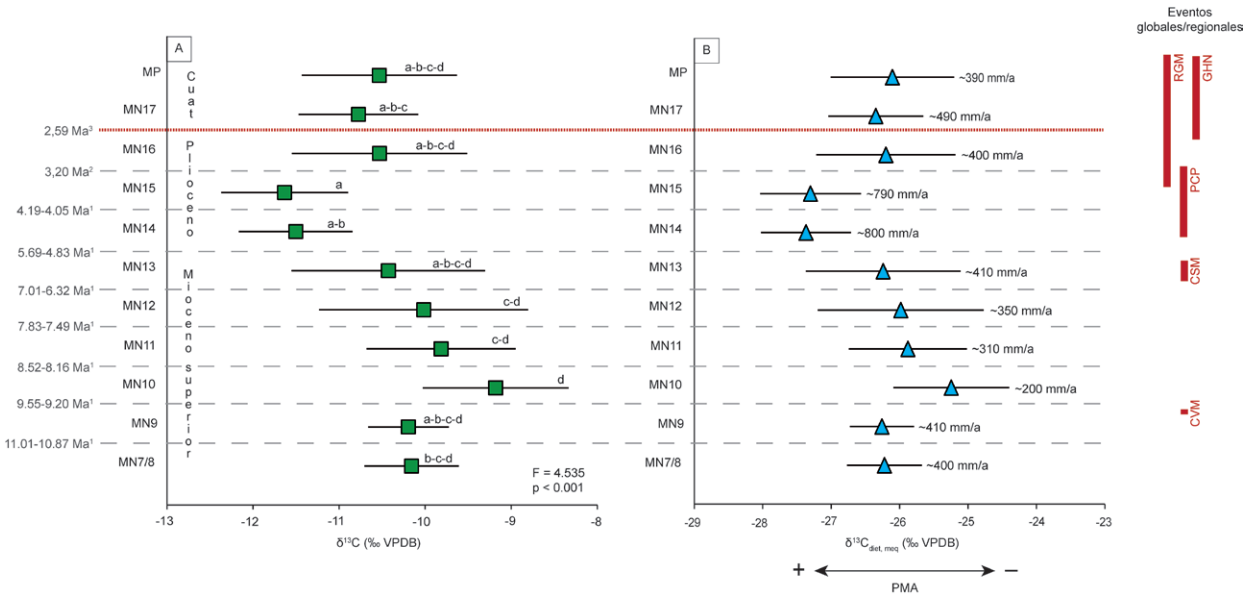


Figura 10.7. Valores de δ^3C y $\delta^{13}C$ del equivalente actual de la dieta ($\delta^{13}C_{diet,\ meq}$) a lo largo del tiempo. **A**, Valor medio ± 1 desviación estándar de $\delta^{13}C$ (% VPDB) en cada MN (Mammal Neogene biozone unit). Las letras "a", "b", "c" y "d" indican diferencias significativas entre grupos de datos según el análisis de Tukey. **B**, Valor medio ± 1 desviación estándar de $\delta^{13}C_{diet,\ meq}$ (%VPDB) con la precipitación media anual en mm por año (mm/a) según ecuaciones de Kohn (2010). Cronología según [1]Domingo *et al*. (2007 y datos sin publicar), [2]Agustí *et al*. (2001), [3]inicio del Cuaternario de acuerdo a la cronología de la Unión Internacional de Ciencias Geológicas y Comisión Internacional de Estratigrafía 2008. RGM = Régimen climático mediterráneo, GHN= Glaciación del Hemisferio Norte, PCP= Periodo Cálido del Plioceno, CSM = Crisis Salina del Messiniense; CVM = Crisis del Vallesiense Medio.

la cuenca mediterránea con posterioridad a la Crisis Salina del Messiniense y relacionadas con la nueva conexión entre Atlántico y Mediterráneo, pueden haber jugado un papel fundamental en el aumento en la tasa de precipitación durante este lapso temporal. Entre los 4 y los 2,6 Ma se observa un nuevo aumento en los valores de $\delta^{13}C$ del esmalte de los mamíferos analizados (Figura 10.7). Este incremento en la composición isotópica del carbono apunta hacia el establecimiento de condiciones más secas y abiertas, y se puede correlacionar con la instauración del régimen climático mediterráneo (Hernández-Fernández *et al.*, 2007; Tzedakis, 2007). En este periodo tiene lugar un recambio en las paleofaunas de mamíferos de manera que se produce un aumento de las especies pastadoras y con hábitos cursoriales adaptados a zonas abiertas y de mosaico (Agustí y Antón, 2002; Fortelius *et al.*, 2006).

En la secuencia temporal estudiada, los valores de $\delta^{18}O$ indican condiciones más cálidas antes del Periodo Cálido del Plioceno, con un descenso progresivo de la temperatura a lo largo del Plioceno. Esta disminución en la temperatura puede estar registrando el enfriamiento progresivo relacionado con la instauración del casquete polar permanente en el Ártico, y ser un preludio del comienzo de la glaciación del Hemisferio Norte (Figura 10.8). El descenso en la temperatura registrado en nuestro estudio, también se ha detectado en otros paleoarchivos como en el análisis palinológico o el análisis de las asociaciones de micro-mamíferos, ambos directamente relacionados con variabilidad térmica (Figura 10.8).

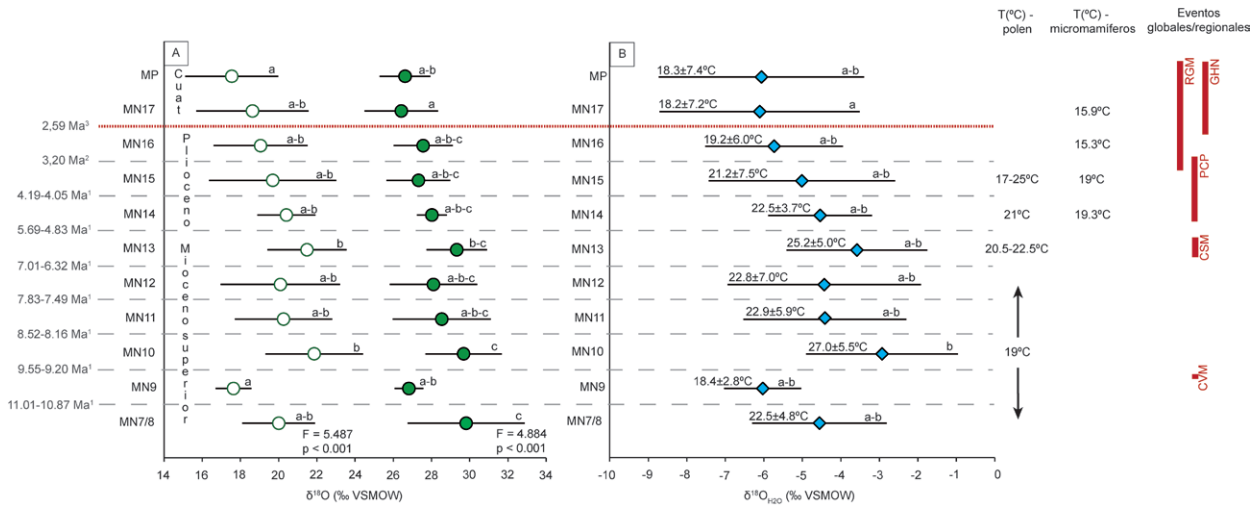


Figura 10. 8. Valores de $\delta^{18}O_{CO3}$ y $\delta^{18}O_{PO4}$ (% VSMOW) a lo largo del tiempo. **A,** Valor medio ± 1 desviación estándar de $\delta^{18}O_{CO3}$ (círculos verdes sólidos) y $\delta^{18}O_{PO4}$ (círculos con línea verde) (% VSMOW) en cada MN (Mammal Neogene biozone unit). Las letras "a", "b" y "c" indican diferencias significativas entre grupos de datos según el análisis de Tukey. **B,** Valor medio ± 1 desviación estándar de $\delta^{18}O_{H2O}$ (% VSMOW) y temperatura media anual (ºC) aplicando la ecuación de Rozanski *et al*. (1993). Las temperaturas basadas en polen y micromamíferos son de Fauquette *et al*. (1999, 2006), Hernández Fernández *et al*. (2007) y Jiménez Moreno *et al*. (2010). Cronología según [1]Domingo *et al*. (2007 y datos in publicar), [2]Agustí *et al*. (2001), [3]inicio del Cuaternario de acuerdo a la cronología de la Unión Internacional de Ciencias Geológicas y Comisión Internacional de Estratigrafía 2008. RGM = Régimen climático mediterráneo, GHN= Glaciación del Hemisferio Norte, PCP= Periodo Cálido del Plioceno, CSM = Crisis Salina del Messiniense; CVM = Crisis del Vallesiense Medio.

Estudio 3 – El Gran Intercambio Biótico Americano: una nueva perspectiva desde el análisis de isótopos estables en mamíferos cenozoicos de la Región Pampeana (Domingo *et al.*, 2020)

El estudio del registro fósil de vertebrados del Cenozoico tardío en Sudamérica es clave para investigar la respuesta de la fauna en el contexto de los cambiantes factores abióticos y bióticos. Trabajos recientes sobre la tectónica, paleoceanografía y paleobiogeografía en relación con la formación del Istmo de Panamá han contribuido a mejorar nuestro conocimiento sobre la dinámica faunística que tuvo lugar entre Sudamérica y Norteamérica. A pesar de que existe un debate abierto acerca del tiempo y modo de formación de este corredor terrestre (Bacon *et al.*, 2015; Montes *et al.*, 2015; O´Dea *et al.*, 2016), la mayoría de los estudios apoyan la hipótesis de que Sudamérica permaneció aislada de otras masas continentales durante más de 50 Ma, desde el Paleoceno tardío hasta que comienza el intercambio regular de fauna terrestre al final del Neógeno. Los primeros registros fehacientes de taxones norteamericanos en Sudamérica han sido datados en el Mioceno superior (Huayqueriense) antes de la formación total del Istmo de Panamá (Vizcaíno y Fariña, 1999; Verzi y Montalvo, 2008; Reguero y Candela, 2011). Los denominados taxones "heraldo" desde Norteamérica a Sudamérica fueron prociónidos, cricétidos y tayasuidos y una vez se forma totalmente el corredor continental alrededor de los 3 Ma tiene lugar el Gran Intercambio Biótico Americano *sensu stricto* (GABI en sus siglas en inglés). Aunque hay un buen

conocimiento acerca de la cronología de los diferentes pulsos del GABI, aún se sabe poco sobre el uso de recursos y hábitats, ocupación de nichos e interacciones tróficas de los taxones implicados en el intercambio. Este trabajo pretende contribuir a mejorar y completar el conocimiento acerca de la paleoecología de estos taxones y sus adaptaciones a las nuevas condiciones del entorno y de la relación con otras especies. Para ello se han seleccionado diferentes yacimientos situados en la Región Pampeana (provincias de La Pampa y Buenos Aires, Argentina; Figura 10.9) que registran asociaciones faunísticas que abarcan desde los ~9,5 Ma (Mioceno tardío, Chasiquense) hasta los ~12.000 años (Pleistoceno tardío, Lujanense). Se ha analizado la composición isotópica de carbono ($\delta^{13}C$) y oxígeno ($\delta^{18}O$) en esmalte dental y ortodentina de 10 órdenes de mamíferos, incluyendo endémicos de Sudamérica y otros llegados desde Norteamérica: roedores, notoungulados, litopternos, cingulados, pilosos, esparasodontos, proboscidios, perisodáctilos, artiodáctilos y carnívoros *sensu stricto*.

La característica más notable cuando se observan las curvas de $\delta^{13}C$ en esmalte u ortodentina a lo largo del tiempo analizado (Figura 10.10) se basa en un incremento en los

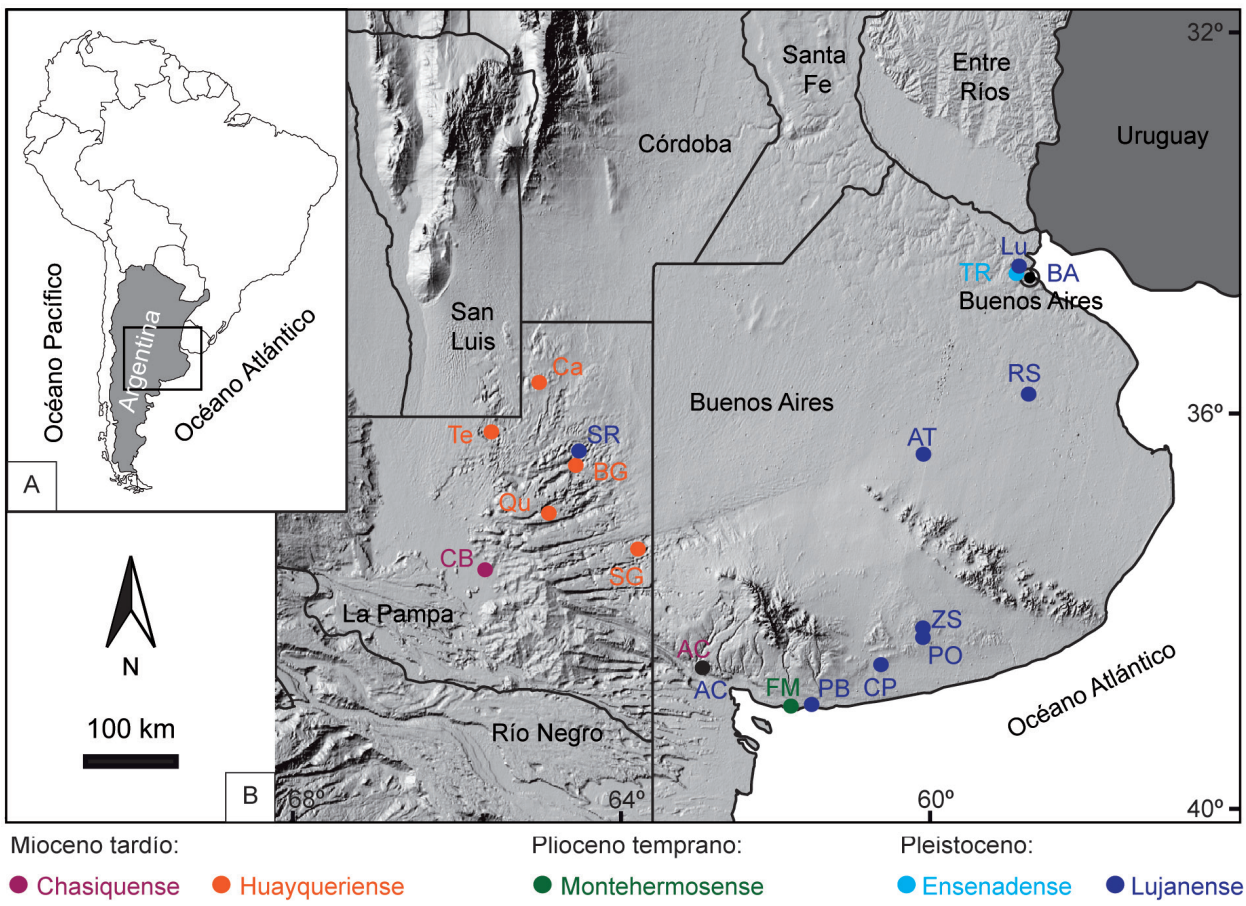


Figura 10.9. Situación geográfica de las localidades estudiadas. **A**, Mapa general de Sudamérica. **B**, Mapa detallado de la situación de los yacimientos del Cenozoico tardío de las provincias de La Pampa y Buenos Aires (Argentina). Referencias: CB: Cerro La Bota, AC: Arroyo Chasicó, Te: Telén, Qu: Quehué, SG: Salinas Grandes de Hidalgo, BG: Bajo Giuliani, Ca: Caleufú, FM: Farola Monte Hermoso, TR: Toscas del Río de La Plata, Lu: Luján, BA: Buenos Aires city area, RS: Río Salado, AT: Arroyo Tapalqué, PO: Paso Otero, CP: Cascada del Paleolama, PB: Playa del Barco, SR: Santa Rosa, ZS: Zanjón Seco. Las muestras de la localidad de Arroyo Chasicó incluyen fósiles de niveles del Mioceno tardío (Chasiquense = C) y Pleistoceno tardío (Lujanense = L). Imagen de satélite obtenida del Instituto Geográfico Nacional de Argentina.

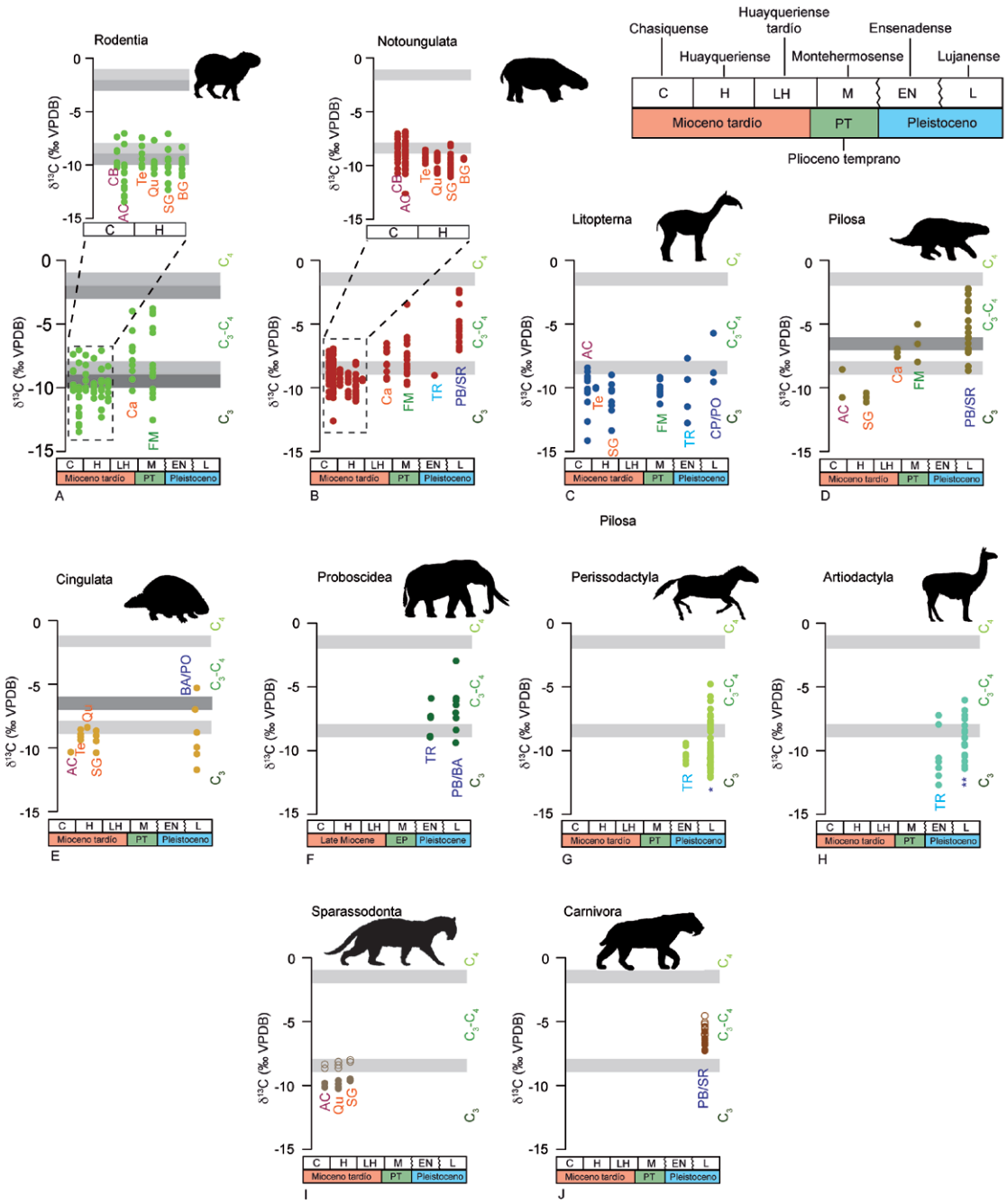


Figura 10. 10. Valores de $\delta^{13}C$ (‰, VPDB) de 10 órdenes de mamíferos herbívoros y carnívoros de las provincias de La Pampa y Buenos Aires entre el Mioceno (Chasiquense) y Pleistoceno tardío (Lujanense). **A,** Rodentia, **B**, Notoungulata, **C**, Litopterna, **D**, Pilosa, E. Cingulata, **F**, Proboscidea, **G**, Perissodactyla, **H**, Artiodactyla, **I**, Sparassodonta, **J**, Carnivora. Las barras grises indican valores límites de $\delta^{13}C$ entre dieta C_3, dieta intermedia C_3-C_4 y dieta C_4. El gris claro denota un valor de fraccionamiento o discriminación trófica $\varepsilon^*_{\text{dieta-esmalte}}$ de +14.1‰ (Cerling y Harris, 1999), mientras que el gris oscuro corresponde a $\varepsilon^*_{\text{dieta-esmalte}}$ de +12.8‰ (Passey *et al*., 2005) para roedores, y $\varepsilon^*_{\text{dieta-esmalte}}$ de +15.6‰ para xenartros (Tejada-Lara *et al*., 2018). Esparasodontos y carnívoros muestran su valor original de $\delta^{13}C$ (símbolos sólidos) y su valor de $\delta^{13}C$ calculado para corregir la diferencia trófica sumando 1.3‰ al valor original (Fox-Dobbs *et al*., 2006; Clementz *et al*., 2009).

*Las muestras de perisodáctilos del Pleistoceno tardío (Lujanense) proceden de las localidades de Luján, Río Salado, Arroyo Tapalqué, Cascada del Paleolama, Zanjón Seco, Paso Otero y Arroyo Chasicó. **Las muestras de artiodáctilos del Pleistoceno tardío (Lujanense) proceden de las localidades de Playa del Barco, Santa Rosa, Cascada del Paleolama y Paso Otero. Las líneas en zig-zag mostradas en las barras de la cronología denotan periodos temporales no representados: el Montehermosense es seguido por el Chapadmalalense, el Marplatense, el Ensenadense, el Bonaeriense y el Lujanense.

valores de $\delta^{13}C$ de algunos de los mamíferos herbívoros endémicos (roedores, notoungulados, pilosos) entre el Mioceno superior y el Plioceno inferior. Este hecho está relacionado con un cambio en la dietas de estos grupos de manera que se produce un incremento en el consumo de plantas de tipo C_4 en detrimento de la vegetación de tipo C_3 que venían consumiendo. La expansión de las praderas dominadas por este tipo de vegetación en la Región Pampeana ha sido documentada entre los 8 y 7 Ma (Cerling *et al.*, 1997). El incremento de este tipo de vegetación y ecosistema aparece enmarcado en el contexto de la "Edad de las Planicies Australes" (Pascual y Bondesio, 1982), un periodo comprendido entre los 11 y 3 Ma caracterizado por un aumento en la aridez, un descenso gradual de la temperatura y el establecimiento de vastas extensiones de pradera (Cione *et al.*, 2015). Este aumento en el consumo de vegetación de tipo C_4 no es apreciable de manera tan clara en litopternos y cingulados, que muestran valores de $\delta^{13}C$ típicos de dietas dominadas por plantas C_3 a lo largo del lapso temporal estudiado (Fig. 10 .10). Durante el Pleistoceno, notoungulados y pilosos muestran dietas mixtas C_3-C_4, mientras que litopternos, cingulados, junto a los taxones procedentes de Norteamérica, proboscídios, perisodáctilos y artiodáctilos muestran dietas entre C_3 y mixta C_3-C_4 (Figura 10.10). En el caso de los taxones con una dieta carnívora, los esparasodontos habrían consumido preferentemente presas que ingerían vegetación de tipo C_3 de zonas abiertas, mientras que los carnívoros *sensu stricto* (representados por el género *Smilodon*) habrían consumido presas que ingerían vegetación mixta C_3-C_4 (Figura 10.10).

Aparte del estudio de la evolución de las dietas de los taxones a lo largo de la secuencia temporal seleccionada en este estudio, también se ha querido evaluar cómo cambia la ocupación de nichos ecológicos. Los nichos ecológicos ocupados por cada grupo se han estudiado a partir del cálculo de nichos isotópicos. Este método se basa en la construcción de elipses mediante estadística bayesiana delimitadas por los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{18}O$ analizado en el esmalte dental u ortodentina de los taxones estudiados. Para ello, se seleccionaron aquellos yacimientos que mostraban una mayor diversidad de taxones en el muestreo. Arroyo Chasicó, un yacimiento del Mioceno superior anterior al GABI, muestra un cierto grado de solapamiento entre roedores, notoungulados y litopternos (Figura 10.11). En general, estos taxones consumen vegetación C_3, con notoungulados mostrando un mayor consumo de plantas de tipo C_3 de zonas más abiertas y roedores y litopternos con una mayor ingestión de plantas de tipo C_3 de zonas más arboladas. Los roedores muestran los menores valores $\delta^{18}O$ lo que indicaría la ingestión de agua (a través de la bebida directa o de la comida) sujeta a una baja tasa de evaporación. En la localidad de Salinas Grandes de Hidalgo, que evidencia el primer pulso del GABI por la presencia de restos fósiles del prociónido *Cyonasua* (Vizcaíno y Fariña, 1999), se aprecia un mayor solapamiento de las elipses o nichos isotópicos (Figura 10.11). Como ocurría en Arroyo Chasicó, todos los taxones habrían consumido preferentemente plantas de tipo C_3 (o presas que se alimentaban de este tipo de vegetación en el caso de los esparasodontos analizados), pero sus valores de $\delta^{13}C$ aparecen más condensados y reflejan la coexistencia y el aprovechamiento de recursos en una zona arbolada abierta a pradera C_3. Los valores de $\delta^{18}O$ también muestran un mayor solapamiento lo que apunta hacia la ingesta de aguas con una relación isotópica del oxígeno similar para todos ellos. Este solapamiento más intenso registrado en Salinas Grandes de Hidalgo cuando se compara con

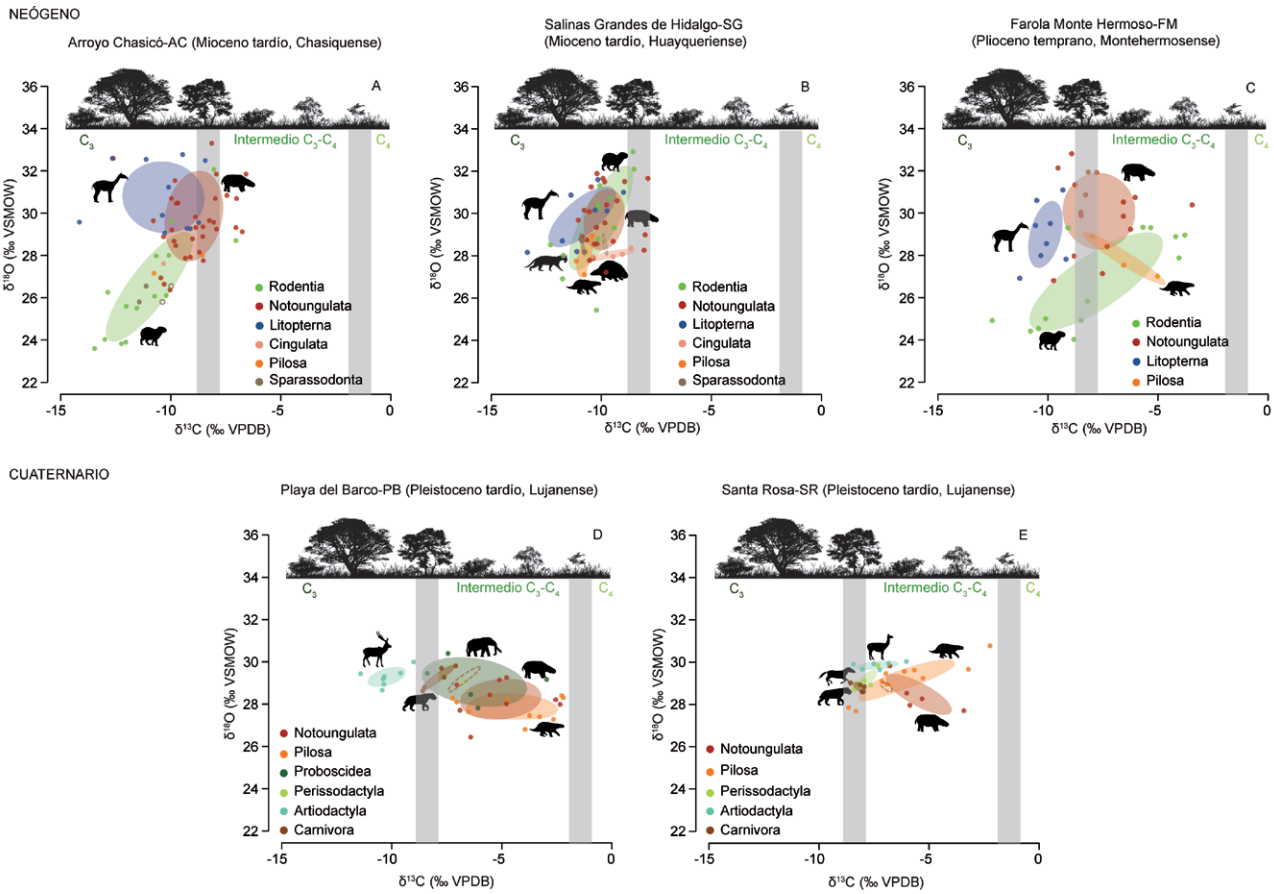


Figura 10. 11. Nichos isotópicos delimitados por los valores de $\delta^{18}O$ y $\delta^{13}C$ del esmalte dental y ortodentina de mamíferos fósiles procedentes de localidades del Neógeno y Cuaternario. **A**, Arroyo Chasicó, **B**, Salinas Grandes de Hidalgo, **C**, Farola Monte Hermoso, **D**, Playa del Barco, y E. Santa Rosa. Las barras grises indican valores límites de $\delta^{13}C$ entre dieta C_3, dieta intermedia C_3-C_4 y dieta C_4. Esparasodontos y carnívoros muestran su valor original de $\delta^{13}C$ (símbolos sólidos) y su valor de $\delta^{13}C$ calculado para corregir la diferencia trófica sumando 1.3‰ al valor original (Fox-Dobbs *et al*., 2006; Clementz *et al*., 2009).

Arroyo Chasicó, puede ser indicativo de condiciones más adversas como así lo indican estudios independientes que apuntan hacia una tendencia en el aumento de la aridez en este tiempo (Verzi y Montalvo, 2008; Verzi *et al*., 2008; Piñero *et al*., 2021). Durante el final del Mioceno y el inicio del Plioceno tuvo lugar la expansión de las plantas C_4 en la Región Pampeana. Si en este momento los representantes de los taxones presentes en la zona hubiesen sido capaces de integrar en su dieta este tipo de vegetación, la competición entre la fauna por los recursos habría sido menos intensa y habría facilitado su coexistencia. Este hecho viene ilustrado por el cambio significativo en el tipo de dietas de algunos roedores, notoungulados y pilosos desde un patrón dietario basado en plantas C_3 hacia uno mixto C_3-C_4, como ya se ha comentado anteriormente. Este hecho se aprecia en el gráfico de Farola Monte Hermoso (Figura 10.11). Los litopternos se mantienen más conservadores en sus dietas, ya que siguen dependiendo del consumo de vegetación C_3 a pesar del aumento en la disponibilidad de plantas C_4. En cuanto a los valores de $\delta^{18}O$ en Farola Monte Hermoso, los roedores muestran algunos de los menores valores, lo que apunta hacia una ingestión

de agua de zonas con menor evaporación, mientras que los notoungulados muestran los valores más altos indicativos de cuerpos de aguas sujetos a una mayor tasa de evaporación. En la localidad de Playa del Barco, asignada al Pleistoceno superior, la configuración faunística está basada en la presencia de fauna de tamaño grande y megafauna, y de taxones norteños como proboscidios, perisodáctilos, artiodáctilos y carnívoros *sensu stricto*. Notoungulados, pilosos y perisodáctilos muestran exclusivamente dietas mixtas C_3-C_4, mientras que los proboscídios habrían incorporado también recursos de áreas abiertas C_3 (Figura 10.11). El félido *Smilodon*, único carnívoro *sensu stricto* muestreado, habría cazado presas de áreas mixtas C_3-C_4 (Figura 10.11). Los artiodáctilos están representados exclusivamente por el cérvido *Morenelaphus* en Playa del Barco y sus bajos valores de $\delta^{13}C$ apuntan hacia una dieta basada en vegetación C_3 de zonas más cerradas (Figura 10.11). En la localidad de Santa Rosa, también perteneciente al Pleistoceno superior, notoungulados y pilosos muestran una dieta basada en vegetación mixta C_3-C_4, al igual que en Playa del Barco (Figura 10.11). Los artiodáctilos, representados en este yacimiento por camélidos y perisodáctilos muestran valores de $\delta^{13}C$ en su esmalte dental indicativos del límite entre una dieta C_3 de áreas abiertas y una dieta mixta C_3-C_4 (Figura 10.11). Al igual que en Playa del Barco, los datos de *Smilodon* de Santa Rosa muestran el consumo preferente de presas de áreas mixtas C_3-C_4 (Figura 10.11). Tanto en Playa del Barco como en Santa Rosa se observa un solapamiento en los valores de $\delta^{18}O$ de los taxones analizados lo que apunta hacia la ingesta de aguas con valores isotópicos similares (Figura 10.11).

REFLEXIONES FINALES

Los estudios paleoclimáticos, paleoambientales y paleoecológicos desde la perspectiva de los isótopos estables han demostrado ser de especial relevancia. Proporcionan información integrada sobre las respuestas bióticas y abióticas de nuestro planeta ante procesos de cambio climático y ambiental global. En este capítulo se ha mostrado que el análisis de diferentes sistemas isotópicos en vertebrados permite abordar cuestiones relacionadas con el uso de recursos y hábitats, ocupación del nicho ecológico e interacciones tróficas de una manera semi-cuantitativa. En ese contexto, constituye una herramienta altamente informativa que proporciona datos que no pueden ser obtenidos por otro tipo de estudios paleontológicos. El constante avance de las técnicas de análisis isotópico, así como la enorme versatilidad que abre nuevas posibilidades en el campo de la Paleontología Isotópica, permitirá una reconstrucción cada vez más precisa de las condiciones existentes en el pasado.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se enmarca dentro de los proyectos PGC2018-094955-A-I00 y PID2022-138275NB-I00 (Ministerio de Ciencia, Innovación y Universidades de España). Dánae Sanz Pérez agradece al contrato predoctoral PRE2019-089848 asociado al proyecto arriba citado. Gracias al Dr. Bernardo J. González Riga, Editor Responsable del presente libro por su invitación a participar con este capítulo.

Son numerosas las personas a las que hemos de agradecer su implicación en los diferentes estadios de los trabajos aquí presentados. Queremos destacar especialmente

la ayuda prestada por Mª Teresa Alberdi y Jorge Morales (MNCN-CSIC, España), José Luiz Sanz (UAM, España), Francisco Ortega (UNED, España), Fernando Barroso (UAH, España), José Luis Prado (UNICEN, Argentina), Claudia I. Montalvo (UNLP, Argentina), Rodrigo L. Tomassini (INGEOSUR-UNS, Argentina), Marcelo Reguero (Museo de La Plata, Argentina), Paul L. Koch y Dyke Andreasen (UCSC, USA). Agradecemos a los responsables de las colecciones paleontológicas de las diferentes instituciones visitadas, así como a las autoridades correspondientes, los permisos para llevar a cabo el muestreo de los vertebrados fósiles estudiados. Este trabajo es una contribución del grupo de investigación UCM 910607 – "Evolución de mamíferos y de paleoambientes continentales cenozoicos".

GLOSARIO

Isótopos: átomos cuyo núcleo contiene el mismo número de protones (mismo número atómico, Z), pero distinto número de neutrones (diferente número másico o masa atómica, A).

Paleontología Isotópica: rama de la Paleontología que hace uso del análisis de isótopos estables con el fin de obtener información paleoecológica, paleoclimática, paleoambiental o tafonómica.

Bioapatito: mineral del que está compuesto el tejido óseo (huesos y dientes) de los vertebrados. Este tejido forma una red esquelética de hidroxiapatito recorrida por conductos sanguíneos e integrados por fibras de colágeno. En vertebrados actuales, el bioapatito se presenta en la forma de hidroxiapatito cuya fórmula general es $Ca_{10}[PO_4,CO_3]_6[OH, CO_3]_2$.

Colágeno: proteína que se dispone en fibras en el tejido óseo. Supone el 90-95% del contenido orgánico de este tejido y constituye alrededor del 20% de la masa del hueso, incluyendo materia orgánica y tejido mineral.

Espectrometría de masas: los espectrómetros de masa analizan masa/carga (m/z) de determinadas moléculas al ser ionizadas por un haz de electrones producido por una corriente eléctrica o un plasma. La moléculas ionizadas, con abundancias variables de isótopos estables, son aceleradas por un tubo semicircular donde un imán separa las moléculas según su m/z.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adams, M. A. y Grierson, P. F. (2001). Stable isotopes at natural abundance in terrestrial plant ecology and ecophysiology: an update. *Plant Biology*, *3*, 299–310.

Agustí, J. y Antón, M. (2002). *Mammoths, Sabertooths and Hominids*. Columbia University Press, New York.

Agustí, J., Oms, O. y Remacha, E. (2001). Long Plio-Pleistocene terrestrial record of climate change and mammal turnover in Southern Spain. *Quaternary Research*, *56*, 411–418.

Agustí, J., Sanz de Siria, A. y Garcés, M. (2003) Explaining the end of the hominoid experiment in Europe. *Journal of Human Evolution*, *45*, 145–153.

Alba, D. M., Agustí, J. y Moyà-Solà, S. (2001). Completeness of the mammalian fossil record in the Iberian Neogene. *Paleobiology*, *27*(1), 79–83.

Ambrose, S. H. (1990). Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. *Journal of Archaeological Science*, *17*, 431–451.

Amiot, R., Wang, X., Zhou, Z., Wang, X., Buffetaut, E., Lécuyer, C., Ding, Z., Fluteau, F., Hibino, T., Kusuhashi, N., Mo, J., Suteethorn, V., Wang, Y., Xua, X. y Zhang, F. (2011). Oxygen isotopes of East Asian dinosaurs reveal exceptionally cold Early Cretaceous climates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, *108*, 5179–5183.

Amundson, R., Austin, A. T., Schuur, E. A. G. yoo, K., Matzek, V., Kendall, C., Uebersax, A., Brenner, D. y Baisden, W. T. (2003). Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. *Global Biogeochemichal Cycles*, *17*, 1031.

Bacon, C. D., Silvestro, D., Jaramillo, C., Smith, B. T., Chakrabarty, P. y Antonelli, A. (2015). Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, *112*, 6110–6115.

Barroso-Barcenilla, F., Cambra-Moo, O., Escaso, F., Ortega, F., Pascual, A., Pérez-García, A., Rodríguez-Lázaro, J., Sanz, J. L., Segura, M. y Torices, A. (2009). New and exceptional discovery in the Upper Cretaceous of the Iberian Peninsula: The palaeontological site of "Lo Hueco", Cuenca, Spain. *Cretaceous Research*, *30*, 1268–1278.

Biasatti, D. M. (2004). Stable carbon isotopic profiles of sea turtle humeri: implications for ecology and physiology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *206*, 203–216.

Bocherens, H. y Drucker, D. (2003). Trophic level isotopic enrichment of carbon and nitrogen in bone collagen: case studies from recent and ancient terrestrial ecosystems. *International Journal of Osteoarchaeology*, *13*, 46–53.

Bocherens, H., Hofman-Kamińska, E., Drucker, D. G., Schmölcke, U. y Kowalczyk, R. (2015). European bison as a refugee species? Evidence from isotopic data on Early Holocene bison and other large herbivores in Northern Europe. *PLoS ONE*, *10*(2), e0115090.

Bocherens, H., Drucker, D. G., Haidle, M. N., Müller-Beck, H., Münzele, S. C. y Naito, Y. I. (2016). Isotopic evidence (C, N, S) for a high aquatic dietary contribution for a Pre-Dorset muskox hunter from Umingmak (Banks Island, Canada). *Journal of Archaeological Sciences, Reports*, *6*, 700–708.

Bryant, J. D. y Froelich, P. N. (1995). A model of oxygen isotope fractionation in body water of large mammals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *59*, 4523-4537.

Bryant, J. D., Koch, P. L., Froelich, P. N., Showers, W. J. y Genna, B. J. (1996). Oxygen isotope partitioning between phosphate and carbonate in mammalian apatite. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *60*, 5145–5148.

Cambra-Moo, O., Barroso-Barcenilla, F., Berreteaga, A., Carenas, A., Coruña, F., Domingo, L., Domingo, M. S., Elvira, A., Escaso, F., Ortega, F., Pérez-García, A., Peyrot, D., Sanz, J. L., Segura, M., Sopelana, A. y Torices, A. (2012). Preliminary taphonomic approach to "Lo Hueco" palaeontological site (Upper Cretaceous, Cuenca, Spain). *Geobios*, *45*, 157–166.

Cerling, T. E. y Harris, J. M. (1999). Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia*, *120*, 347–363.

Cerling, T. E., Harris, J. M., MacFadden, B. J., Leakey, M. G., Quade, J., Eisenmann, V. y Ehleringer, J. R. (1997). Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, *389*, 153–158.

Cerling, T. E., Wittemyer, G., Ehleringer, J. R., Remien, C. H. y Douglas-Hamilton, I. (2009). History of Animals using Isotope Records (HAIR): A 6-year dietary history of one family of African elephants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, *106*, 8093-8100.

Chamberlain, C. P., Blum, J. D., Holmes, R. T., Feng, X. H., Sherry, T. W. y Graves, G. R. (1997). The use of isotope tracers for identifying populations of migratory birds. *Oecologia*, *109*, 132-141.

Cione, A. L., Gasparini, G. M., Soibelzon, E., Soibelzon, L. H. y Tonni, E. P. (2015). *The Great American Biotic Interchange. A South American perspective*. Springer briefs in Earth Sciences, *97*.

Clementz, M. T., Holden, P. y Koch, P. L. (2003). Are Calcium isotopes a reliable monitor of trophic level in marine settings? *International Journal of Osteoarchaeology*, 13, 29–36.

Clementz, M. T., Fox-Dobbs, K., Wheatley, P. V., Koch, P. L. y Doak, D. F. (2009). Revisiting old bones: coupled carbon isotope analysis of bioapatite and collagen as an ecological and palaeoecological tool. *Geological Journal*, *44*, 605–620.

Clementz, M. T. (2012). New insight from old bones: stable isotope analysis of fossil mammals. *Journal of Mammalogy*, *93*, 368–380.

Cojan, I., Renard, M. y Emmanuel, L. (2003). Palaeoenvironmental reconstruction of dinosaur nesting sites based on a geochemical approach to eggshells and associated palaeosols (Maastrichtian, Provence Basin, France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *191*, 111-138.

Coltrain, J. B., Harris, J. M., Cerling, T. E., Ehleringer, J. R., Dearing, M. D., Ward, J. y Allen, J. (2004). Rancho La Brea stable isotope biogeochemistry and its implications for the palaeoecology of late Pleistocene, coastal southern California. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *205*, 199–219.

DeConto, R. M., Brady, E. C., Berggren, J. y Hay, W. W. (2000). Late Cretaceous climate, vegetation, and ocean interactions. En B. T. Huber, K. G. MacLeod y S. L. Wing (Eds.). *Warm Climates in Earth History* (pp. 275–296). Cambridge University Press.

DeNiro, M. J. y Epstein, S. (1978). Carbon isotopic evidence for different feeding patterns in two hyrax species occupying the same habitat. *Science*, *201*, 906-908.

DeSantis, L. R. G., Feranec, R. S. y MacFadden, B. J. (2009) Effects of global warming on ancient mammalian communities and their environments. *PLoS ONE*, *4*(6), e5750.

Diefendorf, A. F., Mueller, K. E., Wing, S. L., Koch, P. L. y Freeman, K. H. (2010). Global patterns in leaf ^{13}C discrimination and implications for studies of past and future climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, *107*, 5738–5743.

Domingo, L., Barroso-Barcenilla, F. y Cambra-Moo, O. (2013b). Paleoenvironmental reconstruction of the "Lo Hueco" fossil site (Upper Cretaceous, Cuenca, Spain): Preliminary stable isotope analyses on crocodilians and dinosaurs. *Palaios*, *28*, 195–202.

Domingo, L., Barroso-Barcenilla, F. y Cambra-Moo,

O. (2015b). Seasonality and paleoecology of the Late Cretaceous multi-taxa vertebrate assemblage of "Lo Hueco" (central eastern Spain). *PLoS ONE*, *10*(3), e0119968.

Domingo, L., Cuevas-González, J., Grimes, S. T., Hernández Fernández, M. y López-Martínez, N. (2009). Multiproxy reconstruction of the paleoclimate and paleoenvironment of the Middle Miocene Somosaguas site (Madrid, Spain) using herbivore tooth enamel. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, *272*, 53–68.

Domingo, L., Domingo, M. S., Koch, P. L., Morales, J. y Alberdi, M. T. (2017b). Carnivoran resource and habitat use in the context of a Late Miocene faunal turnover episode. *Palaeontology*, *60*, 461–483.

Domingo, L., Koch, P. L., Grimes, S. T., Morales, J. y López-Martínez, N. (2012a). Isotopic paleoecology of mammals and the Middle Miocene Cooling event in the Madrid Basin (Spain). *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, 98–113.

Domingo, L., Koch, P. L., Hernández Fernández, M., Fox, D. L., Domingo, M. S. y Alberdi, M. T. (2013a). Late Neogene and Early Quaternary paleoenvironmental and paleoclimatic conditions in Southwestern Europe: isotopic analyses on mammalian taxa. *PLoS ONE*, *8*, e63739.

Domingo, L., Pérez-Dios, P., Hernández Fernández, M., Martín-Chivelet, J., Ortiz, J. E. y Torres. T. (2015a). Late Quaternary climatic and environmental conditions of northern Spain: An isotopic approach based on the mammalian record from La Paloma cave. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, *440*, 417–430.

Domingo, L., Prado, J. L. y Alberdi, M. T. (2012b). The effect of paleoecology and paleobiogeography on stable isotopes of Quaternary mammals from South America. *Quaternary Science Reviews*, *55*, 103–113.

Domingo, L., Rodríguez-Gómez, G., Libano, I. y Gómez-Olivencia, A. (2017a). New insights into the Middle Pleistocene paleoecology and paleoenvironment of the Northern Iberian Peninsula (Punta Lucero Quarry site, Biscay): a combined approach using mammalian stable isotope analysis and trophic resource availability modeling. *Quaternary Science Reviews*, *169*, 243–262.

Domingo, L., Tomassini, R., Montalvo, C., San-Pérez, D. y Alberdi, M. T. (2020). The Great American Biotic Interchange revisited: a new perspective from the stable isotope record of Argentine Pampas fossil mammals. *Scientific Reports*, *10*, 1608.

Domingo, M. S., Alberdi, M. T. y Azanza, B. (2007). A new quantitative biochronological ordination for the Upper Neogene mammalian localities of Spain. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, *255*, 361–376.

Domingo, M. S., Badgley, C., Azanza, B., DeMiguel, D. y Alberdi, M. T. (2014). Diversification of mammals from the Miocene of Spain. *Paleobiology*, *40*, 196–220.

Eagle, R. A., Schauble, E. A., Tripatia, A. K., Tütken, T., Hulbert, R. C. y Eiler, J. M. (2010). Body temperatures of modern and extinct vertebrates from ^{13}C-^{18}O bond abundances in bioapatite. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, *107*, 10377–10382.

Eagle, R. A., Tütken, T., Martin, T. S., Tripati, A. K., Fricke, H. C., Connely, M., Cifelli, R. L. y Eiler, J. M. (2011). Dinosaur body temperatures determined from isotopic (^{13}C-^{18}O) ordering in fossil biominerals. *Science*, *333*, 443–445.

Eagle, R., Enriquez, M., Grellet-Tinner, G., Pérez-Huerta, A., Hu, D., Tütken, T., Montanari, S., Loyd, S. J., Ramirez, P., Tripati, A. K., Kohn, M. J., Cerling, T. E., Chiappe, L. M. y Eiler, J. M. (2015). Isotopic ordering in eggshells reflects body temperatures and suggests differing thermophysiology in two Cretaceous dinosaurs. *Nature Communications*, *6*, 8296.

Edwards, E. J., Osborne, C. P., Strömberg, C. A. E, Smith, S. A. y Consortium, G., Bond, J., Christin, P. A., Cousins, A., Duvall, M., Fox, D., Freckleton, R., Ghannoum, O., Hartwell, J., Huang, Y., Janis, C., Keeley, J., Kellogg, A., Knapp, A., Leakey, A., Nelson, D., Saarela, J., Sage, R., Sala, O., Christopher, N., Still, L. y Tipple, B. (2010) The origins of C_4 grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science. *Science*, *328*, 587–591.

Ehleringer, J. R. y Monson, R. K. (1993). Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *24*, 411–439.

Eiler, J. M. (2007). "Clumped-isotope" geochemistry—The study of naturally-occurring, multiply-substituted isotopologues. *Earth and Planetary Science Letters*, *262*, 309–327.

Ekart, D. D., Cerling, T. E., Montañez, I. P. y Tabor, N. J. (1999). A 400 million year carbon isotope record of pedogenic carbonate: implications for paleoatmospheric carbon dioxide. *American Journal of Science*, *299*, 805–827.

Emiliani, C. (1954). Depth habitats of some species of pelagic foraminifera as indicated by oxygen isotope ratios. *American Journal of Science*, *252*, 149–158.

Epstein, S., Buchsbaum, R., Lowenstam, H. A. y Urey, H. C. (1953). Revised carbonatewater isotopic temperature scale. *Bulletin de la Société Géologique de France*, *64*, 1315–1325.

Evans, R. D. (2001). Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. *Trends in Plant Science*, *6*, 121–126.

Ezzo, J. A., Johnson, C. M. y Price, D. T. (1997). Analytical perspectives on prehistoric migration: A case study from east-central Arizona. *Journal of Archeological Sciences*, *24*, 447–466.

Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R. y Hubick, K.T. (1989). Carbon isotopic discrimination and photosynthesis. *Annual Reviews of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, *40*, 503–537.

Fauquette, S., Suc, J. P., Bertini, A., Popescu, S. M., Warny, S., Bachiri Taoufiq, N., Perez Villa, M. J., Chikhi, H., Feddi, N., Subally, D., Clauzon, G. y Ferrier, J. (2006). How much did climate force the Messinian salinity crisis? Quantified climatic conditions from pollen records in the Mediterranean region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *238*, 281–301.

Fauquette, S., Suc, J. P., Guiot, J., Diniz, F., Feddi, N., Zheng, Z., Bessais, E. y Drivaliari, A. (1999). Climate and biomes in the West Mediterranean area during the Pliocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *152*, 15–36.

Faure, G. y Mensing, T. M. (2005). *Isotopes. Principles and Applications*. Third Edition. John Wiley y Sons, New Jersey.

Fernández-Tresguerres Hernández-Gil, I., Alobera Gracia, M. A., del Canto Pingarrón, M. y Blanco Jeréz, L. (2006). Bases fisiológicas de la regeneración ósea I. Histología y fisiología del tejido óseo. *Medicina Oral, Patología Oral y Cirugía Bucal*, *11*(1), 47–51.

Fogel, M. L. y Tuross, N. (2003). Extending the limits of paleodietary studies of humans with compound specific carbon isotope analysis of amino acids. *Journal of Archaeological Science*, *30*, 535–540.

Forster, A., Schouten, S., Baas, M. y Sinninghe Damsté, J. S. (2007). Mid-Cretaceous (Albian–Santonian) sea surface temperature record of the tropical Atlantic Ocean. *Geology*, *35*, 919–922.

Fortelius, M., Eronen, J., Liu, L., Pushkina, D., Tesakov, A., Vislobokova, I. y Zhang, Z. (2006). Late Miocene and Pliocene large land mammals and climatic changes in Eurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *238*, 219–227.

Fox-Dobbs, K., Bump, J. K., Peterson, R. O., Fox, D. L. y Koch, P. L. (2007). Carnivore-specific stable isotope variables and variation in the foraging ecology of modern and ancient wolf populations: case studies from Isle Royale, Minnesota, and La Brea. *Canadian Journal of Zoology*, *85*, 458–471.

Fox-Dobbs, K., Leonard, J. A. y Koch, P. L. (2008). Pleistocene megafauna from Eastern Beringia: paleoecological and paleoenvironmental interpretations of stable carbon and nitrogen isotope and radiocarbon records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *261*, 30–46.

Fox-Dobbs, K., Wheatley, P. V. y Koch, P. L. (2006). Carnivore specific bone bioapatite and collagen carbon isotope fractionations: case studies of modern and fossil grey wolf populations. *Libro de Resúmenes* del *AGU Fall Meeting 2006* (pp. B53C-0366). California.

Fricke, H. C. y Pearson, D. A. (2008). Stable isotope evidence for changes in dietary niche partitioning among hadrosaurian and ceratopsian dinosaurs of the Hell Creek Formation, North Dakota. *Paleobiology*, *34*, 534–552.

Fricke, H. C., Rogers, R. R., Backlund, R., Dwyer, C. N. y Echt, S. (2008). Preservation of primary stable isotope signals in dinosaur remains, and environmental gradients of the Late Cretaceous of Montana and Alberta. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *266*, 13–27.

Friedli, H., Lotscher, H., Oeschger, H., Siegenthaler, U. y Stauver, B. (1986). Ice core record of the $^{13}C/^{12}C$ ratio of atmospheric CO_2 in the past two centuries. *Nature*, *324*, 237–238.

Friedrich, O., Herrle, J. O., Wilson, P. A., Cooper, M. J., Erbacher, J. y Hemleben, C. (2009). Early Maastrichtian carbon cycle perturbation and cooling event: Implications from the South Atlantic Ocean. *Paleoceanography*, *24*, PA2211.

Garlick, G. D. (1969). The stable isotopes of oxygen. En K. H. Wedepohl (Ed.). *Handbook of geochemistry*, vol 8B. Springer.

Ghosh, P., Adkins, J., Affek, H., Balta, B., Guo, W., Schauble, E. A., Schrag, D. y Eiler, J. M. (2006). $^{13}C–^{18}O$ bonds in carbonate minerals: a new kind of paleothermometer. *Geochimicha et Cosmochimica Acta*, *70*, 1439–1456.

Goedert, J., Lécuyer, C., Amiot, R., Arnaud-Godet, F., Wang, X., Cui, L. y Cuny, G. (2018). Euryhaline ecology of early tetrapods revealed by stable isotopes. *Nature*, *558*, 68–72.

Goedert, J., Amiot, R., Berthet, D., Fourel, F., Simon, L. y Lécuyer, C. (2020). Combined oxygen and sulphur isotope analysis—a new tool to unravel vertebrate (paleo)-ecology. *The Science of Nature*, *107*, 10.

Graustein, W. C. (1989). $^{87}Sr/^{86}Sr$ ratios measure

the sources and flow of strontium in terrestrial ecosystems. En P. W. Rundel, J. R. Ehleringer y K. A. Nagy (Eds.). *Stable Isotopes in Ecological Research* (pp. 491–512). Springer-Verlag.

Haug, G. H., Tiedemann, R., Zahn, R. y Ravelo, A. C. (2001) Role of Panama uplift on oceanic freshwater balance. *Geology*, *29*, 207–210.

Hayes, J. M. (2001). Fractionation of carbon and hydrogen isotopes in biosynthetic processes. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, *43*, 225–277.

Hernández Fernández, M., Álvarez Sierra, M. A. y Peláez-Campomanes, P. (2007). Bioclimatic analysis of rodent palaeofaunas reveals severe climatic changes in Southwestern Europe during the Plio-Pleistocene. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, *251*, 500–526.

Heuser, A. y Eisenhauer, A. (2010). A pilot study on the use of natural calcium isotope ($^{44}Ca/^{40}Ca$) fractionation in urine as a proxy for the human body calcium balance. *Bone*, *46*, 889–896.

Hobson, K. A. y Wassenaar, L. I. (2008). *Tracking animal migration using stable isotopes*. Academic Press, Elsevier.

Hobson, K. A., Barnett-Johnson, R. y Cerling, T. (2010). Using Isoscapes to Track Animal Migration. En J. B. West, G. J. Bowen, T. E. Dawson y K. P. Tu (Eds.). *Isoscapes: Understanding Movement, Pattern, and Process on Earth Through Isotope Mapping* (pp. 273–298). Springer Science.

Hoefs, J. (1997). *Stable Isotope Geochemistry*, *Fourth Edition* (pp. 201). Springer.

Högberg, P. (1997). Tansley review no. 95: ^{15}N natural abundance in soil–plant systems. *New Phytologist*, *137*, 179–203.

Hoppe, K. A., Koch, P. L., Carlson, R. W. y Webb, S. D. (1999). Tracking mammoths and mastodons: reconstruction of migratory behavior using strontium isotope ratios. *Geology*, *27*, 439–442.

Hummel, J. y Clauss, M. (2011). Sauropod feeding and digestive physiology. En N. Klein, K. Remes, y M. Sander (Eds.). *Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the Life of Giants* (pp. 11–33). Indiana University Press.

Iacumin, P., Bianucci, G. y Longinelli, A. (1992). Oxygen and carbon isotopic composition of fish otoliths. *Marine Biology*, *113*, 537–542.

Iacumin, P., Bocherens, H., Mariotti, A. y Longinelli, A. (1996). Oxygen isotope analyses of coexisting carbonate and phosphate in biogenic apatite: a way to monitor diagenetic alteration of bone phosphate? *Earth and Planetary Science Letters*, *142*, 1–6.

IPCC, 2021: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, y B. Zhou (Eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 2391. doi:10.1017/9781009157896.

Jaouen, K., Beasley, M., Schoeninger, M., Hublin, J. J. y Richards, M. P. (2016). Zinc isotope ratios of bones and teeth as new dietary indicators: results from a modern food web (Koobi Fora, Kenya). *Scientific Reports*, *6*, 26281.

Jenkyns, H. C., Forster, A., Schouten, S. y Sinninghe Damsté, J. S. (2004). High temperatures in the Late Cretaceous Arctic Ocean. *Nature*, *432*, 888–892.

Jiménez-Moreno, G., Fauquette, S. y Suc, J. P. (2010). Miocene to Pliocene vegetation reconstruction and climate estimates in the Iberian Peninsula from pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *162*, 403–415.

Johnson, B. J., Fogel, M. y Miller, G. H. (1998). Stable isotopes in modern ostrich eggshell: A calibration for paleoenvironmental applications in semi-arid regions of southern Africa. *Geochimicha et Cosmochimicha Acta*, *62*, 2451–2461.

Kimura, Y., Jacobs, L. L., Cerling, T. E., Uno, K. T., Ferguson, K. M., Flynn, L. J. y Patnaik, R. (2013). Fossil mice and rats show isotopic evidence of niche partitioning and change in dental ecomorphology related to dietary shift in Late Miocene of Pakistan. *PLoS ONE*, *8*, e69308.

Koch, P. L. (1998). Isotopic reconstruction of past continental environments. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, *26*, 573–613.

Koch, P. L. (2007). Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates. En R. Michener y K. Lajtha (Eds). *Stable isotopes in ecology and environmental science* (pp. 99–154). Blackwell Publishing.

Kocsis, L., Osi, A., Vennemann, T., Trueman, C. N. y Palmer, M. R. (2009). Geochemical study of vertebrate fossils from the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation (Hungary): evidence for a freshwater habitat of mosasaurs and pycnodont fish. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, *280*, 532–542.

Kohn, M. J. (1996). Predicting animal $\delta^{18}O$: accounting for diet and physiological adaptation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *60*, 4811–4829.

Kohn, M. J. y Cerling, T. E. (2002). Stable isotope

compositions of biological apatite. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, *48*, 455–488.

Kohn, M. J. (2010). Carbon isotope compositions of terrestrial C_3 plants as indicators of (paleo) ecology and (paleo)climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, *107*, 19691–19695.

Krummen, M., A., Hilkert, W., Juchelka, D., Duhr, A., Schlüter, H. J. y Pesch, R. (2004). A new concept for isotope ratio monitoring liquid chromatography/mass spectrometry. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 18, 2260–2266.

Lécuyer, C., Bogey, C., Garcia, J. P., Grandjean, P., Barrat, J. A., Floquet, M., Bardet, N. y Pereda-Superbiola, X. (2003). Stable isotope composition and rare earth element content of vertebrate remains from the Late Cretaceous of Northern Spain (Laño): Did the environmental record survive? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *193*, 457–471.

LeGeros, R. Z. (1981). Apatites in biological systems. *Progress in Crystal Growth and Characterization of Materials*, *4*, 1–45.

Levin, N. E., Cerling, T. E., Passey, B. H., Harris, J. M. y Ehleringer, J. R. (2006). A stable isotope aridity index for terrestrial environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A*, *103*, 11201–11205.

MacLeod, K. G., Huber, B. T. y Isaza-Londoño, C. (2005). North Atlantic warming during global cooling at the end of the Cretaceous. *Geology*, *33*, 437–440.

Marino, B. D. y McElroy, M. B. (1991). Isotopic composition of atmospheric CO_2 inferred from carbon in C_4 plant cellulose. *Nature*, *349*, 127–131.

Martin, J. E. Vance, D. y Balter, V. (2014). Natural variation of magnesium isotopes in mammal bones and teeth from two South African trophic chains. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *130*, 12–20.

Martin, J. E., Tacail, T., Adnet, S., Girard, C. y Balter, V. (2015a). Calcium isotopes reveal the trophic position of extant and fossil elasmobranchs. *Chemical Geology*, *415*, 118–125.

Martin, J. E., Vance, D. y Balter, V. (2015b). Magnesium stable isotope ecology using mammal tooth enamel. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, *112*, 430–435.

Martin, J. E., Deesri, U., Liard, R., Wattanapituksakul, A., Lauprasert, K., Tong, H., Buffetaut, E., Suteethorn, V., Suan, G., Telouk, P. y Balter, V. (2016). Strontium isotopes reveal longterm residency of thalattosuchians in the freshwater environment. *Paleobiology*, *42*, 143–156.

Martin, J. E., Tacail, T. y Balter, V. (2017). Non-traditional isotope perspectives in vertebrate palaeobiology. *Palaeontology*, *60*, 485–502.

Masson-Delmotte, V. y Schulz, M. (2013). Information from paleoclimate archives. En T. F. Stocker, D. Qin, G. K. Plattner, M. M. B. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex y P. M. Midgley (Eds.). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.

McKinney, C. R., McCrea, J. M., Epstein, S., Allen, H. A. y Urey, H. C. (1950). Improvements in mass spectrometers for the measurement of small differences in isotope abundance ratios. *Review of Scientific Instruments*, *21*, 724–730.

Miller, E. K., Blum, J. D. y Friedland, A. J. (1993). Determination of soil exchangeable-cation loss and weathering rates using Sr isotopes. *Nature*, *362*, 438–441.

Montanari, S., Higgins, P. y Norell, M. A. (2013). Dinosaur eggshell and tooth enamel geochemistry as an indicator of Mongolian Late Cretaceous paleoenvironments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *370*, 158–166.

Montes, C., Cardona, A., Jaramillo, C., Pardo, A., Silva, J. C., Valencia, V., Ayala, C., Pérez-Angel, L. C., Rodriguez-Parra, L. A., Ramirez, V. y Niño, H. (2015). Middle Miocene closure of the Central American Seaway. *Science*, *348*, 226–229.

Morgan, M. E., Kingston, J. D. y Marino, B.D. (1994). Carbon isotope evidence for the emergence of C_4 plants in the Neogene from Pakistan and Kenya. *Nature*, *367*, 162–165.

Murphy, B. P. y Bowman, D. M. J. S. (2006). Kangaroo metabolism does not cause the relationship between bone collagen $\delta^{15}N$ and water availability. *Functional Ecology*, *20*, 1062–1069.

Nier, A. O. (1950). A redetermination of the relatives abundances of the isotopes of carbon, nitrogen, oxygen, argon and potassium. *Physical Reviews*, *77*, 789.

Niespolo, E. M., Sharp, W. D, Tryon, C. A., Faith, J. T., Lewis, J., Ranhorn, K., Mambelli, S., Miller, M. J. y Dawson, T. E. (2020). Carbon, nitrogen, and oxygen isotopes of ostrich eggshells provide site-scale Pleistocene-Holocene paleoenvironmental records for eastern African archaeological sites. *Quaternary Science Reviews*, *230*, 106142.

O'Dea, A. (2016). Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, *2*, e1600883.

O'Leary, M. H. (1988). Carbon isotopes in photosynthesis. *BioScience*, *38*, 328–336.

Parrish, J. T. y Spicer, R. A. (1988). Late Cretaceous terrestrial vegetation: A near polar temperature curve. *Geology*, *16*, 22–25.

Pascual, R. y Bondesio, P. (1982). Un roedor Cardiatheriinae (Hydrochoeriidae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana*, *19*, 19–35.

Passey, B. H., Robinson, T. F., Ayliffe, L. K., Cerling, T. E., Sponheimer, M., Dearing, M. D., Roeder, B. L. y Ehleringer, J. R. (2005). Carbon isotope fractionation between diet, breath CO_2, and bioapatite in different mammals. *Journal of Archaeological Science*, *32*, 1459–1470.

Passey, B. H. y Cerling, T. E. (2006). In situ stable isotope analysis ($\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$) of very small teeth using laser ablation GC/IRMS. *Chemical Geology*, *235*, 238–249.

Patterson, W. P., Smith, G. R. y Lohmann, K. C. (1993). Continental paleothermometry and seasonality using the isotopic composition of aragonitic otoliths of freshwater fishes. En P. Swart, K. C. Lohmann, J. A. McKenzie y S. Savin (Eds.). *Climate Change in Continental Isotopic Records*, Geophysical Monograph, *78*, 191–202.

Piñero P., Verzi D. H., Olivares A. I., Montalvo C. I., Tomassini R. L. y Fernández-Villoldo A. (2021). Evolutionary pattern of *Metacaremys* gen. nov. (Octodontidae, Rodentia) and its biochronological implications for the late Miocene-early Pliocene of southern South America. *Papers in Palaeontology*, *7*(4), 1895–1917.

Price, T. D., Burton, J. H. y Bentley, R. A. (2002). The characterization of biologically available strontium isotope ratios for the study of prehistoric migration. *Archaeometry*, *44*, 117–135.

Pucéat, E., Lécuyer, C., Sheppard, S. M. F., Dromart, G., Reboulet, S. y Grandjean, P. (2003). Thermal evolution of Cretaceous Tethyan marine waters inferred from oxygen isotope composition of fish tooth enamels. *Paleoceanography*, *18*(2), 1029.

Reguero, M. y Candela, A. (2011). Late Cenozoic mammals from the Northwest of Argentina. En J. Salfity y R. A. Marquillas (Eds.). *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina* (pp. 411–442). SCS Publisher.

Reid, R. E. B., Jones, M., Brandt, S., Bunn, H. y Marshall, F. (2019). Oxygen isotope analyses of ungulate tooth enamel confirm low seasonality of rainfall contributed to the African Humid Period in Somalia. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, *534*, 109272.

Riera, V., Anadón, P., Oms, O., Estrada, R. y Maestro, E. (2013). Dinosaur eggshell isotope geochemistry as tools of palaeoenvironmental reconstruction for the upper Cretaceous from the Tremp Formation (Southern Pyrenees). *Sedimentary Geology*, *294*, 356–370.

Rouchy. J. M. y Caruso, A. (2006). The Messinian salinity crisis in the Mediterranean basin: a reassessment of the data and an integrated scenario. *Sedimentary Geology*, *188*, 35–67.

Sanz-Pérez, D., Hernández Fernández, M., Muñoz-García, B., Pérez-Dios, P., Morales, J. y Domingo, L. (2020). Palaeoecological and palaeoenviromental reconstruction of the unique upper Miocene vertebrate karstic site of Corral de Lobato (central-eastern Spain). *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, *556*, 109877.

Sanz-Pérez, D., Hernández Fernández, M., Tomassini, R. L., Montalvo, C. I., Beilinson, E., Gasparini, G. M., Domingo, L. 2022. The Pampean region (Argentina) underwent larger variation in aridity than in temperature during the late Pleistocene: new evidence from the isotopic analysis of mammalian taxa. *Quaternary Science Reviews* 286, 107555.

Sanz-Pérez, D., Montalvo, C. I., Mehl, A. E., Tomassini, R. L., Hernández Fernández, M., Domingo, L. 2024. Paleoenvironment and paleoecology associated with the early phases of the Great American Biotic Interchange based on stable isotope analysis of fossil mammals and new U–Pb ages from the Pampas of Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 634, 111917.

Sanz-Pérez, D., Hernández Del Pino, S., Cerdeño, E., Hernández Fernández, M., Domingo, L. 2025. Body size regulates niche overlap asymmetry in the subtropical Andes rain shadow: isotopic paleoecology of Oligocene South American ungulates. *Integrative Zoology*. 0:1–15.

Schwartz-Narbonne, R., Longstaffe, F. J., Metcalfe, J. Z. y Zazula, G. (2015). Solving the woolly mammoth conundrum: amino acid ^{15}N-enrichment suggests a distinct forage or habitat. *Scientific Reports*, *5*, 09791.

Sealy, J. C., van der Merwe, N. J., Lee-Thorp, J. A. y Lanham, J. L. (1987). Nitrogen isotopic ecology in southern Africa: implications for environmental and dietary tracing. *Geochimicha et Cosmochimica Acta*, *51*, 2707–2717.

Ségalen, L., Renard, M., Lee-Thorp, J. A., Emmanuel, L., Le Callonnec, L., de Rafélis, M., Senut, B., Pickford, M. y Melice, J. L. (2006). Neogene climate change and emergence of C_4 grasses in the Namib, southwestern Africa, as reflected in ratite ^{13}C and ^{18}O. *Earth and Planetary Science Letters*, *244*, 725–734.

Sillen, A. (1986). Biogenic and diagenetic Sr/Ca in Plio-Pleistocene fossils of the Omo Shungura Formation. *Paleobiology*, *12*, 311–323.

Skulan, J. y DePaolo, D. J. (1999). Calcium isotope fractionation between soft and mineralized tissues as a monitor of calcium use in vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, *96*, 13709–13713.

Sponheimer, M., Robinson, T. F., Ayliffe, L., Roeder, B., Hammer, J., Passey, B., West, A., Cerling, T.E., Dearing, D. y Ehleringer, J. (2003b). Nitrogen isotopes in mammalian herbivores: hair $\delta^{15}N$ values from a controlled feeding study. *International Journal of Osteoarchaeology*, *13*, 80–87.

Sponheimer, M., Robinson, T. F., Roeder, B. L., Passey, B. H., Ayliffe, L. K., Cerling, T. E., Dearing, M. D. y Ehleringer, J. R. (2003a). An experimental study of nitrogen flux in llamas: is ^{14}N preferentially excreted? *Journal of Archaeological Science*, *30*, 1649–1655.

Steuber, T. (1999). Isotopic and chemical intra-shell variations in low-Mg calcite of rudist bivalves (Mollusca: Hippuritacea)—disequilibrium fractionations and Late Cretaceous seasonality. *International Journal of Earth Sciences*, *88*, 551–570.

Steuber,T., Rauch, M., Masse, J. P., Graaf, J. y Malkoc, M. (2005). Low-latitude seasonality of Cretaceous temperatures in warm and cold episodes. *Nature*, *437*, 1341–1344.

Stevens, R. E., Hermoso-Buxán, X. L., Marín-Arroyo, A. B., González-Morales, M. R. y Straus, L. G. (2014). Investigation of Late Pleistocene and Early Holocene palaeoenvironmental change at El Mirón cave (Cantabria, Spain): insights from carbon and nitrogen isotope analyses of red deer. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, *414*, 46–60.

Stevens, R. E., Jacobi, R., Street, M., Germonpré, M., Conard, N. J., Münzel, S. C. y Hedges, R. E. M. (2008). Nitrogen isotope analyses of reindeer (*Rangifer tarandus*), 45,000 BP to 9,000 BP: Palaeoenvironmental reconstructions. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, *262*, 32–45.

Strömberg, C. A. E. (2011). Evolution of grasses and grassland ecosystems. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, *39*, 517–544.

Stuart-Williams, H. L. Q. y Schwarcz, H. P. (1997). Oxygen isotopic determination of climatic variation using phosphate from beaver bone, tooth enamel, and dentine. *Geochimicha et Cosmochimica Acta*, *61*, 2539–2550.

Suarez, C. A., Gonzalez, L. A., Ludvigson, G. A., Cifelli, R. L. y Tremain, E. (2012). Water utilization of the Cretaceous Mussentuchit Member local vertebrate fauna, Cedar Mountain Formation, Utah, USA: Using oxygen isotopic composition of phosphate. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, *313–314*, 78–92.

Tejada-Lara, J. V., MacFadden, B. J., Bermudez, L., Rojas, G., Salas-Gismondi, R. y Flynn, J. J. (2018). Body mass predicts isotope enrichment in herbivorous mammals. *Proceedings of the Royal Society B*, *285*, 20181020.

Terrill, D. F., Henderson, C. M. y Anderson, J. S. (2020). New application of strontium isotopes reveals evidence of limited migratory behaviour in Late Cretaceous hadrosaurs. *Biology Letters*, *16*, 20190930.

Tütken, T., Pfretzschner, H. U., Vennemann, T., Sun, G. y Wand, Y. D. (2004). Paleobiology and skeletochronology of Jurassic dinosaurs: implications from the histology and oxygen isotope compositions of bones. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, *206*, 217–238.

Tzedakis, P. C. (2007). Seven ambiguities in the Mediterranean palaeoenvironmental narrative. *Quaternary Science Reviews*, *26*, 2042–2066.

Urey, H. C. (1947). The thermodynamic properties of isotopic substances. *Journal of the Chemical Society*, 562–581.

Urey, H. C. (1948). Oxygen isotopes in nature and in the laboratory. *Science*, *108*, 489–496.

Urey, H. C., Lowenstam, H. A., Epstein, S. y McKinney, C. R. (1951). Measurement of paleotemperatures and temperatures of the Upper Cretaceous of England, Denmark and the southeastern United States. *Bulletin of the Geological Society of America*, *62*, 99–416.

Vennemann, T. K., Hegner, E., Cliff, G. y Benz, G. W. (2001). Isotopic composition of recent shark teeth as a proxy for environmental conditions. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *65*, 1583–1599.

Verzi, D. H. y Montalvo, C. I. (2008). The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): Late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange. *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, *267*, 284–291.

Verzi, D. H., Deschamps, C. M. y Montalvo, C. I. (2008). Biostratigraphy and biochronology of the Late Miocene of central Argentina: evidence from rodents and taphonomy. *Geobios*, *41*, 145–155.

Vizcaíno, S. F. y Fariña, R. A. (1999). On the flight capabilities and distribution of the giant Miocene bird *Argentavis magnificens* (Teratornithidae). Lethaia, *32*, 271–278.

Whiteman, J. P., Elliott Smith, E. A., Besser, A. C. y Newsome, S. D. (2019). A guide to using compound-specific stable isotope analysis to study the fates of molecules in organisms and ecosystems. *Diversity*, *11*, 8.

Wurster, C. M. y Patterson, W. P. (2003). Metabolic rate of late Holocene freshwater fish: evidence from $\delta^{13}C$ values of otoliths. *Paleobiology*, *29*, 492–505.

Zachos, J. C., Dickens, G. R. y Zeebe, R. E. (2008). An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, *451*, 279–283.

Zazzo, A., Smith, G. R., Patterson, W. P. y Dufour, E. (2006). Life history reconstruction of modern and fossil sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) by oxygen isotopic analysis of otoliths, vertebrae, and teeth: Implication for paleoenvironmental reconstructions. *Earth and Planetary Science Letters*, *249*, 200–215.

ÍNDICE DE TÉRMINOS

Actualismo, 25
Alometría, 242
Ancestro común, 211
Apomorfías, 211
Arcos viscerales, 211
Asociación fósil, 157
Bioapatito, 359
Biocenosis, 157
Biodegradación, 142
Bioestratigrafía, 80
Bioestratinomía, 142
Brazo de palanca, 211
Cerebro, 273
Cladística, 80, 211
Cladograma, 80
Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, 80
Colágeno, 359
Contracción muscular, 211
Correlación forma-función, 242
Correlato óseo, 273
Crestas neurales, 211
Descubrimiento, 61, 80
Dimorfismo sexual, 311
Diseño biológico, 242
Encéfalo, 273
Esclerótomo, 211
Espectrometría de masas, 359
Esqueletocronología, 310
Evaluación de Impacto ambiental, 71, 72
Exaptación, 25
Factores extrínsecos, 154
Factores intrínsecos, 151
Facultad biológica, 242
Fosildiagénesis, 146
Fosilismo, 242
Función, 242
Hallazgo, 61, 80
Holotipo, 80
Homología, 211
Investigar, 58
Isótopos, 359
Meninges, 273
Mesoaxonia, 211
Mesodermo paraxial o epímero, 211
Modos tafonómicos, 154
Molde endocraneano, 273
Morfología funcional, 211
Necrocinesis, 143
Nervio, 273
Neurocráneo (= caja craneana), 273
Nicho ecológico, 242
Paleoautoecología, 242
Paleohistología, 281
Paleontología Isotópica, 359
Paleopatología, 316
Paleosinecología, 242
Parafilético, 211
Paratipo, 80
Paraxonia, 211
Permineralización, 149
Principio de correlación de las partes, 242
Profesión, 57
Programa de investigación, 242
Rol biológico, 242
Similitud geométrica, 242
Sinapomorfía, 80
Sistemática filogenética, 80
Tafocenosis, 157
Tafonomía, 140
Tanatocenosis, 157
Tejidos conectivos, 211
Teoría sintética de la evolución, 25
Tracto, 273
Vocación, 57

Bernardo Javier González Riga



Paleontólogo argentino dedicado al estudio de dinosaurios saurópdos y su relación con el limite K-P. Es Investigador Principal del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) e Investigador Asociado del *Carnegie Museum of Natural History* (Estados Unidos). Durante 30 años se ha dedicado a la exploración y estudio de las faunas del Cretácico en Argentina, Chile, Brasil y Estados Unidos. Ha descripto 16 nuevas especies, principalmente dinosaurios, destacandose *Notocolossus gonzalezparejasi*, uno de los titanosaurios más grandes del mundo. En Mendoza ha facilitado la formación de un equipo científico y propuso en el año 2012 la fundación del Laboratorio y Museo de Dinosaurios en la Universidad Nacional de Cuyo. Es Profesor Titular y ha colaborado en la consolidación de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Tambíen ha propuesto -junto con otros colegas- la creación del Parque Provincial Cordón del Plata y del Parque Cretácico Huellas de Dinosaurios de Malargüe. A fin de facilitar la enseñanza en las universidades iberoamericanas, ha concebido y editado, junto con sus cercanos amigos, Dres. Leonardo Ortiz David y María Belén Tomaselli, la presente obra sobre *Los Vertebrados Fósiles*.

Dr. Leonardo D. Ortiz David



Paleontólogo argentino que desarrolla diversas líneas de investigación vinculadas a las faunas de dinosaurios y pterosaurios del Cretácico Superior sudamericano con énfasis en el sector norte de Cuenca Neuquina (sur de Mendoza, Argentina). Ha descubierto y colaborado en la descripción de numerosas nuevas especies de vertebrados, entre las que destaca *Thanatosdrakon amaru*, un azdárquido gigante que representa a uno de los pterosaurios más grandes del mundo. Desarrolla sus actividades en el Laboratorio y Museo de Dinosaurios, participando activamente en su creación, impulsando su crecimiento en cada una de las etapas. Se desempeña como Investigador Asistente del CONICET en el Instituto Interdisciplinario de Ciencias Básicas (ICB) y es profesor de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de Cuyo.

Dra. María Belén Tomaselli



Paleontóloga argentina especializada en el estudio de icnitas de vertebrados del Cretácico de América del Sur, enfocada en investigaciones sobre huellas de dinosaurios e integrando la sistemática e icnotaxonomía con estudios paleobiológicos, tafonómicos y paleoecológicos. Se desempeña como investigadora posdoctoral del CONICET en el Instituto Interdisciplinario de Ciencias Básicas (ICB) y es profesora de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de Cuyo. Integra el Equipo de Investigación del Laboratorio y Museo de Dinosaurios, y desde 2018 lidera la investigación, gestión, preservación y puesta en valor para la concreción del Parque Cretácico Huellas de Dinosaurios (Malargüe, Mendoza) hasta su inauguración oficial en 2024.

El Tomo I de esta obra, titulado La Ciencia Paleontológica, comprende diez capítulos sobre los últimos avances de la disciplina en especialidades como museología, tafonomía, morfología funcional, ecomorfología, paleoneurología, paleohistología, paleontología isotópica y anatomía comparada. Asimismo, estos contenidos están precedidos por análisis reflexivos sobre epistemología, ética profesional, educación y protección del patrimonio fósil, aspectos que consideramos imprescindibles para los estudiantes universitarios, profesionales y amantes de la naturaleza en general.



AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

ISBN 978-631-6875-25-9