

HISTOLOGÍA ÓSEA DEL TITANOSAURIO *BONITASAURA SALGADOI* (DINOSAURIA: SAUROPODA) DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE PATAGONIA



PABLO ARIEL GALLINA

Área de Paleontología, Fundación de Historia Natural "Félix de Azara", CEBBAD, Universidad Maimónides, Hidalgo 775 7º piso, C1405BCK Buenos Aires, Argentina
Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). pablogallina@gmail.com

Resumen. En esta contribución se presenta un estudio detallado de la histología ósea del titanosaurio *Bonitasaura salgadoi*, de la provincia de Río Negro, Argentina, representando la primera caracterización osteohistológica completa de un saurópodo sudamericano, basado además en un único espécimen. Se tomaron numerosas muestras de diferentes sectores del esqueleto de acuerdo a la disponibilidad de elementos fragmentarios y a su importancia paleohistológica. El fémur y el húmero se caracterizaron por presentar una corteza amplia, conformada fundamentalmente por tejido primario fibrolamelar, altamente vascularizado, con la presencia de al menos una discontinuidad en el crecimiento. En ninguno de los casos presentaron un tejido acrecional avascular externo (EFS). Por su parte, la ulna, el metacarpiano y la zigapófisis vertebral analizados, mostraron cierta semejanza histológica, en los que se reconoció una alta remodelación interna con varias generaciones de tejido secundario. Aunque muy reducido, se reconoció tejido primario fibrolamelar con una línea de crecimiento detenido (LAG) o *annuli*, y fibras de Sharpey asociadas. Contrariamente, las muestras de costillas dorsales mostraron una importante variabilidad intraelemental. Sólo en los sectores proximales se reconoció la presencia de tejido fibrolamelar con un notorio bandeo de los canales vasculares longitudinales, acompañado por dos LAGs y presentando una línea de reabsorción, evidenciando el proceso de modelación ósea diferencial en la construcción de estos elementos complejos. Las características microestructurales observadas permitieron atribuir al espécimen un estadio histológico ontogénico HOS 9 y, mediante la comparación con curvas de crecimiento conocidas de otros dinosaurios saurópodos, inferir en 1,8–1,9 m el largo de fémur alcanzado por la especie en estado adulto.

Palabras clave. Paleohistología. *Bonitasaura*. Sauropoda. Titanosauria. Patagonia. Cretácico Superior.

Abstract. BONE HISTOLOGY OF THE TITANOSAUR *BONITASAURA SALGADOI* (DINOSAURIA: SAUROPODA) FROM THE UPPER CRETACEOUS OF PATAGONIA. The bone histology analysis of the titanosaur *Bonitasaura salgadoi*, from Río Negro Province, Argentina, was analysed in detail. It represents the first complete histological characterization of a South American sauropod based on a single specimen. Multiple samples were taken from different parts of the skeleton according to available fragmentary elements as well as to their paleohistological importance. The femur and humerus are characterized by a wide cortex mainly composed of primary, highly vascularized fibrolamellar tissue, interrupted by at least one growth mark. None of the samples show external avascular lamellar tissue (EFS). Samples from the ulna, one metacarpal and a caudal vertebral zygapophysis show histological similarities, allowing recognition of great internal remodeling with several generations of secondary tissue. Although very reduced, the primary fibrolamellar tissue was recognized with a LAG or *annuli*. In contrast, samples of dorsal ribs show a significant intraelemental variability. Only in proximal sections the fibrolamellar tissue has a notorious banding of longitudinal vascular canals, accompanied by at least two LAGs and a line of resorption. These features show that differential modeling process acted in the construction of these complex osseous elements. Finally, the recognized microstructural features allow the assignation of this specimen to a HOS (Histological Ontogenetic Stage) 9. The comparison with other known sauropod growth curves also allows inferring the adult femur length of this species reached up to 1.8–1.9 m.

Key words. Paleohistology. *Bonitasaura*. Sauropoda. Titanosauria. Patagonia. Upper Cretaceous.

Los titanosaurios representan el grupo más numeroso dentro del diverso clado de dinosaurios saurópodos (Curry Rogers, 2005). Sin embargo, mucho de su conocimiento permanece aún en constante discusión (*e.g.* relaciones filogenéticas), o ha sido poco abordado (*e.g.* estudios paleobiológicos, paleohistológicos). Si bien la paleohistología de los saurópodos es la que más se ha estudiado dentro del clado Dinosauria (Rimblot Baly *et al.*, 1995; Curry, 1999; Sander, 2000; entre otros), sólo recientemente se han publicado estudios microanatómicos sobre elementos óseos particulares o caracte-

rizaciones completas en saurópodos titanosaurios (Salgado, 2003; González Riga y Curry Rogers, 2006; Cerda, 2009; Klein *et al.*, 2009; Woodward y Lehman, 2009; Cerda y Powell, 2010; García y Cerda, 2010; Company, 2010; Stein *et al.*, 2010). No obstante, cabe recalcar que, exceptuando los estudio histológicos preliminares de *Mendozasaurus nequiyelap* (González Riga y Curry Rogers, 2006) y *Saltasaurus loricatus* (Cerda y Powell, 2009), las mencionadas caracterizaciones completas no involucraron a formas sudamericanas, curiosamente las más numerosas dentro del grupo.

El estudio de la histología ósea en los dinosaurios saurópodos ha permitido analizar e hipotetizar sobre diferentes aspectos de su historia de vida como la dinámica y patrón de crecimiento, estadio ontogenético, edad, madurez sexual, tamaño corporal, entre muchos otros (ver Curry Rogers y Erickson, 2005 y citas allí). Si bien las técnicas utilizadas en estos análisis son altamente destructivas, su estandarización (Chimsamy y Raath, 1992; Sander, 2000) ha contribuido en el perfeccionamiento de las mismas, incrementando notablemente los estudios histológicos en los últimos años (Salgado, 2000; Sander, 2000; Salgado, 2003; Sander *et al.*, 2006; Klein y Sander, 2008; Lehman y Woodward, 2008; Cerda, 2009; Klein *et al.*, 2009; Woodward y Lehman, 2009; Cerda y Powell, 2010; Company, 2010; Stein *et al.*, 2010).

En esta contribución se presenta un estudio detallado de la histología ósea del titanosaurio *Bonitasaura salgadoi* Apesteguiá 2004, proveniente del noroeste de la provincia de Río Negro, en la Patagonia Argentina. Si bien los elementos óseos de este dinosaurio presentan una superficie externa en estado excepcional (Apesteguiá, 2004), lo que ha permitido inclusive analizar los tejidos blandos asociados (Gallina, 2011a), la preservación de la microanatomía interna de muchos de los huesos muestra cierta alteración diagenética dificultando parcialmente las observaciones histológicas. No obstante, en este estudio se realiza por primera vez una amplia caracterización osteohistológica de un único espécimen de dinosaurio saurópodo, reconociendo además la histovariabilidad interelemental e intraelemental. Por último, el estadio ontogenético y tamaño corporal del individuo en estudio es discutido mediante el reconocimiento de caracteres histológicos, así como por medio de comparación con otros análisis histológicos realizados en este grupo de dinosaurios.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el análisis paleohistológico realizado, se han tomado muestras óseas provenientes de diferentes sectores del espécimen tipo de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA 460), en las cuales se han efectuado cortes delgados (Tab. 1). El criterio de selección de las mismas se realizó en parte por disponibilidad de elementos mal preservados y de menor valor morfológico descriptivo, sumado a aquellos elegidos por su importancia paleohistológica. En este último sentido se optó por la toma de muestras de los huesos apendiculares, principalmente fémur y húmero, huesos sobre los que se han estandarizado las observaciones paleohistológicas (Sander, 2000), y en los que existe menor grado de remodelación secundaria. A su vez, se han tomado muestras de otros elementos apendiculares,

como la ulna y elementos del autopodio, como así también de otras zonas del esqueleto como costillas cervicales, costillas dorsales, arco hemal y zigapófisis vertebral, los cuales han permitido una caracterización bastante completa del espécimen. La terminología paleohistológica utilizada sigue los lineamientos generales de Francillon-Vieillot *et al.* (1990) y Reid (1996), en tanto que la metodología empleada corresponde a la propuesta por Chinsamy y Raat (1992). Las muestras fueron realizadas en el taller de cortes del Lic. Ricardo Ponti y las observaciones histológicas se realizaron bajo luz normal en un microscopio biológico Hokonn WP 673471, con aumentos de 4X, 10X y 40X, y bajo lupa binocular Arcano ZTX-T.

Abreviaturas institucionales. **MPCA**, Museo Provincial Carlos Ameghino, Cipolletti, provincia de Río Negro, Argentina; **MPCA-Ph**, Colección paleohistológica del Museo Provincial Carlos Ameghino, Cipolletti, provincia de Río Negro, Argentina; **MUC-Ph**, Colección paleohistológica de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, provincia de Neuquén, Argentina.

DESCRIPCIONES PALEOHISTOLÓGICAS

Esqueleto apendicular

Fémur. El fémur izquierdo perteneciente al material tipo presenta una diáfisis de sección ovoidal con una corteza compacta de 2 a 3 cm de espesor que rodea a una medula esponjosa amplia que abarca más de la mitad de la sección total del hueso. Dos muestras fueron tomadas del sector medio del mismo (MPCA-Ph 460/1, MPCA-Ph 460/2), justo por debajo del cuarto trocánter, sobre la cara posterior. Se trata de cortes en sentido transversal que abarcan el sector cortical más externo.

Ambas muestras se encuentran formadas principalmente por tejido primario del tipo fibrolamelar, con un patrón generalmente laminar y plexiforme en algunos sectores, debido a la presencia de canales radiales sectorizados (Fig. 1.1). En el tejido cortical más externo se reconoce una línea de crecimiento bien evidente que se acompaña por 2 o 3 bandas de osteones primarios longitudinales, alineados, de pequeño tamaño (Fig. 1.2). Esta discontinuidad puede deberse a una línea de crecimiento detenido (LAG), y las bandas de tejido longitudinal podrían estar mostrando una ralentización en el crecimiento del tejido óseo (Curry Rogers y Erickson, 2005). Asociados al sector de la línea de crecimiento detenido se advierten fibras de Sharpey orientadas perpendicularmente. El sector subperiosteal de la muestra MPCA-Ph 460/2 es claro y está compuesto completamente por tejido primario. Sólo por sectores se advierte la presencia de tejido lamelar,

conformado por un bandeo paralelo de tonalidades ocres, que representa una marca de crecimiento a modo de *annulus*, aunque sólo reconocible a mayor aumento (Fig 1.3).

Hacia la región perimedular, se advierte la presencia de osteones secundarios distribuidos esporádicamente, los cuales responden a una remodelación interna temprana por sobre el tejido primario fibrolamelar. Estos osteones se presentan en diferente grado de desarrollo, con pocas a numerosas capas de lamelas concéntricas de hueso endosteal. Muchos de estos osteones se encuentran fracturados en sentido radial. Si bien aparece una mayor densidad de osteones secundarios hacia la zona más interna, en ningún caso se observa un hueso completamente remodelado del tipo haversiano denso (Fig. 1.4). Se aprecian grandes espacios de reabsorción (lagunas de Howship), muchas con incipiente crecimiento de tejido endosteal en dirección centripeta. Estos espacios se desarrollan en una mayor densidad a medida que se profundiza en el tejido cortical.

Húmero. Se tomaron dos muestras (MPCA-Ph 460/3, MPCA-Ph 460/4) de un fragmento medio-proximal de un hueso apendicular, que por sus proporciones generales y morfología son atribuibles al húmero del espécimen tipo. Son cortes transversales, e incluyen gran parte del sector cortical medio y externo, estando ausente la región subperiosteal y la región cortical más profunda.

Fundamentalmente se encuentran dominados por tejido primario del tipo fibrolamelar altamente vascularizado (Fig. 1.5, 6). La disposición de los canales prefiguran una condición en gran medida laminar, aunque presentan un número importante de canales longitudinales mayormente hacia la corteza mas interna. Estos canales están revestidos por capas de hueso lamelar, las cuales exhiben numerosas lagunas de osteocitos, alargadas y estructuralmente alineadas, interconectadas por conductos (*canaliculi*) que contenían finas ramificaciones citoplasmáticas (Fig. 1.7). A mitad de las muestras se observa una línea levemente oscura que corre paralelamente a los canales vasculares circulares. Esta línea podría estar representando una discontinuidad en el crecimiento normal del hueso; sin embargo, en varios sectores de su recorrido, se observa que la misma divide a un cierto número de osteones de Havers y, hacia uno de los extremos, corta el tejido primario fibrolamelar, por lo que se trataría, en realidad, de una fractura. Por lo tanto, no se advierten líneas de crecimiento en estas muestras.

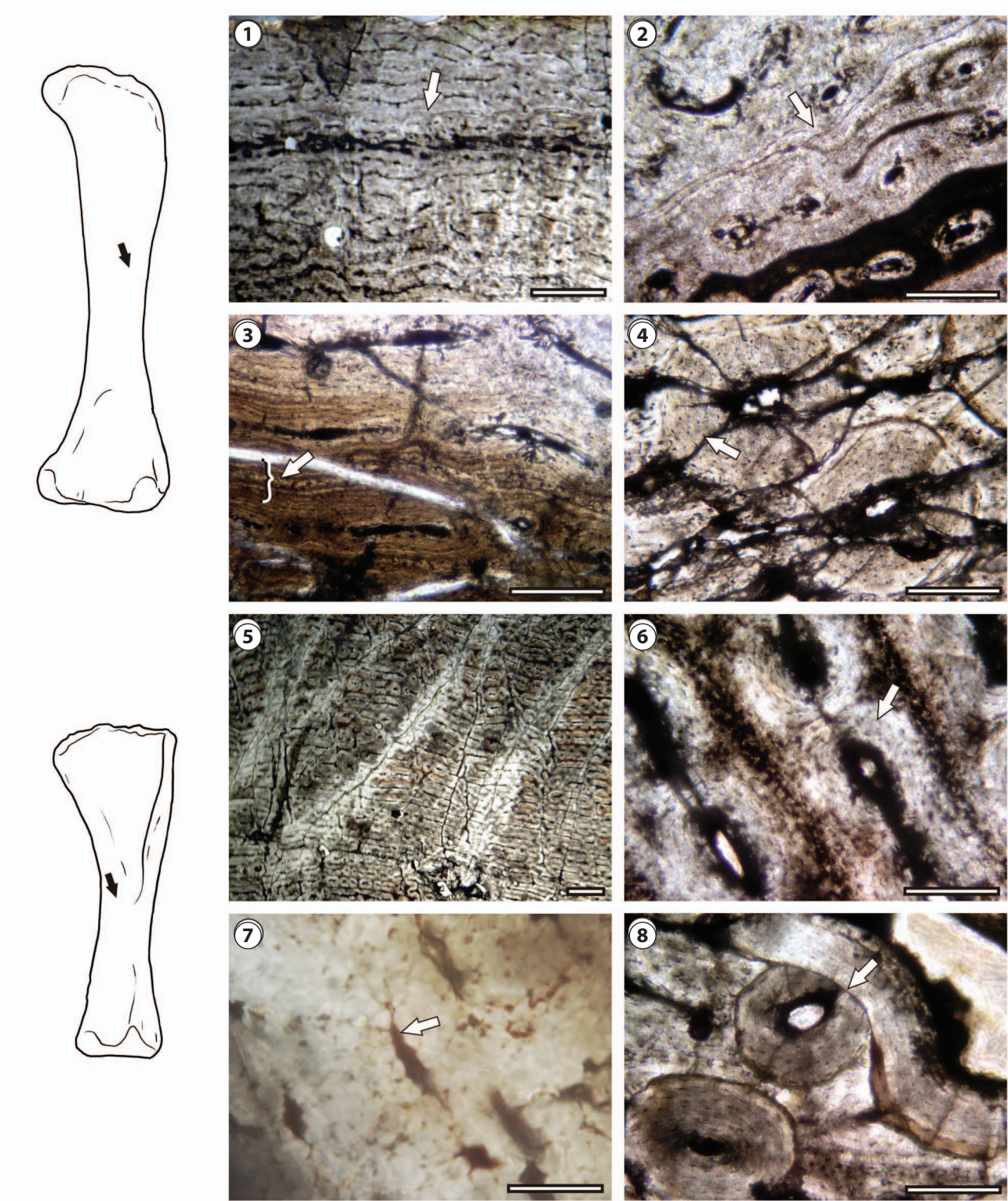
Las regiones más profundas del tejido cortical presentan remodelación interna en grados diferenciales, reconociéndose pequeños espacios de erosión (lagunas de Howship), osteones secundarios en etapas tempranas de formación y osteones de Havers bien formados (Fig. 1.8). Estos últimos están conformados por numerosas lamelas de hueso endosteal y una línea cementante bien definida.

TABLA 1. Muestras histológicas de *Bonitasaura salgadoi*/ histological samples of *Bonitasaura salgadoi*

Elemento óseo	Sección	Ubicación	No. De colección
Fémur	Transversal	Cara posterior por debajo del cuarto trocánter	MPCA-Ph 460/1
Fémur	Transversal	Cara posterior por debajo del cuarto trocánter	MPCA-Ph 460/2
Húmero	Transversal	Cara posterior a mitad de la diáfisis	MPCA-Ph 460/3
Húmero	Transversal	Cara posterior a mitad de la diáfisis	MPCA-Ph 460/4
Ulna	Transversal	Cara posteromedial a mitad de la diáfisis	MPCA-Ph 460/5
Metacarpiano	Transversal	Sección completa a mitad de la diáfisis	MPCA-Ph 460/6
Vertebra caudal	Transversal	Sección completa de la base de una prezigapófisis	MPCA-Ph 460/7
Arco hemal	Transversal	Sección completa de un proceso proximal	MPCA-Ph 460/8
Costilla cervical	Transversal	Sección completa de una porción distal	MPCA-Ph 460/9
Costilla cervical	Longitudinal	Sección completa de una porción distal	MPCA-Ph 460/10
Costilla dorsal	Transversal	Sección completa de una porción distal	MPCA-Ph 460/11
Costilla dorsal	Transversal	Sección completa de una porción media	MPCA-Ph 460/12
Costilla dorsal	Transversal	Sección completa de una porción proximal	MPCA-Ph 460/13
Costilla dorsal	Transversal	Sección completa de una porción proximal	MPCA-Ph 460/14

Ulna. Esta muestra (MPCA-Ph 460/5) proviene del sector posteromedial de la diáfisis de la ulna izquierda incompleta, perteneciente al material tipo. La sección transversal incluye fundamentalmente tejido cortical y una pequeña franja de tejido medular.

El tejido cortical se encuentra constituido por hueso compacto altamente remodelado, inclusive hasta las proximidades de la superficie subperiosteal en donde se reconocen osteones secundarios y espacios de reabsorción alineados.



El grado de remodelación va aumentando a medida que se profundiza hacia la zona perimedular, en donde se observan varias generaciones de osteones secundarios en un típico hueso haversiano denso (Fig. 2.1). Estos osteones de Havers muestran un engrosamiento conformado por tejido lamelar endosteal centrípeto y evidentes líneas cementantes bien marcadas que conforman sus límites. Numerosos canales de Volkman se reconocen en el tejido cortical conectando pares de osteones secundarios.

El tejido primario presente, de tipo fibrolamellar laminar, se distribuye solamente en la región subperiosteal y en pequeños intersticios aislados. En los sectores preservados de tejido subperiosteal, es notable la presencia de un bandeo de tonalidades ocre de tejido lamelar conformando dos *annuli*, los cuales limitan una banda simple de osteones primarios longitudinales que conformaría una zona (Fig. 2.2). Por debajo de este tejido perimetral lamelar, se advierten bandas que muestran una importante densidad de fibras de Sharpey empaquetadas, transversalmente alineadas, sobre todo en el sector que se corresponde con el vértice medioposterior de la ulna (Fig. 2.3).

Por su parte, se advierte en el tejido medular una construcción de tipo esponjosa de bajo grado, con pocas lagunas de reabsorción dispersas en un tejido remodelado de tipo haversiano.

Metacarpiano. Esta muestra (MPCA-Ph 460/6) pertenece al sector medio de la diáfisis de un fragmento de metacarpiano que por su tamaño, morfología y estado de preservación, pertenecería al metacarpiano III derecho del espécimen que conforma el holotipo. Es un corte transversal completo, el cual permite reconocer la morfología perimetral, así como el completo desarrollo del tejido cortical y medular.

La muestra se encuentra compuesta mayormente por tejido compacto con alto grado de remodelación secundaria, mientras que en la zona medular se advierte una condición esponjosa con trabéculas formadas por hueso endosteal se-

cundario (Fig. 2.4). El tejido compacto cortical está compuesto por varias generaciones de osteones secundarios, los cuales se hallan densamente distribuidos conformando un típico hueso haversiano (Fig. 2.5). Se reconocen numerosas conexiones (canales de Volkman) vinculando pares de estos osteones en toda el área.

Por otra parte, se observa tejido primario remanente como tejido intersticial, el cual se reconoce como una matriz entretejida. Este tejido primario está restringido al sector cortical más externo, y se encuentra totalmente ausente hacia los sectores más profundos. En un sector particular perimetral de la muestra se advierte la presencia de una línea oscura y una sucesión de líneas paralelas que semejan un tejido lamelar (Fig. 2.6). Si bien esta estructura se encuentra muy mal preservada y bastante fragmentada, puede reconocerse como un *annulus*.

Esqueleto axial

Prezigapósis. Este corte (MPCA-Ph 460/7) proviene de una prezigapósis derecha aislada perteneciente a una vertebra caudal media. Presenta una protuberancia anómala hacia el sector medial que representa una posible patología. El corte se realizó en sentido transversal al eje longitudinal de la zigapósis.

Esta muestra se encuentra compuesta fundamentalmente por hueso compacto del tipo haversiano, denotando un alto grado de remodelación interna. En la zona más profunda se reconocen amplios espacios de reabsorción, en muchos casos rellenos con inclusiones minerales, pero que no llegan a constituir una condición completamente esponjosa. La remodelación es mucho mayor desde el centro hacia la periferia de la muestra. En muchos sectores corticales profundos se advierten varias generaciones de osteones secundarios, muchas veces solapados y con un elevado número de ciclos de hueso endosteal (Fig. 2.7). En este tejido, se reconocen numerosos canales de Volkman.

Figura 1. Muestras histológicas de fémur (1–4) y húmero (5–8) de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA 460) procedentes de los sectores indicados con flechas negras / *Histological samples from the femur and humerus of Bonitasaura salgadoi*, black arrows show the location of the samples. **1.** MPCA-Ph 460/2, tejido fibrolamellar laminar de la corteza externa, la flecha indica una LAG (Escala = 1 mm) / *Laminar fibro-lamellar tissue from the external cortex, white arrow shows a LAG (Scale = 1 mm)*. **2.** MPCA-Ph 460/2, detalle de la LAG y el tejido fibrolamellar asociado, la flecha indica la LAG (Escala = 200 µm) / *Detail of the LAG (white arrow) and associated fibro-lamellar tissue (Scale = 200 µm)*. **3.** MPCA-Ph 460/2, hueso fibrolamellar en la corteza subperiosteal, la flecha indica un *annulus* (Escala = 200 µm) / *Lamellar bone from the subperiosteal cortex, arrow shows an annulus (Scale = 200 µm)*. **4.** MPCA-Ph 460/1, tejido secundario en la corteza más profunda, la flecha indica una fractura radial sobre un osteón de Havers (Escala = 200 µm) / *Secondary tissue from the inner cortex, arrow shows a radial fractured secondary osteon (Scale = 200 µm)*. **5.** MPCA-Ph 460/3, tejido fibrolamellar laminar de la corteza externa (Escala = 1 mm) / *Laminar fibro-lamellar tissue from the external cortex (Scale = 1 mm)*. **6.** MPCA-Ph 460/4, tejido fibrolamellar en la corteza subperiosteal, la flecha indica un osteón primario (Escala = 200 µm) / *Primary fibro-lamellar tissue from the external cortex, arrow shows a primary osteon (Scale = 200 µm)*. **7.** MPCA-Ph 460/4, detalle del tejido primario fibrolamellar, la flecha indica una laguna de osteocito y sus *canaliculi* (Escala = 20 µm) / *Detail of primary fibro-lamellar tissue, arrow shows an osteocytic lacuna and canaliculi (Scale = 20 µm)*. **8.** MPCA-Ph 460/3, osteones de Havers en el tejido cortical más profundo, la flecha indica el solapamiento de tejido secundario (Escala = 200 µm) / *Secondary osteon from the inner cortex, arrow shows the overlapped secondary tissue (Scale = 200 µm)*.

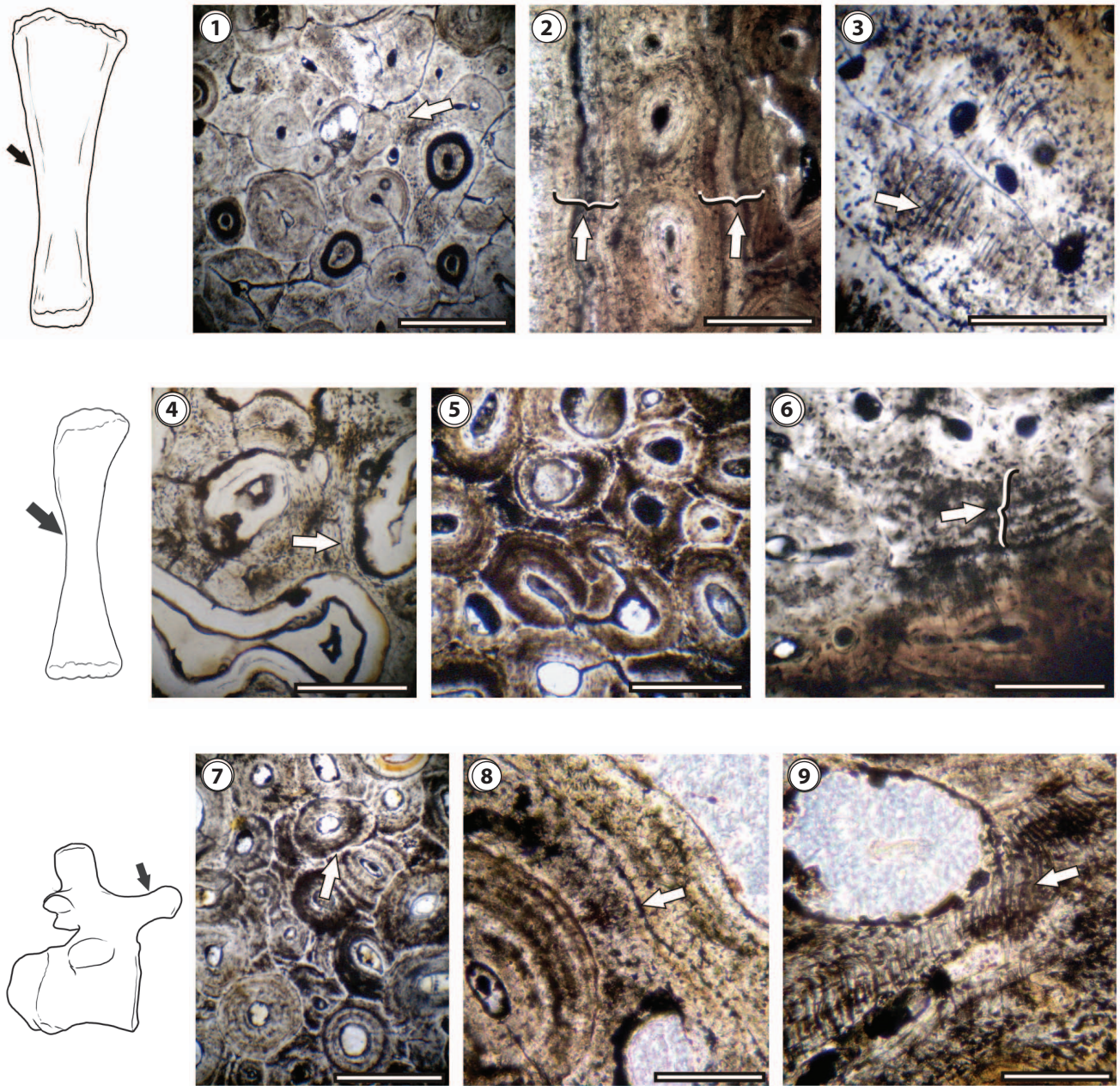


Figura 2. Muestras histológicas de ulna (1–3), metacarpiano (4–6) y prezigapósis de vertebra caudal (7–9) de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA 460) procedentes de los sectores indicados con flechas negras/ *Histological samples from the ulna, metacarpal and caudal vertebra prezygapophysis of Bonitasaura salgadoi*, black arrows show the location of the samples. **1.** MPCA-Ph 460/5, tejido haversiano de la corteza externa, la flecha indica pequeñas regiones de matriz primaria intersticial (Escala = 500 μ m)/ *Haversian tissue from the external cortex, arrow shows small areas of primary matrix* (Scale = 500 μ m). **2.** MPCA-Ph 460/5, zona de tejido fibrolamelar compuesto por una sola banda de canales vasculares longitudinales alineados, las flechas indican los annuli (Escala = 200 μ m)/ *Zone of fibro-lamellar tissue composed of a single band of aligned vascular canals, arrows show the annuli* (Scale = 200 μ m). **3.** MPCA-Ph 460/5, tejido primario fibrolamelar subperiosteal, la flecha indica un paquete de fibras de Sharpey alineadas (Escala = 200 μ m)/ *Subperiosteal primary fibro-lamellar tissue, arrow shows packed Sharpey's fibers* (Scale = 200 μ m). **4.** MPCA-Ph 460/6, tejido medular esponjoso, la flecha indica el tejido trabecular del tipo endosteal (Escala = 500 μ m)/ *Medullary tissue showing trabecular bone* (Scale = 500 μ m). **5.** MPCA-Ph 460/6, tejido haversiano de la corteza profunda (Escala = 200 μ m)/ *Haversian tissue of the inner cortex* (Scale = 200 μ m). **6.** MPCA-Ph 460/6, tejido fibrolamelar en la región subperiosteal, la flecha indica un posible annulus (Escala = 200 μ m)/ *Fibro-lamellar tissue from subperiosteal region, arrow shows a possible annulus* (Scale = 200 μ m). **7.** MPCA-Ph 460/7, tejido secundario haversiano de la corteza más interna, la flecha muestra el solapamiento de osteones de Havers producto de sucesivas generaciones de remodelación (Escala = 500 μ m)/ *Haversian tissue of the inner cortex, arrow shows the overlapped secondary tissue* (Scale = 500 μ m). **8.** MPCA-Ph 460/7, tejido primario reducido de la corteza externa y tejido secundario en proximidad, la flecha indica una LAG (Escala = 200 μ m)/ *Reduced primary bone tissue and secondary tissue from the external cortex, arrow shows a LAG* (Scale = 200 μ m). **9.** MPCA-Ph 460/7, tejido fibrolamelar de la corteza externa, la flecha indica la presencia de fibras de Sharpey alineadas (Escala = 200 μ m)/ *Fibro-lamellar tissue from the external cortex, arrow shows aligned Sharpey's fibers* (Scale = 200 μ m).

En la región perimetral de la muestra se advierte una delgada capa de tejido primario fibrolamelar, abarcando el sector cortical más externo. Sobre la misma, se reconoce una clara discontinuidad que probablemente se corresponda a una interrupción del crecimiento (LAG) (Fig. 2.8). Este reducido tejido primario también puede encontrarse en algunos sectores entre osteones secundarios. Sin embargo, en las proximidades de la región que muestra la posible patología, el tejido primario fibrolamelar muestra un mayor desarrollo. Asimismo, se destaca la presencia de fibras de Sharpey en paquetes alineados, a ambos lados de la patología, sobre la cara medial de la muestra (Fig. 2.9). La zona que comprende la posible patología puede describirse como un domo que incluye una abertura que se comunica con el exterior, rellena por sedimentos. Las paredes de dicha estructura están engrosadas y formadas por una matriz fibrosa primaria de tipo *woven fibered*, con abundantes lagunas de osteocitos desordenadas y moderada cantidad de osteones primarios. La superficie externa del hueso presenta marcadas irregularidades. La zona más profunda de esta posible patología está compuesta por tejido haversiano denso, con gran cantidad de osteones orientados en sentido longitudinal.

Arco hemal. Esta sección delgada (MPCA-Ph 460/8) corresponde al sector medio de una rama izquierda de un arco hemal anterior. Se trata de un corte transversal completo, compuesto por un tejido compacto cortical y una gran médula ovoidal constituida por tejido de aspecto esponjoso. Esta zona medular no se ubica simétricamente en el sector medio del elemento, sino que lo hace sobre el borde medial, con el consecuente adelgazamiento del segmento cortical en el mismo sentido.

El hueso cortical está conformado por tejido primario fibrolamelar laminar restringido a la región más periférica, mientras que la corteza profunda muestra un alto grado de remodelación ósea, con lagunas de reabsorción y osteones secundarios bien desarrollados y ampliamente distribuidos. El tejido laminar primario se encuentra fundamentalmente formado por canales vasculares longitudinales, observándose un límite neto (no gradual) entre éste y el tejido secundario de la zona más profunda (Fig. 3.1). A su vez, se advierte una banda de osteones de Havers que muestran una cierta alineación en el tejido fibrolamelar primario, superimponiéndose a una línea de interrupción de crecimiento (LAG) (Fig. 3.2). Esta condición ha sido reportada recientemente por Cerda (2011) en cortes histológicos de elementos costales de *Andesaurus delgadoi* (MUC-Ph 006/1). Asimismo, el desarrollo de tejido primario se reduce notablemente hacia los extremos de la muestra.

El tejido esponjoso de la región medular se encuentra conformado por amplias celdillas rellenas por minerales de reemplazo, flanqueados por trabéculas compuestas por hueso haversiano de al menos dos generaciones (Fig. 3.3). Estas lagunas de reabsorción están mayormente rodeadas de una conspicua capa de hueso endosteal dispuesto en lamelas concéntricas.

Costilla cervical. Se cuenta con dos cortes delgados, uno transversal y uno longitudinal (MPCA-Ph 460/9, MPCA-Ph 460/10) provenientes de la porción distal de una costilla cervical. Si bien el grosor del corte transversal no es uniforme, y el perímetro completo de la sección cortada no puede reconocerse en su totalidad, el material disponible proporciona la suficiente evidencia para analizar su microestructura.

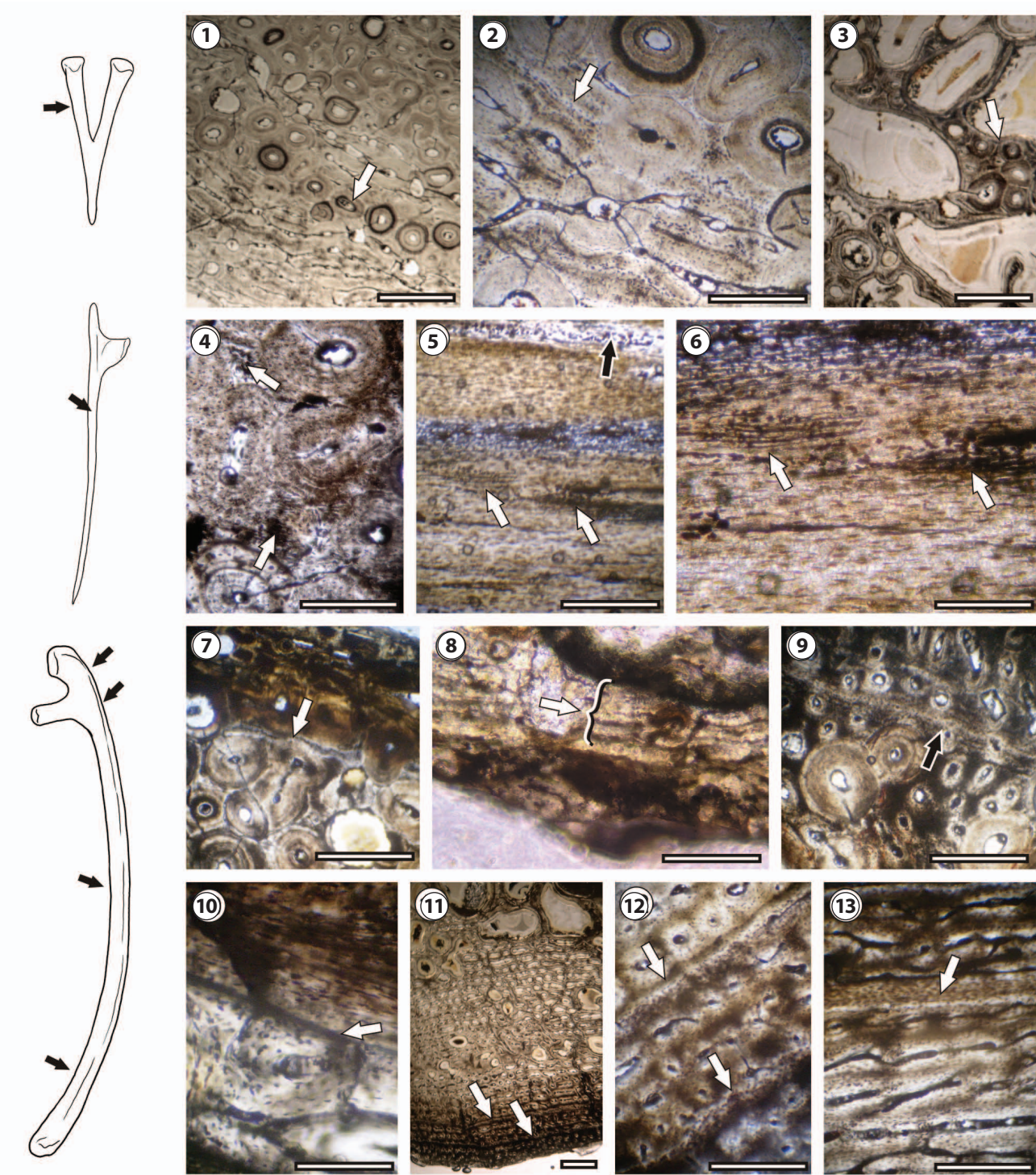
El tejido de estas muestras está formado principalmente por un hueso compacto que ha sufrido remodelación ósea. En tal sentido, se encuentra constituido por una gran densidad de osteones secundarios que se contactan unos con otros en casi la totalidad de ambas secciones. Estos osteones de Havers se componen de varias lamelas de hueso endosteal, que muestran lagunas de osteocitos bien alineadas concéntricamente y con pocos *canaliculi*. En algunos sectores se advierte tejido intersticial compuesto exclusivamente por una matriz fibrosa de origen primario (Fig. 3.4). En la sección longitudinal se observa con claridad la disposición de las fibras colágenas, mayormente empaquetadas y orientadas longitudinalmente (Fig. 3.5). Asimismo se reconocen, con mayor aumento, pequeñas lagunas de células óseas de forma alargada (Fig. 3.6). El tejido primario también se advierte en una delgada región periférica, donde además se pueden reconocer algunos pocos osteones primarios. No hay evidencias de líneas de crecimiento detenido, *annuli* ni zonas.

Costilla dorsal. Se tomaron cuatro muestras procedentes de diferentes sectores de varias costillas dorsales (MPCA-Ph 460/11, MPCA-Ph 460/12, MPCA-Ph 460/13, MPCA-Ph 460/14). En las mismas se reconocieron diferencias en la microestructura, justificándose así descripciones individuales.

La sección MPCA-Ph 460/11 proviene del sector distal de una costilla dorsal media. Macroscópicamente se advierte un tejido cortical bastante grueso y una médula central alargada longitudinalmente, aunque es difícil precisar su orientación espacial. El sector cortical está compuesto por hueso compacto con alta remodelación, mientras que el hueso de la región medular presenta una estructura esponjosa con grandes espacios de reabsorción. El tejido cortical, principalmente secundario, está formado por osteones de Havers de diferentes generaciones. En general, estos osteo-

nes secundarios se orientan en sentido longitudinal, presentando secciones circulares. Sin embargo, se advierten algunos cúmulos de osteones de Havers oblicuos, los cuales presentan una sección alargada en corte transversal. En la corteza externa del sector superior de la muestra se reconoce una línea de crecimiento detenido (LAG) (Fig. 3.7), en

tanto en un sector perimetral se observa una capa subperiosteal muy fina, que se compone de un tejido primario fibrolamelar, mal preservado, y de coloración contrastante. En este último pueden advertirse unas líneas tenues, paralelas, que conformarían un *annulus* (Fig. 3.8). Inmersas en la zona perimedular, se observan algunas lagunas de Hows-



hip, dentro de las cuales se desarrollaron cristales aciculares que muestra una disposición radiada, cubiertas por partículas ferruginosas que le otorgan una coloración rojiza. En la zona medular se advierte un importante tejido trabecular conformado por hueso secundario y amplios espacios de reabsorción, en muchos casos sin relleno alguno.

La sección MPCA-Ph 460/12 corresponde a un corte transversal, proveniente del sector medio de una costilla dorsal posterior. Presenta un perímetro subcircular, con algunas caras planas, y como se mencionara para la muestra anterior es difícil precisar la orientación en vida de las mismas. Se reconoce una región perimetral cortical de tejido compacto y una gran área medular mayormente esponjosa, la cual abarca más de la mitad de la superficie de la muestra. En la corteza existe una clara distinción entre el hueso primario altamente vascularizado, totalmente formado por pequeños canales longitudinales y el hueso secundario formado por osteones de Havers, con diferente grado de desarrollo y mayor tamaño. Son muy notables las diferencias histológicas observadas en la región cortical de acuerdo a su ubicación espacial en la muestra, lo que evidencia, una marcada disparidad en la tasa de remodelación ósea, de acuerdo a la forma externa del hueso. En este sentido, el sector cortical que se observa en una parte periférica de la muestra se encuentra prácticamente constituido por hueso secundario, mientras que otras partes de la periferia están compuestas por tejido primario y secundario. En esta última región de la corteza, en su parte más periférica, se advierte la presencia de dos líneas de crecimiento detenido (LAGs) que encierran una zona compuesta por osteones primarios y secundarios alineados (Fig. 3.9). La

región medular, por su parte, está formada por tejido esponjoso, con grandes cavidades tapizadas por tejido endosteal, muchas veces fracturado y relleno en muchos casos por minerales.

La muestra MPCA-Ph 460/13 corresponde a un corte transversal del sector proximal de una costilla dorsal, sobre la región del *tuberculum*. Como fuera reconocido en las muestras anteriores de costilla dorsal, se reconocen una zona cortical y una zona medular bien distintivas histológicamente. El sector cortical está reducido en el sector medio de la muestra, y va engrosándose hacia el margen lateral preservado, en tanto el área medular es alargada. En la corteza, puede observarse tejido primario fibrolamellar laminar, que por sectores se torna plexiforme. La corteza profunda muestra un alto grado de remodelación interna producto del desarrollo de numerosos canales de Havers y amplias lagunas de reabsorción. Sobre todo en la zona cortical adelgazada, se advierten varias generaciones de osteones secundarios que al mismo tiempo muestran distintas orientaciones, como se advirtiera en la muestra precedente. Desde la zona perimedular hacia el exterior, se advierte cierta ciclicidad en el tejido cortical, alternando entre bandas de tejido secundario y tejido primario, aunque los límites netos entre las bandas son de difícil reconocimiento. Sólo se reconoce con claridad el límite entre la última banda de tejido secundario, formado por osteones de Havers alineados, y el tejido fibrolamellar primario que conforma el sector subperiosteal de la muestra. En este sector se reconocen dos zonas bien definidas, ambas compuestas por tejido fibrolamellar laminar, separadas por una línea de crecimiento detenido (LAG). Hacia la zona media de la

Figura 3. Muestras histológicas de arco hemal (1–3), costilla cervical (4–6) y costilla dorsal (7–13) de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA 460) procedentes de los sectores indicados con flechas negras/ *Histological samples from the chevron, cervical and dorsal ribs of Bonitasaura salgadoi*, black arrows show the location of the samples. **1**, MPCA-Ph 460/8, tejido cortical compuesto por hueso fibrolamellar y osteones secundarios, la flecha indica una banda de osteones secundarios asociados a una LAG (Escala= 1 mm)/ *Cortical fibro-lamellar and secondary tissues*, arrow shows a secondary osteon band overlapping a LAG (Scale= 1 mm). **2**, MPCA-Ph 460/8, detalle de la misma LAG (flecha) con osteones secundarios solapados (Escala= 500 µm)/ *Detail of the same LAG (arrow) with the overlapped secondary osteons* (Scale= 500 µm). **3**, MPCA-Ph 460/8, tejido medular esponjoso, la flecha indica el tejido trabecular del tipo endosteal (Escala= 1 mm)/ *Medullary tissue showing trabecular bone* (Scale= 1 mm). **4**, MPCA-Ph 460/9, tejido secundario y matriz primaria intersticial (flechas) (Escala= 200 µm)/ *Secondary tissue and interstitial primary matrix* (arrows) (Scale= 200 µm). **5**, MPCA-Ph 460/10, tejido secundario y matriz fibrosa primaria, las flechas blancas indican los paquetes de fibras colágenas y la flecha negra un osteón secundario (Escala= 500 µm)/ *Secondary tissue and primary matrix*, white arrows show collagen fibers and black arrow show a secondary osteon (Scale= 500 µm). **6**, MPCA-Ph 460/10, detalle de las fibras colágenas empaquetadas (flechas) (Escala= 200 µm)/ *Detail of collagen fibers* (arrows) (Scale= 200 µm). **7**, MPCA-Ph 460/11, tejido cortical secundario, la flecha indica una LAG interrumpida por la remodelación secundaria (Escala= 500 µm)/ *Secondary cortical tissue*, arrow shows a LAG interrupt by secondary remodeling (Scale= 500 µm). **8**, MPCA-Ph 460/11, tejido primario en el sector subperiosteal, la flecha indica un probable *annulus* (Escala= 200 µm)/ *Primary bone tissue from the subperiosteal region*, arrow shows a probable *annulus* (Scale= 200 µm). **9**, MPCA-Ph 460/12, tejido primario fibrolamellar con baja remodelación secundaria, la flecha indica la LAG más externa (Escala= 500 µm)/ *Primary fibro-lamellar tissue with low secondary remodeling*, arrow shows the outermost LAG (Scale= 500 µm). **10**, MPCA-Ph 460/13, detalle de una línea de reabsorción, la flecha indica el contacto sobre un osteón secundario (Escala= 200 µm)/ *Detail of a resorption line*, arrow shows the contact with a secondary osteon (Scale= 200 µm). **11**, MPCA-Ph 460/14, tejido primario fibrolamellar de la corteza externa mostrando una clara alineación vascular longitudinal, las flechas indican dos LAGs (Escala= 1 mm)/ *Primary fibro-lamellar tissue from the external cortex showing a longitudinal vascular organization*, arrows show low secondary remodeling (Scale= 1 mm). **12**, MPCA-Ph 460/14, detalle del tejido primario fibrolamellar laminar, las flechas indican las dos LAGs (Escala= 500 µm)/ *Detail of the laminar fibro-lamellar tissue*, arrow show two LAGs (Scale= 500 µm). **13**, MPCA-Ph 460/14, tejido fibrolamellar laminar cortical, la flecha indica una línea de crecimiento detenido (LAG) y tejido pseudolamellar por encima (Escala= 500 µm)/ *Primary fibro-lamellar tissue from the external cortex*, arrow shows a line of arrested growth and pseudo-lamellar tissue over it (Scale= 500 µm).

muestra, donde el sector cortical se va angostando, se observa otra línea de crecimiento más interna que puede tratarse de una segunda LAG. En el sector cortical más angosto, el tejido entre las LAGs (zona) se encuentra formado por hueso lamelar. Cabe destacar la presencia de una línea de reabsorción (Fig. 3.10), por debajo de la LAG más interna, en el sector medio de la muestra en su sector superior, nuevamente evidenciando procesos asimétricos en la modelación de ciertos huesos con formas complejas. En el caso de la región medular, se reconocen amplias lagunas de Howship conformando un tejido esponjoso trabecular. Se destaca la presencia de un importante espacio interno completamente relleno por minerales, que representa una gran cavidad o macrocelda, hueca en vida, como reconocieron Wilson y Sereno (1998) para todo el clado Titanosauriformes. Esta cavidad es producto de la remodelación interna del hueso ya que se observa tejido endosteal tapizando algunos sectores de su perímetro, aunque muy fracturado y alterado.

Por último, la sección delgada MPCA-Ph 460/14 corresponde a un corte transversal del sector proximal del mismo segmento de costilla dorsal de la muestra precedente, justo en la base de la bifurcación hacia el *capitulum* y *tuberculum*. Se reconoce una sección perimetral en “L”, la cual presenta una región cortical y un sector interno medular fácilmente reconocible. El sector cortical se compone de hueso compacto primario del tipo fibrolamelar laminar, fundamentalmente en la zona perimetral. Sin embargo, existe un importante reemplazo secundario del tipo haversiano denso en la zona cortical externa del sector izquierdo de la muestra (que corresponde al borde lateral de la costilla), evidenciando nuevamente, diferencias en la tasa de remodelación entre mismas zonas corticales. Un gran número de estos osteones de Havers pierden sus contornos circulares debido al alto grado de empaquetamiento, aunque sus lamelas de tejido endosteal y la alineación de las lagunas de osteocitos se reconocen sin problemas. Por otra parte, la zona cortical en el sector medio de la muestra evidencia un claro bandeado, que resulta de la presencia de ciclos de canales vasculares longitudinales de tamaños diferenciales (en la zonas corticales más profundas), que pueden atribuirse a modulaciones (Curry, 1999), y la presencia de hueso zonal y LAGs hacia la zona subperiosteal (Fig. 3.11). Las zonas entre las dos LAGs reconocidas están constituidas por hueso primario fibrolamelar laminar y reticular (Fig. 3.12). Al analizar con mayor detalle este tejido, se advierten las lagunas de osteocitos alineadas, con *canaliculi* bien definidos. Asimismo, en unos pocos sectores de la corteza, se reconoce una banda de tejido pseudolamelar (definida

por la presencia de fibras paralelas altamente compactadas, pero que no forman verdaderas lamelas) la cual se apoya externamente a la LAG más interna (Fig. 3.13). La región medular, por su parte, presenta una estructura típicamente esponjosa con grandes espacios de reabsorción, en muchos casos con inclusiones minerales. Este hueso trabecular se compone de tejido lamelar endosteal.

DISCUSIÓN

Histovariabilidad

Si bien se han realizado numerosos análisis histológicos sobre dinosaurios saurópodos, la gran mayoría de ellos han descripto y comparado fundamentalmente las características microestructurales de diferentes taxones o las de diferentes especímenes de un mismo género o especie, quedando postergado el análisis de la variabilidad histológica observada en un mismo espécimen. Por lo tanto, el análisis aquí descripto, en donde se analizaron muestras variadas provenientes de un único espécimen de titanosaurio, toma mayor relevancia y permite abordar la histovariabilidad desde las diferencias histológicas reconocidas entre los diferentes elementos analizados e inclusive dentro de un mismo elemento esquelético.

En este sentido, los elementos apendiculares del estilopodio (*i.e.*, fémur y húmero) se caracterizan por presentar una corteza amplia conformada fundamentalmente por tejido primario del tipo fibrolamelar, altamente vascularizado, producto de una alta tasa de deposición ósea (Amprino, 1947; Chinsamy, 1993; Curry, 1999; entre otros). En este tejido, netamente primario, sólo se advierte la presencia de una discontinuidad en el crecimiento que respondería a una línea de crecimiento detenido (LAG), y lo que posiblemente sea un *annulus* de tejido lamelar en la región subperiosteal preservada del fémur. Si bien el abundante tejido primario fibrolamelar cortical evidencia a las claras que estos elementos se encontraban en pleno crecimiento al momento de la muerte del espécimen, la presencia de las discontinuidades observadas sugiere ciertos cambios en la tasa de crecimiento. Asimismo, en ninguna de las muestras analizadas provenientes de estos elementos pudo reconocerse un tejido acrecional avascular (*EFS*) en la región más externa, lo que apoya la idea de un crecimiento activo del individuo al momento de su muerte.

Por su parte, los elementos apendiculares del zeugopodio y autopodio analizados (*i.e.*, ulna y metacarpiano) y la zigapófisis vertebral comparten cierta semejanza histológica. En estos elementos se reconoce una alta remodelación

interna justificada por la presencia de tejido secundario del tipo haversiano, el cual por sectores se encuentra mostrando varias generaciones, y que conforma prácticamente toda la región cortical. Sólo en pequeños intersticios de la corteza, como también en la región subperiosteal, se advierte tejido primario del tipo fibrolamelar con discontinuidades en el crecimiento a modo de LAG o *annuli*. En estos elementos también se reconocen numerosos sectores que presentan cúmulos de fibras de Sharpey empaquetadas en sectores de la corteza más externa. La presencia de fibras de Sharpey se asocia a regiones de inserción de tejido blando como músculos, tendones, ligamentos (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990), por lo cual su presencia en estos elementos no es llamativa. Cabe destacar la variación histológica observada en la probable patología de la zigapófisis vertebral, donde se reconoce un desarrollo diferencial de tejido primario con respecto al resto de la muestra.

En el caso de los elementos costales de la región cervical, estos presentan fundamentalmente un tejido altamente remodelado conformado por tejido secundario pero sin formar un tejido haversiano denso; de hecho, en varios sectores de la región cortical más externa, se advierten restos de una matriz primaria fibrosa. No se observan discontinuidades en estas muestras. La presencia de tejido primario netamente fibroso y la ausencia de un tejido periosteal sugieren que las muestras analizadas son producto de la osificación metaplásica, actuando los fibroblastos como células osteogeneradoras. Estos resultados concuerdan con los publicados por Cerda (2009) sobre la histología de una varilla ósea (muy probablemente un extremo distal de costilla cervical de saurópodo) procedente del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro.

Llamativamente, la muestra procedente del arco hemal no se asemeja a ninguna otra muestra analizada. En primer lugar se advierte una marcada asimetría en su construcción interna conformando una región medular que se desarrolla sobre el margen medial y una corteza amplia hacia el sector lateral. Se observa un gran desarrollo de tejido primario del tipo fibrolamelar que se interrumpe por una discontinuidad (LAG) y que posteriormente es reemplazada por una banda de osteones secundarios. En la corteza más profunda, el límite entre los tejidos primario y secundario es brusco y no gradual, como se evidenciaba en las muestras procedentes de los elementos del estilopodio.

Por último, las muestras provenientes de distintas zonas de las costillas dorsales muestran semejanzas y diferencias entre sí, evidenciando la importante variabilidad histológica existente dentro de un mismo elemento óseo, en general

aquellos con morfologías complejas. En tal sentido, se advierte la presencia de tejido primario fibrolamelar exhibiendo cierto bandeo producido por el tamaño diferencial de los canales vasculares longitudinales alineados, interpretado como modulaciones (Curry, 1999), y acompañado por al menos dos líneas de discontinuidad en el crecimiento (LAG) en las muestra más proximales. En tanto, en las muestras más distales no se advierten modulaciones en la región cortical y sólo se reconoce una LAG o un *annulus*. Por otro lado, es notable el desarrollo de tejido haversiano formando manchones en ciertas zonas de la corteza, mostrando muchas veces agrupaciones de osteones de Havers alargados como producto de su orientación oblicua. Asimismo, la presencia de una línea de reabsorción en los sectores proximales de las costillas dorsales evidencia la presencia de procesos de modelación ósea diferencial involucrados en la formación de estos elementos.

Estadio ontogenético y tamaño corporal

Numerosos autores han utilizado la información osteohistológica para caracterizar diferentes etapas o estadios ontogenéticos reconocidos en amplios muestreos de especies de dinosaurios (Horner *et al.*, 2000; Erickson y Tumanova, 2000; Curry, 1999; Sander, 2000; Klein y Sander, 2008). En estos análisis se enfocó, fundamentalmente, en la caracterización de los tejidos histológicos de la región cortical, desde los estadios tempranos hasta el crecimiento completo de los individuos en estudio. Así, en las primeras etapas de crecimiento el tejido cortical presenta una composición primaria del tipo fibrolamelar sin ningún tipo de discontinuidades. Posteriormente, el hueso sufre diferentes etapas de remodelación interna con desarrollo de tejido secundario, y con cambios en su tasa de crecimiento, representados por la presencia de discontinuidades. Finalmente, se reconoce un tejido acrecional avascular externo denominado comúnmente “Sistema externo fundamental” (*EFS = External Fundamental System*) o “Capa circunferencial externa” (*OCL = Outer Circumferential Layer*) que representaría el cese de crecimiento.

Klein y Sander (2008) analizaron un muestreo bastante significativo (185 muestras, de las cuales 167 provienen de huesos largos apendiculares) de doce saurópodos Neosauropoda y reconocieron trece estadios ontogenéticos (*HOS: Histologic Ontogenetic Stages*) en base a la combinación de siete tipos de tejidos característicos registrados en el sector cortical de fémures y húmeros. Estos siete tipos de tejidos reconocidos (Tipo A-G) se basan fundamentalmente en los

cambios observados en el tejido primario fibrolamelar (el cual incluye la organización del sistema vascular, grado de vascularización, presencia de discontinuidades y presencia y grado de desarrollo de los osteones primarios), así como en la intensidad de remodelación interna reflejada en el número y densidad de osteones secundarios (Klein y Sander, 2008). Este último trabajo representa un buen marco comparativo y ha comenzado a ser utilizado para caracterizaciones ontogénicas en otras especies de saurópodos titanosaurios basándose en la información histológica [e.g., *Phuwiangosaurus* (Klein *et al.*, 2009), *Alamosaurus* (Woodward y Lehman, 2009), *Magyarosaurus* (Stein *et al.*, 2010) y *Lirainosaurus* (Company, 2010)].

En este sentido, el amplio desarrollo y alta vascularización del tejido primario fibrolamelar laminar presente en el tejido cortical del fémur de *Bonitasaura salgadoi*, con un muy bajo grado de remodelación interna y la presencia de al menos una discontinuidad en la corteza más externa, permiten determinar un estadio ontogénico HOS 9 al individuo en estudio. Asimismo, los estadios ontogénicos HOS han mostrado una buena correspondencia con el tamaño corporal (Sander, 2000; Klein y Sander, 2008; Klein *et al.*, 2009), en base a la correlación del tamaño de fémur *vs.* HOS, lo que ha permitido la construcción de curvas de crecimiento con ciertos grados de ajuste según el taxón analizado.

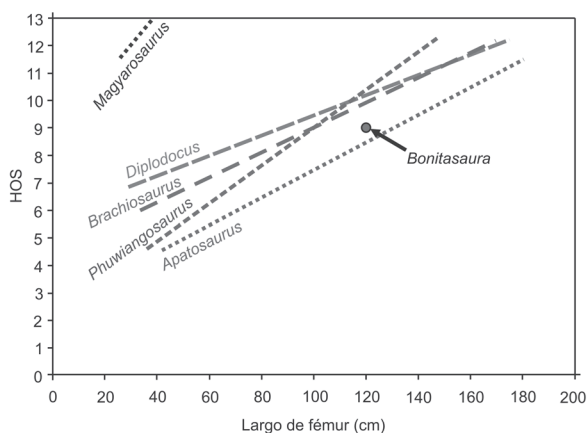


Figura 4. Curvas de crecimiento de diferentes saurópodos relacionando el estadio ontogénico histológico (HOS) con el largo de fémur, y la ubicación de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA 460) (la información de *Apatosaurus*, *Brachiosaurus*, *Diplodocus* y *Phuwiangosaurus* fueron tomados de Klein y Sander, 2008; la información de *Magyarosaurus* fue tomada de Stein *et al.*, 2010) / Growth curve of several sauropods based on histologic ontogenetic stages (HOS) versus femur length, with the inclusion of *Bonitasaura salgadoi* (*Apatosaurus*, *Brachiosaurus*, *Diplodocus* and *Phuwiangosaurus* data was taken from Klein and Sander, 2008; *Magyarosaurus* data was taken from Stein *et al.*, 2010).

Al conocerse las dimensiones del fémur de *Bonitasaura* (118,5 cm de largo), y su probable HOS según lo discutido previamente, se pueden realizar comparaciones directas con curvas de crecimiento conocidas para otros saurópodos (Fig. 4). Esto se realiza con un alto grado de especulación ya que se desconocen las dimensiones del fémur en diferentes estadios ontogénicos de la especie, y consecuentemente su curva de crecimiento ajustada. Sin embargo, la correlación observada en otros saurópodos siempre es positiva, generalmente diferenciándose en sus pendientes, inclusive en aquellas especies que muestran un desarrollo heterocrónico en su crecimiento como *Magyarosaurus* (Stein *et al.*, 2010).

Cabe reconocer entonces que, en base a las características histológicas observadas en el fémur de este espécimen, puede afirmarse que el mismo se encontraba en etapas de constante e importante crecimiento al momento de su muerte, por lo que las dimensiones registradas no representan de ningún modo el tamaño máximo que habría alcanzado la especie. Dicho estadio ontogénico se encuentra en total correlación con características macroanatómicas, las cuales se atribuyen generalmente a individuos juveniles (huesos frontales sin fusionar y cierre neurocentral incompleto), reconocidas en el esqueleto craneano y poscraneano de este espécimen (Gallina y Apesteguía, 2011; Gallina, 2011a, b).

Al desconocerse la pendiente de crecimiento por falta de series ontogénicas no se puede asignar un valor exacto de longitud femoral para un *Bonitasaura* adulto. De hipotetizarse un tamaño estimativo de fémur basándose en el promedio de pendientes observadas en otros saurópodos, éste se encontraría entre 1,8–1,9 metros aproximadamente. Esto no resulta llamativo en el contexto de la proximidad filogenética de *Bonitasaura* (Gallina y Apesteguía, 2011) con los titanosaurios *Futalognkosaurus dukei* (Calvo *et al.*, 2007) y *Mendozasaurus neguyelap* (González Riga, 2003), ambos de gran tamaño (fémures estimados en 2 metros aproximadamente). Sin embargo, debe destacarse, que las curvas de crecimiento de estas dos especies son desconocidas, y que serían fundamentales para darle un mayor soporte a la hipótesis aquí planteada.

CONCLUSIONES

El estudio de la histología ósea del titanosaurio *Bonitasaura salgadoi*, basado en un amplio análisis de un único espécimen, ha permitido reconocer una importante histovariabilidad interelemental, surgida por las diferencias en el modo de osificación de los elementos involucrados (e.g., osificación periosteal *versus* osificación metaplásica), por la morfología o construcción general de los mismos y por la presencia de tejidos blan-

dos asociados. En tanto, la histovariabilidad intraelemental ha sido reconocida en elementos de construcción ósea compleja (e.g., costillas dorsales), respondiendo a la presencia de procesos de modelación ósea diferencial actuantes en su formación.

Por otra parte, el abundante tejido primario fibrolamellar cortical reconocido en los elementos del estilopodio, y la ausencia de un EFS, permitió inferir que estos elementos se encontraban en pleno crecimiento al momento de la muerte del espécimen, aunque la presencia de las discontinuidades observadas sugiere ciertas variaciones en su tasa de crecimiento. Además, las características histológicas observadas permitieron atribuir al espécimen un estadio ontogenético HOS 9 e inferir el probable tamaño del fémur alcanzado por la especie en estado adulto (1,8–1,9 m de largo), mediante la comparación con curvas de crecimiento conocidas de otros dinosaurios saurópodos. Asimismo, dicho estadio ontogenético mostró total correlación con características macroanatómicas juveniles reconocidas en el esqueleto craneano y poscraneano del espécimen previamente publicadas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es una versión modificada de un capítulo de mi tesis doctoral presentada en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, subsidiada por la Fundación Azara-Universidad Maimónides y el CONICET. Agradezco a mis directores L. Salgado, M. Fernández y S. Apesteguía. Asimismo agradezco los comentarios y sugerencias brindadas por los revisores I. Cerda y B. González Riga que mejoraron la versión final del manuscrito. Finalmente, agradezco a la Fundación Félix de Azara y a la Jurassic Foundation por el apoyo brindado.

BIBLIOGRAFÍA

- Amprino, R. 1947. La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. *Archives de Biologie* 58: 315–330.
- Apesteguía, S. 2004. *Bonitasaura salgadoi* gen. et sp. nov.: a beaked sauropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Naturwissenschaften* 91: 493–497.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., González Riga, B.J. y Kellner, A.W.A. 2007. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 79: 529–541.
- Cerda, I.A. 2009. Consideraciones sobre la histogénesis de las costillas cervicales en los dinosaurios saurópodos. *Ameghiniana* 46: 193–198.
- Cerda, I.A. 2011. [Estudio paleohistológico de *Saltasaurus* y *Neuquensaurus* (Dinosauria, Sauropoda, Titanosauria)]. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, 455 p. [Inédita].
- Cerda, I.A. y Powell, J.E. 2009. Patrón de crecimiento de *Saltasaurus loricatus* Bonaparte & Powell 1980 (Sauropoda, Titanosauria) inferido a partir de su histología ósea. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 46: 68R.
- 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: 389–398.
- Chinsamy, A. 1993. Bone Histology and growth trajectory of the prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen. *Modern Geology* 18: 319–329.
- Chinsamy, A. y Raath, M.A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Paleontologia Africana* 29: 39–44.
- Company, J. 2010. Bone histology of the titanosaur *Lirainosaurus astibiae* (Dinosauria: Sauropoda) from the Latest Cretaceous of Spain. *Naturwissenschaften* 98: 67–78.
- 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.A. 2005. Titanosauria: a phylogenetic overview. En: K.A. Curry Rogers y J.A. Wilson (Eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*, University of California Press, Berkeley, p. 50–103.
- Curry Rogers, K.A. y Erickson, G. 2005. Sauropod histology: Microscopic views on the lives of giants. En: K.A. Curry Rogers y J.A. Wilson (Eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*, University of California Press, Berkeley, p. 303–326.
- Erickson, G.M. y Tumanova, T.A. 2000. Growth curve of *Psittacosaurus mongoliensis* Osborn (Ceratopsia: Psittacosauridae) inferred from long bone histology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130: 551–566.
- 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. En: J.G. Carter (Ed.) *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends, Vol. I*. Van Nostrand Reinhold, Nueva York, p. 471–530.
- Gallina, P.A. 2011a. [Estudio anatómico, sistemático y paleobiológico de *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria, Sauropoda): su importancia en el contexto de la evolución de los titanosaurios del Cretácico Superior de la Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 340 p. [Inédita].
- Gallina, P.A. 2011b. Notes on the axial skeleton of the titanosaur *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria-Sauropoda). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83: 235–245.
- Gallina, P.A. y Apesteguía, S. 2011. Cranial anatomy and phylogenetic position of the titanosaurian sauropod *Bonitasaura salgadoi*. *Acta Paleontologica Polonica* 56: 45–60.
- García, R.A. y Cerda, I.A. 2010. Dentition and histology in titanosaurian dinosaur embryos from Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Palaentology* 53: 335–346.
- González Riga, B.J. 2003. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza province, Argentina. *Ameghiniana* 40: 155–172.
- González Riga, B.J. y Curry Rogers, K.A. 2006. Osteohistology of the titanosaur *Mendozasaurus* (Dinosauria, Sauropoda): preliminary interpretations. 9º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Córdoba), *Resúmenes*, p. 84.
- Horner, J.R., Ricqlès, A.J. de. y Padian, K. 2000. Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maisaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 115–129.
- Klein, N. y Sander, P.M. 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology* 34: 248–264.
- Klein, N., Sander, P.M. y Suteethorn, V. 2009. Bone histology and its implications for the life history and growth of the Early Cretaceous titanosaur *Phuwiangosaurus sirindhornae*. *Geological Society of London, Special Publications* 315: 217–228.
- Lehman, T. y Woodward, H. 2008. Modeling growth rates for sauropod dinosaurs. *Paleobiology* 34: 264–281.
- Reid, R.E.H. 1996. Bone Histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general. Part I: Introduction to Bone Tissues. *Brigham Young University Geological Studies* 41: 25–71.

- Rimblot Baly, F., de Ricqlès, A. 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 (Invert-Vert)* 81: 49–86.
- Salgado, L. 2000. [Evolución y Paleobiología de los saurópodos *Titanosauridae*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 300 p. Inédita].
- Salgado, L. 2003. Considerations on the bony plates assigned to titanosaurs (Dinosauria, Sauropoda). *Ameghiniana* 40: 441–456.
- Sander, P.M. 2000. Long bone histology of the Tendaguru sauropods: Implications for growth and biology. *Paleobiology* 26: 466–488.
- Sander, P.M., Mateus, O., Laven, T. y Knötschke, N. 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature* 441: 739–741.
- Stein, K., Csiki, Z., Curry Rogers, K., Weishampel, D.V., 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 National Association of Sciences* 107: 9258–9263.
- Wilson, J.A. y Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 5: 1–68.
- Woodward, H.N y Lehman, T.M. 2009. Bone histology and microanatomy of *Alamosaurus sanjuanensis* (Sauropoda: Titanosauria) from the Maastichtian of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 807–821.

doi: 10.5710/AMGH.v49i3(519)

Recibido: 8 de julio de 2011

Aceptado: 11 de octubre de 2011