

Observaciones histológicas en reptiles marinos (Elasmosauridae y Mosasauridae) del Cretácico Tardío de Patagonia y Antártida



Leonardo SALGADO¹, Marta FERNÁNDEZ² y Marianella TALEVI³

Abstract. HISTOLOGICAL OBSERVATIONS ON MARINE REPTILES (ELASMOSAURIDAE AND MOSASAURIDAE) FROM THE LATE CRETACEOUS OF PATAGONIA AND ANTARCTICA. Bones of two elasmosaurid plesiosaurs (one subadult and one adult) from the Upper Cretaceous of Patagonia (Argentina), and one adult mosasaur from the Upper Cretaceous of Antarctica are histologically described in order to obtain information related to their lifestyles. The bones of the subadult elasmosaurid from Lago Pellegrini (Río Negro, Argentina), display a well developed endosteal compaction or osteosclerosis, the degree of osteosclerosis being higher in the vertebra than in the humerus or pelvic girdle. By contrast, the bones analyzed in the adult elasmosaurid (cf. *Mauisaurus* from the Salinas de Trapalcó area, Río Negro), display internal vacuities leading to a lightening of the bone (osteoporotic-like bone structure). The distribution of osteosclerotic bone structure in juvenile plesiosaurs and osteoporotic-like structure in adults is similar to the one described in plesiosaurs from New Zealand, and could be related to adaptations to different aquatic environments: estuaries and shallow waters for juveniles, and open seas for adults. Both situations are in agreement with paleoenvironment reconstructions of the Allen and Jagüel Formations in Lago Pellegrini and Salinas de Trapalcó respectively. In the bones of the mosasaur from the López de Bertodano Formation (Upper Cretaceous, Isla Marambio, Antarctica), compact bone is in the inner part of the vertebra, while in the transverse process there is a high degree of osteoporotic tissue.

Resumen. Los huesos de dos plesiosaurios elamosáuridos (uno subadulto y otro adulto) del Cretácico Superior de Patagonia (Argentina), y los de un mosasaurio adulto del Cretácico Superior de Antártida, son descriptos histológicamente, con el objeto de obtener información relacionada con su estilo de vida. Los huesos del elamosáurido subadulto de Lago Pellegrini (Río Negro, Argentina), muestran una compactación endosteal bien desarrollada u osteosclerosis, siendo mayor el grado de desarrollo de este tejido en la vértebra que en el húmero o en la cintura pélvica. Por el contrario, los huesos del elamosáurido analizado (cf. *Mauisaurus* del área de Salinas de Trapalcó, Río Negro), muestran vacuidades internas que suponen un aligeramiento del hueso (estructura ósea de tipo-osteoporótica). La distribución de la estructura ósea osteosclerótica en plesiosaurios juveniles y osteoporótica en adultos es similar a la descrita en plesiosaurios de Nueva Zelanda, y podría encontrarse relacionada a diferentes ambientes acuáticos: estuarios y aguas poco profundas para los juveniles, aguas abiertas para los adultos. Ambas situaciones coinciden con las reconstrucciones paleoambientales de las formaciones Allen y Jagüel en Lago Pellegrini y Salinas de Trapalcó, respectivamente. En los huesos de los mosasaurios de la Formación López de Bertodano (Cretácico Superior, Isla Marambio, Antártida), el hueso compacto está en la parte interna de la vértebra, en tanto que en los procesos transversos hay un mayor grado de tejido osteoporótico.

Key words. Paleohistology. Marine reptiles. Patagonia. Antarctica. Upper Cretaceous.

Palabras clave. Paleohistología. Reptiles marinos. Patagonia. Antártida. Cretácico Superior.

Introducción

El análisis de la microestructura interna de los huesos permite obtener datos relacionados con la fisiología y la ecología de los vertebrados del pasado (Farlow *et al.*, 1995; Padian, 1997). Para ello, es neces-

sario apoyarse en el llamado Principio de Uniformidad, por el cual es posible inferir la actuación de un determinado proceso fisiológico a partir de su asociación, en animales vivientes, con un determinado tejido óseo. La aplicación de este criterio, a la vez, supone que las condiciones del entorno físico del pasado (en cuanto a gravedad, composición atmosférica y presión, influjo de la energía solar, etc.) no han sido muy diferentes de las actuales (Farlow *et al.*, 1995).

A pesar de la importante contribución que los estudios paleohistológicos han hecho al conocimiento de la biología de los vertebrados extinguidos, debe tenerse en cuenta que, al igual que todas las estructuras altamente integradas, la histología es el producto de distintos factores concurrentes y que, por lo

¹CONICET-Museo de Geología y Paleontología, Universidad Nacional del Comahue, Buenos Aires 1400, 8300 Neuquén, Argentina. lsalgado@uncoma.edu.ar

²CONICET-Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina. martafer@museo.fcnym.unlp.edu.ar

³CONICET-Departamento de Ciencias Morfológicas, Facultad de Ciencias Médicas, Universidad Nacional de Rosario, Santa Fe 3100, 2000 Rosario, Santa Fe, Argentina.

talevimarianela@yahoo.com.ar

tanto, no puede ser interpretada simplemente a partir de un único proceso (Ricqlès, 1980). En este sentido, el análisis paleohistológico debe ser siempre confrontado con estudios de diferente índole, como los morfofuncionales o sinecológicos.

Si bien existen antecedentes importantes en cuanto a estudios paleohistológicos de reptiles marinos, como los clásicos trabajos decimonónicos de Hasse y Kiprijanoff, en los últimos años ha habido un notable desarrollo de los mismos, destacándose las contribuciones de de Buffrénil y Mazin (1990) sobre ictiosaurios, de Wiffen *et al.* (1995) sobre plesiosaurios, y de Sheldon (1997) sobre mosasaurios.

En este trabajo se desarrolla una descripción paleohistológica de algunos huesos pertenecientes a diferentes reptiles marinos del Cretácico Superior de Patagonia y Antártida. Con este estudio se busca disponer de algunos primeros elementos que posibiliten futuras comparaciones con taxones de otras partes del mundo. Del mismo modo, en función de los datos obtenidos del análisis histológico, se realiza una serie de inferencias acerca del posible modo de vida de estos reptiles.

Materiales y métodos

A los efectos de observar la microestructura interna de los huesos, se ha realizado una serie de diferentes cortes en dos especímenes de plesiosaurio (un subadulto y un adulto), y en un mosasaurio adulto.

La condición de inmadurez del plesiosaurio MUCPv-92 se ha establecido a partir de su tamaño pequeño con relación a MML-Pv 3 y 4 (estos últimos aproximadamente del mismo tamaño), y de la condición anfiplática (más que anficélica) de sus caras articulares vertebrales (Gasparini y Salgado, 2000).

Las secciones delgadas que se describen en este trabajo han sido realizadas por la empresa L.C.V., ubicada en el Parque de Ciencias Universitario de la localidad de Florencio Varela (provincia de Buenos Aires, Argentina). Básicamente, se ha seguido la metodología sugerida por Chinsamy y Raath (1992), consistente en: 1-medición y registro de los datos, 2-inmersión en resina de la muestra a examinar, 3-disposición de la muestra embebida en resina en una cámara hermética al vacío (para limpiar las impurezas localizadas en el interior de los poros), y la inyección de nitrógeno a presión que obliga a la resina a llenar los poros de la muestra, 4-corte de la muestra, 5-desbaste de una de las superficies para fijarla al porta-objetos, y 6-colocación de cubre objetos. Posteriormente se han hecho observaciones con un microscopio óptico biológico y se han registrado imágenes microscópicas con una cámara de video (*FlexCam*

teaching Video Camera, Videolabs), incorporada a una computadora provista de una placa de video *Genius*. El soft utilizado ha sido *HiVideo* para la captura de imágenes y *Photodeluxe* para el procesamiento de las mismas.

Abreviaturas. MLP, Colección de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata, Provincia de Buenos Aires, Argentina; MML-Pv, Colección de Paleontología de Vertebrados del Museo Municipal de Lamarque, Río Negro, Argentina; MUCPh, Colección de preparados histológicos del Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina; MUCPv, Colección de Paleontología de Vertebrados del Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina.

Paleontología sistemática

REPTILIA

SAUROPTERYGIA Owen, 1860

PLESIOSAURIA De Blainville, 1835

PLESIOSAUROIDEA (Gray, 1825) Welles, 1943

ELASMOSAURIDAE Cope, 1869

Elasmosauridae indet.

Material. Del ejemplar MUCPv-92 (subadulto) se ha seleccionado una vértebra caudal (MUCPh-26), dos huesos indeterminados de la cintura pélvica (MUCPh-10 y MUCPh-28), y un extremo distal de un húmero (MUCPh-27).

Procedencia geográfica y estratigráfica. Lago Pellegrini, noroeste de la localidad de Cinco Saltos (Provincia de Río Negro, Argentina). Niveles pelíticos del Miembro Medio de la Formación Allen, cuya edad estimada es Campaniano-Maastrichtiano (Cretácico Superior) (Gasparini y Salgado, 2000).

Comentarios. El espécimen del cual se han obtenido las muestras analizadas (MUCPv- 92), pertenece probablemente a la misma especie que aquel originalmente descrito por Gasparini y Goñi (1985) como el holotipo de *Trinacromerum lafquenianum* (actualmente considerado *nomen vanum*), y atribuido primeramente a los Polycotyliidae y actualmente a los Elasmosauridae (véase Gasparini y Salgado, 2000).

Material. Del ejemplar adulto MML-Pv 3 se ha seccionado una costilla (MUCPh-46), y un fragmento vertebral (MUCPh-47).

Procedencia geográfica y estratigráfica. Inmediaciones de las salinas de Trapalcó (Provincia de Río Negro, Argentina), Formación Jagüel (Cretácico Superior, Maastrichtiano) (Uliana y Dellapé, 1981).

Comentarios. El espécimen muestreado corresponde a cf. *Mauisaurus*, perteneciente a los Elasmosauridae (Gasparini *et al.*, 2003).

SQUAMATA Oppel, 1811
MOSASAURIDAE Gervais, 1853

Mososauridae indet.

Material. Dos vértebras de un individuo adulto (MPL 92-XII-30-1, y MPL 88-I-2-1). De cada una de ellas se ha efectuado un corte delgado (MUCPh-50 y MUCPh-51, respectivamente).

Procedencia geográfica y estratigráfica. Isla Marambio, Antártida, Formación López de Bertodano (Cretácico Superior) (Zinsmeister, 1982).

Análisis histológico

Elasmosauridae indet.

Vértebra caudal (subadulto). Se ha realizado una sección transversal de un fragmento vertebral que comprende parte del centro vertebral y del arco neural (MUCPh-26) (figuras 1.1 y 1.2). La sección realizada es similar a la que Wiffen *et al.* (1995, fig. 3b) practicaron sobre un ejemplar de plesiosaurio adulto de Nueva Zelanda. En general, el tejido es relativamente compacto (a diferencia del espécimen adulto analizado por Wiffen *et al.*, *op. cit.*), aumentando el grado de porosidad hacia la zona ubicada entre el centro vertebral y el arco neural (figura 1.1). De todos modos, no se observa una clara diferenciación entre *compacta* y *spongiosa*. El hueso primario se presenta como una matriz uniforme de tejido intersticial, muy rica en osteocitos, sobre la cual pueden encontrarse numerosos osteones secundarios formados de tejido lamelar o pseudolamelar, en distintos estados de formación. Al igual que en los otros huesos del mismo ejemplar, se observa que, en la parte periférica, los espacios de reabsorción se alinean en forma paralela a la superficie del hueso. A diferencia de las vértebras descritas por Wiffen *et al.* (1995, fig.3), no se advierte en este caso la existencia de un gran *sinus* vascular medular que ocupe el sector interno del cuerpo vertebral. También existen diferencias con la vértebra del ejemplar adulto descrita por Wiffen *et al.* (1995, fig. 4-d), en la cual el desarrollo de tejido secundario poroso (*cancellous bone*) es mucho mayor. En MUCPh-26, al igual que en la vértebra juvenil analizada por Wiffen *et al.* (1995, p. 629), no hay evidencia de crecimiento cíclico.

Fragmento vertebral (adulto). Se ha realizado una sección transversal de un cuerpo vertebral, próxima a su cara articular anterior (MUCPh-47) (figuras 1.2 y 3.1). El tejido, visiblemente alterado, es moderadamente poroso, más que en el plesiosaurio de Antártida descrito por Fostowicz-Frelik y Gazdzicki (2001). Es por esta razón que las *lacunae* que ocupa-

ban los osteocitos no se han preservado bien, excepto en los espacios intertrabeculares, los cuales se componen de tejido osteónico secundario. A diferencia de la vértebra de un ejemplar adulto analizada por Wiffen *et al.* (1995), no hay en MUCPh-47 indicios de crecimiento cíclico.

Costilla (adulto). A través del corte transversal efectuado a la costilla (MUCPh-46) (figuras 1.3 y 3.2), puede observarse que el tejido poroso (*cancellous bone*) está formado casi en su totalidad por trabéculas de hueso secundario. A simple vista, puede advertirse que la costilla es hueca. Al microscopio, sin embargo, se pueden distinguir algunas trabéculas rotas inmersas en el sedimento que llena la cavidad medular. Por lo tanto, es posible que el ahuecamiento de la costilla (al menos en parte) se haya producido con posterioridad a la muerte del animal, como consecuencia del colapso de la *spongiosa* a partir de los procesos de alteración diagenética y disolución ósea. Independientemente de lo anterior, el grado de ahuecamiento de la costilla es similar al que presenta el elemento (también correspondiente a un adulto) estudiado por Wiffen *et al.* (1995, fig. 8b), y mayor a aquel descrito por Fostowicz-Frelik y Gazdzicki (2001). La región cortical es relativamente porosa, aunque en algunos sectores de la misma, más precisamente en la región más externa, se observa tejido relativamente compacto con abundancia de osteones secundarios que reducen su tamaño hacia la periferia, como en el ejemplar descrito por Wiffen *et al.* (1995). En ciertos sectores se observan dos o más generaciones superpuestas de osteones secundarios, lo que demuestra la intensidad de los procesos de remodelación interna, quizás debido a la edad avanzada del animal. Esta característica parece constituir una diferencia con algunos dinosaurios saurópodos adultos (*Limaysaurus tessonei*, MUCPh-19; *Andesaurus delgadoi*, MUCPh-6 y Titanosauria indet., MUCPh-15), en donde la remodelación interna de la costilla no alcanza nunca a afectar el tejido cortical de tipo fibrolamelar (Salgado, 2000).

Hueso indeterminado de la cintura pélvica (subadulto). Se ha efectuado una sección transversal (MUCPh-10) (figuras 1.4 y 4). A simple vista, es posible observar que el tejido es relativamente compacto, sobre todo en su sector cortical, presentándose algo esponjoso internamente y en algunos sectores de la periferia, y que los espacios medulares han sido rellenados con un mineral de un color muy similar al del tejido óseo. Al igual que los otros huesos del espécimen MUCPh-92 que han sido analizados, no se observa aquí una única cavidad medular. El grado de vascularización varía de pobre a moderado. No existe indicación alguna de crecimiento cíclico. El tejido se halla organizado en franjas de tejido endosteal que se entrecruzan y superponen de manera muy

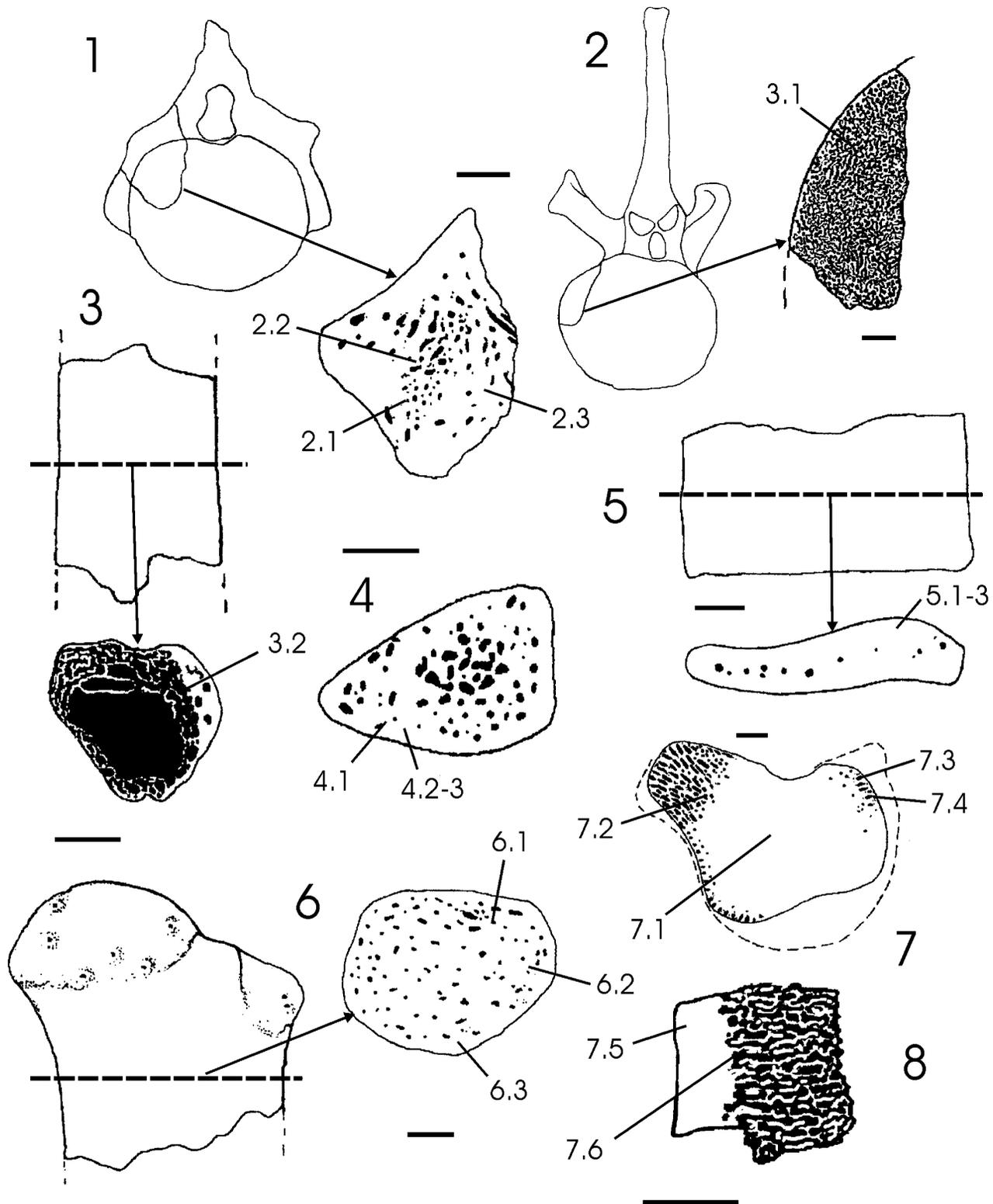


Figura 1. Materiales analizados. Aspecto general de las secciones transversas. 1, MUCPh-26; 2, MUCPh-47 (vértebra de plesiosaurio); 3, MUCPh-46 (costilla de plesiosaurio); 4, MUCPh-10; 5, MUCPh-28 (hueso pélvico de plesiosaurio); 6, MUCPh-27 (húmero de plesiosaurio); 7, MUCPh-50; 8, MUCPh-51 (vértebras de mosasaurio). Los números corresponden a las imágenes de las demás figuras (e.g., 2.1, 2.2 y 2.3, corresponden a las imágenes 1, 2, y 3 de la figura 2). Las líneas quebradas indican la ubicación y orientación de las secciones. Escalas gráficas 1 cm / materials analyzed. General aspect of transverse sections. 1, MUCPh-26; 2, MUCPh-47 (plesiosaur vertebrae); 3, MUCPh-46 (plesiosaur rib); 4, MUCPh-10; 5, MUCPh-28 (plesiosaur pelvic bone); 6, MUCPh-27 (plesiosaur humerus); 7, MUCPh-50; 8, MUCPh-51 (mosasaur vertebrae). The numbers correspond to the images of the other figures (e.g., 2.1, 2.2 y 2.3, correspond to the images 1, 2, y 3 of figure 2). Dash lines show the location and orientation of bone sections. Scale bars 1 cm.

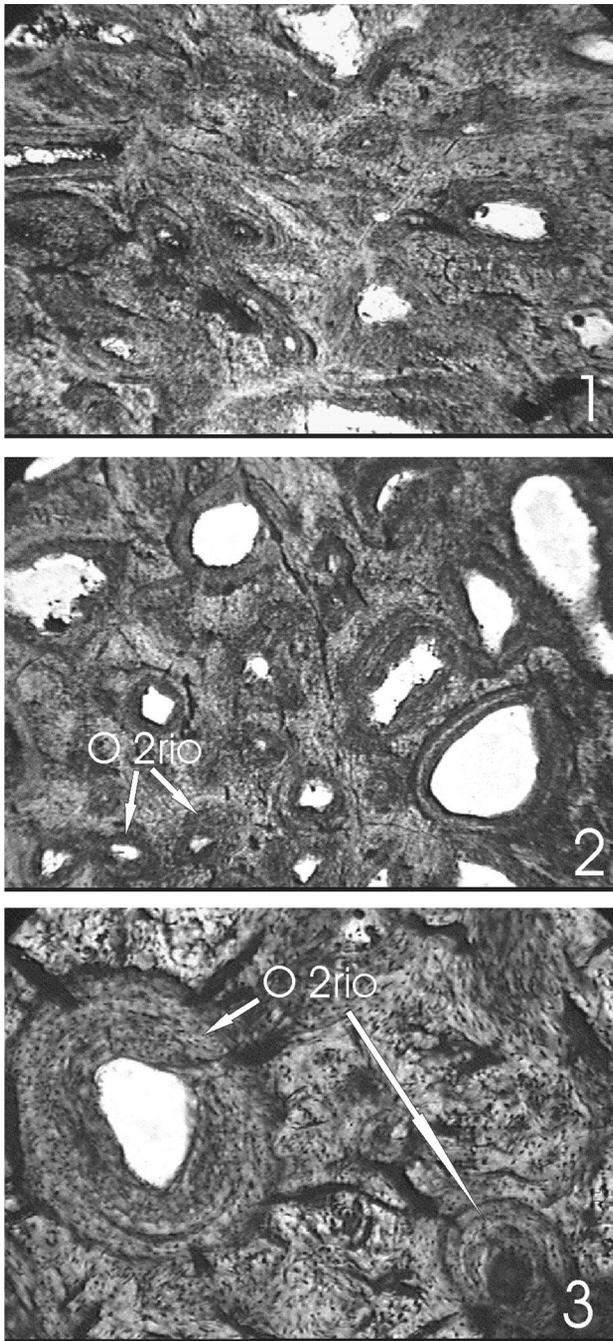


Figura 2. Elasmosauridae indet. 1-3, MUCPh-26, corte transversal vértebra caudal (1,2= 32X; 3= 64X). Se observa la importante compactación del tejido óseo, característica de los tetrápodos marinos pobremente adaptados a la natación rápida y sostenida. En 2 y 3, pueden verse algunos osteones secundarios (O 2rios) o conductos de Havers aislados, con las lamelas concéntricas de hueso endosteal centrípeto / *Elasmosauridae indet. 1-3, MUCPh-26, transverse section of caudal vertebra (1,2= 32X; 3= 64X). It is observed the important compactation of the osseous tissue, characteristic of marine tetrapods poorly adapted to fast sustained swimming. In 2 and 3, secondary osteons (O 2rios) or isolated Haversian canals are observed, with concentric lamellae of centripetal endosteal bone.*

irregular, conforme a un patrón de aspecto arremolinado. En algunos casos, los canales vasculares parecen haber sido obliterados por el tejido endosteal.

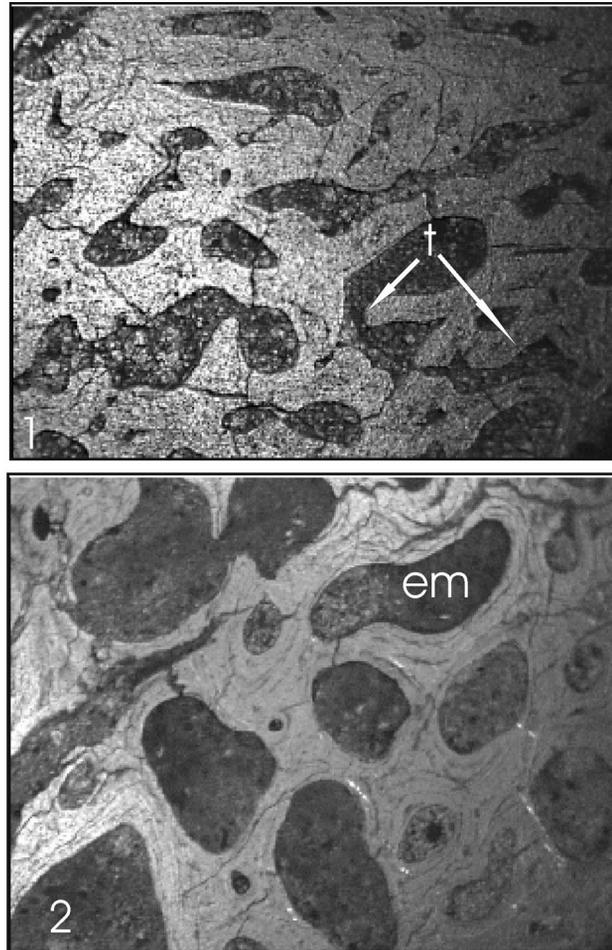


Figura 3. 1, Cf. *Mauisaurus* sp. MUCPh-47, corte transversal de vértebra dorsal de un espécimen adulto / *transverse section of dorsal vertebra of an adult specimen (32X)*; 2, Cf. *Mauisaurus* sp. MUCPh-46, corte transversal de una costilla de un espécimen adulto / *transverse section of a rib of an adult specimen (32X)*. **Abreviaturas:** em, espacios medulares / *medullary spaces*; t, trabéculas / *trabeculae*.

Las *lacunae* se disponen en general caóticamente dentro de esas franjas de tejido endosteal aunque, en algunos sectores, se disponen en series paralelas, facilitando la individualización de las referidas franjas. Con un mayor aumento se observa que las *lacunae* poseen *canaliculi* bien definidos, aunque no muy numerosos. En la zona cortical existen algunos osteones secundarios o conductos de Havers en diferentes estados de formación. En la zona interna, el tejido poroso alcanza mayor desarrollo que en la zona cortical, aunque, como dijimos antes, nunca es muy importante.

Hueso indeterminado de la cintura pélvica (subadulto). La sección practicada en este caso es transversal (MUCPh-28) (figuras 1.5 y 5). Se trata de un hueso relativamente plano, de superficies aproximadamente paralelas. Se observa a simple vista que, in-

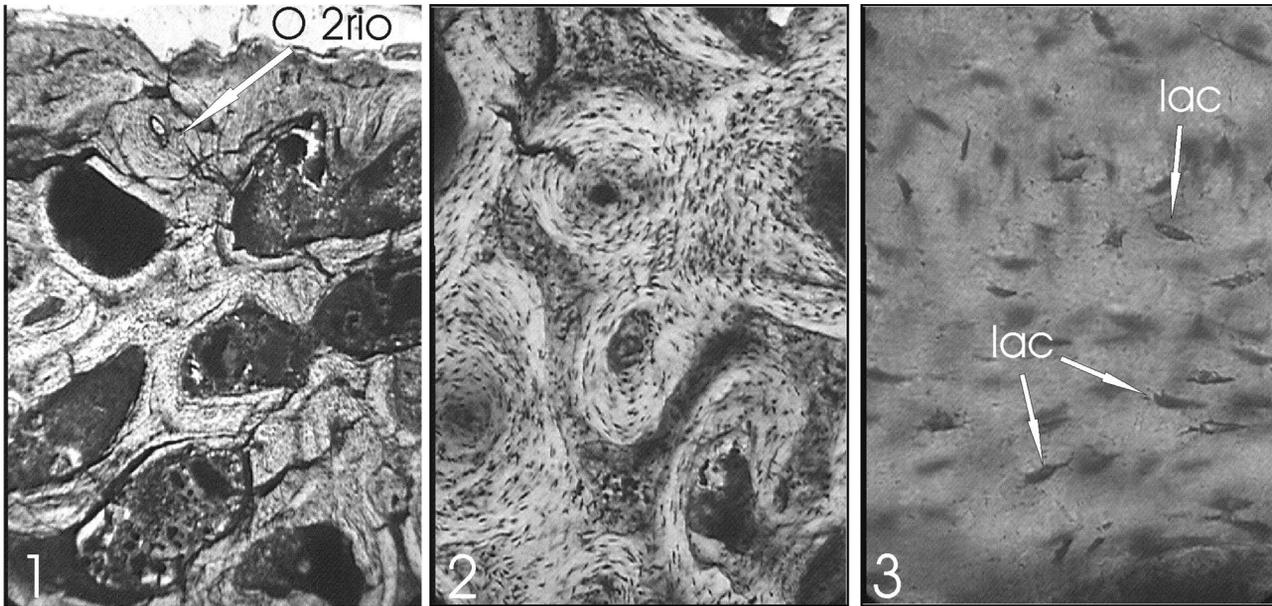


Figura 4. Elasmosauridae indet. MUCPh-10, hueso indeterminado de la cintura. **1, 2** (64X), **3** (400X). Interior del hueso formado por tejido parcialmente esponjoso (1). En 2, un detalle del tejido secundario compactado. En 3, se observan las *lacunae* dispuestas desordenadamente. **Abreviaturas:** *lac*, *lacunae*; **O 2rio**, osteones secundarios / *Elasmosauridae indet. MUCPh-10, indeterminate girdle bone. 1, 2* (64X), *3* (400X). Inner part formed by partially cancellous bone (1). In 2, a detail of secondary compacted tissue. In 3, unordered arranged lacunae are observed. **Abbreviations:** *lac*, lacunae; **O 2rio**, secondary osteons.

ternamente, el hueso posee algunas oquedades que no llegan a constituir una verdadera cavidad medular, ni siquiera tejido poroso como en el caso anterior. Externamente, el hueso es más bien compacto, aunque hacia la parte más espesa del hueso se nota un aumento del grado de desarrollo de tejido poroso cortical. En el sector más profundo del hueso se observan algunos espacios internos de gran tamaño. Al igual que en la muestra anterior, se advierte que el tejido está pobre a moderadamente vascularizado. El mismo se ha depositado como tejido compacto endosteal arremolinado, pudiéndose apreciar mejor esta disposición en ciertos sectores de la zona cortical del hueso. En el resto de la muestra se observa un modesto desarrollo de tejido secundario haversiano. Los osteones secundarios son de forma variable, desde perfectamente circulares, hasta de aspecto de gota. En general, la microestructura ósea coincide con la de un elemento pélvico de un plesiosaurio subadulto de la Formación López de Bertodano (Antártida), descrito por Fostowicz-Frelik y Gazdzicki (2001).

Extremo proximal de húmero (subadulto). Se ha realizado un corte transversal, por debajo de la tuberosidad (MUCPh-27) (figuras 1.6 y 6). Se observa aquí un desarrollo mayor de tejido poroso con relación a los huesos de la cintura, aunque no tanto como en el húmero correspondiente al ejemplar adulto estudiado por Wiffen *et al.* (1995, fig. 6-f). El hueso primario está presente en algunos sectores; es moderadamente vascularizado y se encuentra limitado a los espa-

cios comprendidos entre los osteones secundarios (figura 6.2). Wiffen *et al.* (1995, fig.6-d) han descrito la histología ósea del húmero de un plesiosaurio juvenil donde se presenta un importante desarrollo de tejido primario fibroso-plexiforme. En MUCPh-27 hay una mayor presencia de tejido secundario haversiano, incluso en la zona cortical, por lo que se presume que corresponde a un ejemplar de mayor edad que el individuo juvenil de Nueva Zelanda. En otros sectores se observa tejido endosteal compacto en forma arremolinada (figura 6.1), del mismo tipo que el que se presenta en los huesos de la pelvis. En el sector más periférico de la muestra analizada los espacios de reabsorción y las trabéculas son alargadas, disponiéndose paralelamente a la superficie (figura 6.3). Tal vez, las trabéculas y el tejido secundario han sufrido aquí cierto grado de compactación, debido a un proceso de remodelación externa (Reid, 1996). Hay que destacar, como en los casos anteriores, la completa ausencia de una única cavidad medular. En su lugar, se observa una gran cantidad de trabéculas, como ocurre en otros tetrápodos marinos (Sheldon, 1997).

Mososauridae indet.

Vértebra. La misma corresponde a un individuo adulto (MUCPh-50) (figuras 1.7 y 7.1-7.4). Se ha efectuado un corte transversal del centro vertebral y parte del arco neural, casi a la altura de su cara articular

anterior. El tejido se halla muy bien preservado, con escaso grado de alteración. El hueso es compacto en la parte media del centro vertebral (figura 7.1), y poroso en la base de los procesos transversos y en la región periférica (figuras 7.2-7.4). Se observa una gran cantidad de *lacunae* dispuestas de manera caótica, algo arremolinadas. No se observan osteones primarios. El grado de vascularización es moderado. En la base del proceso transversal, los espacios intertrabeculares son alargados, y se disponen perpendicularmente al eje del proceso transversal, semejando un parénquima vegetal (figura 7.2). En la cara ventral del proceso transversal se observan grupos de fibras de Sharpey que se orientan dorsolateralmente. En MUCPh-36 (vértebra caudal del dinosaurio titanosaurio *Aeolosaurus*), también se observa en la base de los procesos transversos que los espacios intertrabeculares se orientan siguiendo el eje longitudinal del proceso transversal (Salgado, 2000). También en este último caso existen fibras de Sharpey sobre la parte ventral del proceso. Hay, posiblemente, una relación entre la disposición de dichas fibras y los espacios intertrabeculares con el proceso morfogénético del proceso transversal.

Vértebra. Pertenece a un individuo adulto (MUCPh-51) (figuras 1.8, 7.5, 7.6). Está mucho mejor preservada que la muestra anterior. Se ha efectuado un corte transversal de un fragmento de centro vertebral, correspondiente al sector periférico. Se distinguen aquí dos zonas claramente diferenciadas. En primer lugar un sector cortical, bien definido y muy vascularizado, formado por tejido compacto primario periosteal, con canales vasculares alargados, que no presentan una orientación preferencial (figura 7.5). Con un mayor aumento se observa una gran cantidad de *lacunae* globosas, con un escaso desarrollo de *canaliculi*. No se observan osteones secundarios ni espacios de reabsorción. La zona interna es por el contrario muy porosa, y está formada por trabéculas de tejido posiblemente secundario orientadas radialmente (figura 7.6). Las trabéculas son aparentemente avasculares, sin que se observe tejido intersticial.

Discusión

Storrs (1993), Wiffen *et al.* (1995), Hua y Buffrénil (1997), Sheldon (1997), entre otros autores, han demostrado que los tetrápodos adaptados secundariamente a la vida acuática presentan invariablemente modificaciones importantes en su microestructura ósea. En el caso de los cocodrilos marinos, por ejemplo, la ausencia de dichas modificaciones ha permitido a Hua y Buffrénil (1997) conjeturar que los teleosáuridos del género *Steneosaurus*, a diferencia de los metriorrínquidos, no eran formas completamente

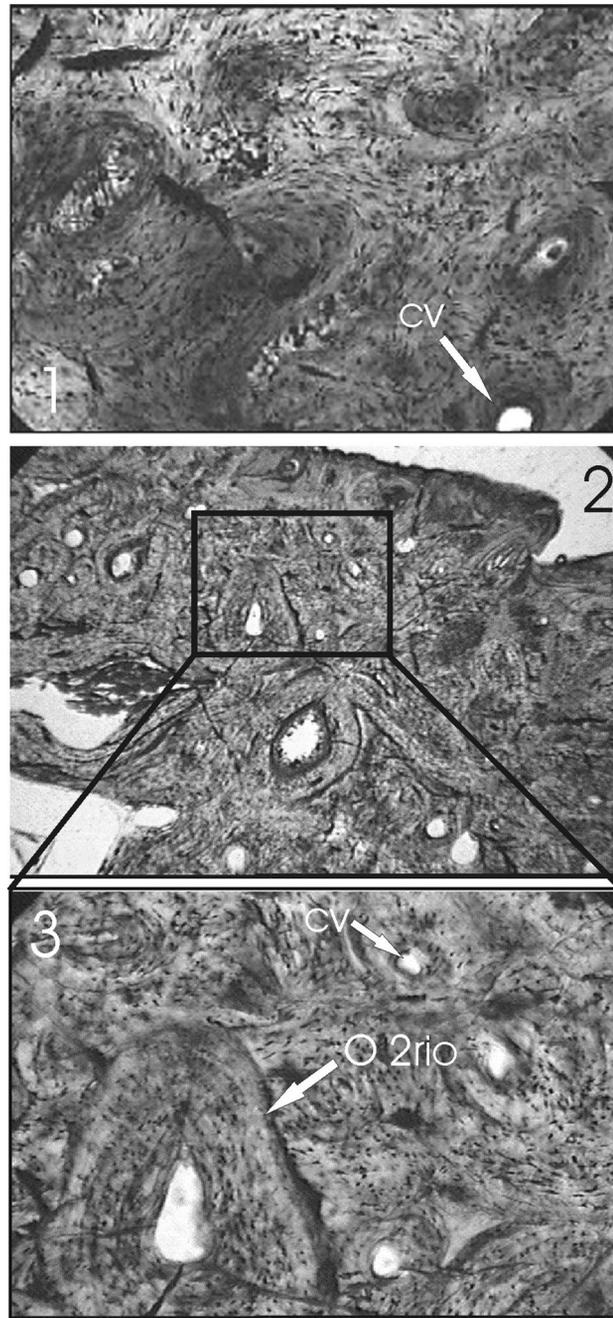


Figura 5. Elasmosauridae indet. 1-3, MUCPh-28, hueso de la cintura indeterminado (1,3=64X; 2=32X). **Abreviaturas:** cv, canales vasculares; O 2rio, osteones secundarios / *Elasmosauridae indet.* 1-3, MUCPh-28, indeterminable girdle bone (1,3=64X; 2=32X). **Abbreviations:** cv, vascular canals; O 2rio, secondary osteons.

marinas, sino de un estilo de vida similar al de algunos cocodrilos actuales, que sólo ocasionalmente incursionan en mar abierto. Según estos autores, los tetrápodos adaptados al ambiente marino pueden presentar dos diferentes tipos de organización histológica: el hueso pesado, compacto (paquiostótico/osteosclerótico/paquiosteosclerótico), o el hueso liviano o poroso (osteoporótico).

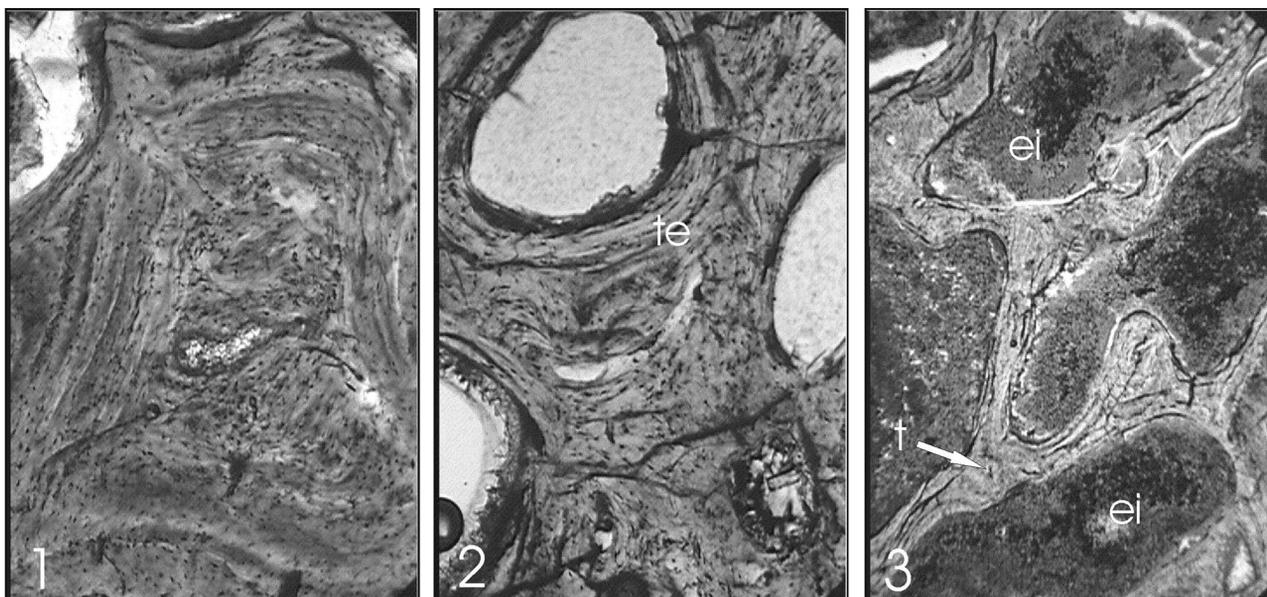


Figura 6. Elasmosauridae indet. 1-3, MUCPh- 27, corte transversal de extremo proximal de húmero (64X). Se observa que el grado de desarrollo del tejido esponjoso es mayor que en MUCPh-28. En 2 pueden observarse bandas de tejido endosteal tapizando internamente espacios medulares. **Abreviaturas:** ei, espacio intertrabecular; t, trabeculae, te, tejido endosteal / *Elasmosauridae indet.* 1-3, MUCPh- 27, transverse section of the proximal end of humerus (64X). It is observed that the development of cancellous bone is greater than in MUCPh-28. In 2, layers of endosteal bones surrounding the inner part of medular spaces can be observed. **Abbreviations:** ei, intertrabecular space; t, trabeculae; te, endosteal tissue.

Hua y Buffrénil (1997) y Ricqlès y Buffrénil (2001) han identificado tres procesos por los cuales pueden desarrollarse tejidos compactos en tetrápodos marinos: 1, la osteosclerosis, o compactación interna del hueso; 2, la paquiostosis, o hiperplasia de la corteza, y 3, la combinación de ambos, la paquiosteosclerosis. Ricqlès y Buffrénil (2001) explicaron que, en el caso de la paquiostosis, el hueso como órgano adquiere una morfología particular (por ejemplo, las costillas de los sirenios en forma de banana). En el caso de la osteosclerosis, por el contrario, las dimensiones externas del hueso no varían. Por lo general, paquiostosis y osteosclerosis se dan en organismos pobremente adaptados a la natación rápida y sostenida, los cuales normalmente viven en ambientes costeros. Ello se debe, posiblemente, a que los cuerpos relativamente compactos poseen una mayor inercia, por lo que el volumen pulmonar debería incrementarse para compensar la pérdida de flotabilidad, lo que a su vez produciría una disminución de la velocidad de natación. Los animales cuyos huesos están constituidos de tejido osteoporótico, por el contrario, estarían mejor preparados para la natación rápida (Buffrénil y Mazin, 1990), y tendrían un rango mayor de flotabilidad neutral (sin la demanda de un costo energético excesivo). Además, el aligeramiento del tejido óseo que implica la osteoporosis, aumentaría la capacidad de maniobrar en el agua, lo que sin duda resulta particularmente útil en animales que viven a grandes profundidades (Sheldon, 1997).

Según Wiffen *et al.* (1995), los plesiosaurios del Cretácico Tardío de Nueva Zelanda (asignados con dudas a *Mauisaurus*) exhiben dos tipos diferentes de organización histológica a lo largo de su ontogenia: durante la fase juvenil, muestran tejido osteosclerótico denso, en tanto que durante la fase adulta presentan mayormente tejido osteoporótico. [En el caso de los plesiosaurios juveniles, Ricqlès y Buffrénil (2001) han entendido que la osteosclerosis durante esa etapa se logra mediante una depositación excepcionalmente densa de hueso endosteal, el cual tiende a llenar las cavidades medulares]. Por esta razón Wiffen *et al.* (1995) interpretaron que los plesiosaurios neozelandeses habrían ocupado dos diferentes ecofases durante su ontogenia: los juveniles los ambientes costeros y los adultos el mar abierto.

En cuanto a los procesos evolutivos implicados en el desarrollo de los tejidos que caracterizan a los tetrápodos marinos, Ricqlès y Buffrénil (2001) han explicado que la osteosclerosis se habría desarrollado por neotenia (una retardación del proceso de osificación endocondral), en tanto que la paquiostosis lo habría hecho por post-desplazamiento (una terminación demorada del crecimiento a tasas levadas del hueso periosteal). En humanos, existe una enfermedad de los huesos conocida como osteopetrosis o "enfermedad de los huesos marmóreos", en la cual los procesos de reabsorción se retrasan con relación al crecimiento, produciendo el ensanchamiento de las diáfisis, al igual que en la paquiostosis experi-

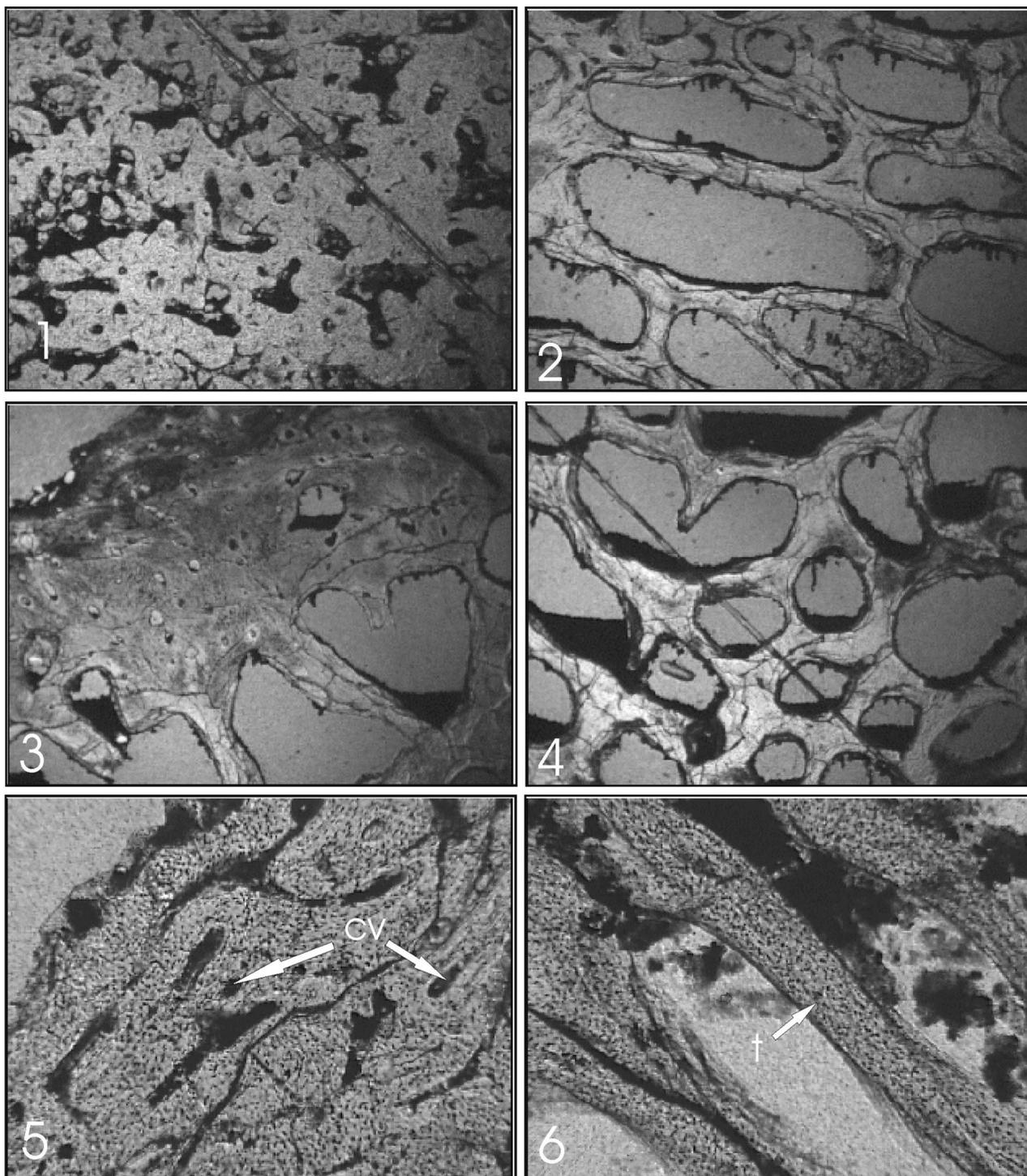


Figura 7. Mosasauridae indet. 1-4, MUCPh-50, fragmento de vértebra (32X). 5-6, MUCPh-51, fragmento de vértebra (64X). **Abreviaturas:** cv, canal vascular; t, trabeculae / *Mosasauridae indet.* 1-4, MUCPh-50, vertebral fragment (32X). 5-6, MUCPh-51, vertebral fragment (64X). **Abbreviations:** cv, vascular canals; t, trabeculae.

mentada por los tetrápodos acuáticos (Ham, 1967). Los procesos responsables de pedomorfosis (neotenia, aceleración y post-desplazamiento), además, podrían explicar otros rasgos de los reptiles acuáticos, como la morfología de la paleta, particularmente, la de los pro, meso y epipodiales (Caldwell, 1997), así

como también la fusión tardía de algunos elementos del esqueleto axial, como los arcos neurales y las costillas sacras y caudales. Siempre de acuerdo con Ricqlès y Buffrénil (2001), el aligeramiento del esqueleto que implica la osteoporosis sería un rasgo peramórfico, desarrollado como resultado de un pre-des-

plazamiento (se anticipa una etapa que es normal en individuos muy maduros). Además del aligeramiento del esqueleto, los plesiosaurios adultos exhiben otros rasgos peramórficos, como las barras pectoral y pélvica (Gasparini y Salgado, 2000; Storrs, 1993), la hiperfalangia, y el incremento en el número de vértebras cervicales.

Los distintos huesos del espécimen de plesiosaurio MUCPv-92 examinados en este trabajo presentan distintos grados de desarrollo de tejido compacto, siendo el grado de compactación ligeramente mayor en la vértebra (MUCPh-26) que en el húmero (MUCPh-27) o en la cintura pélvica (MUCPh-28). El tejido compacto de patrón arremolinado que se observa en MUCPh-10, MUCPh-28, MUCPh-27, es interpretado como tejido osteosclerótico, formado por la depositación excepcional del tejido endosteal. En algunos casos (MUCPh-27 y 28), el tejido osteosclerótico está asociado a sustitución haversiana.

Contrariamente, los huesos del ejemplar de plesiosaurio adulto de Salinas de Trapalcó (MUCPh-46 y MUCPh-47) presentan en general un buen desarrollo de hueso osteoporótico. En el caso de MUCPh-47 (corte transversal de una vértebra), debe tenerse en cuenta que el corte se ha practicado en una región próxima a la superficie articular del hueso, por lo que cabe esperar que hacia la parte interna del centro vertebral el grado de desarrollo del tejido esponjoso haya sido aún mayor. Estas diferencias sin duda obedecen a la diferente condición ontogenética de ambos especímenes: subadulto en el caso del individuo hallado en la localidad de Lago Pellegrini (MUCPv-92), adulto en el de Salinas de Trapalcó. Existe aún la posibilidad de que el plesiosaurio del lago Pellegrini haya presentado en su estado adulto una organización histológica excepcionalmente densa, aunque otros rasgos anatómicos observados en ejemplares asignables a la misma especie (MCS-4, MLP 71-II 13-1, Gasparini y Salgado, 2000), así como las caras articulares de las vértebras perfectamente planas, y la barra pélvica incompletamente fusionada, parecen corroborar su inmadurez. De todas formas, es necesario contar con un mayor número de ejemplares de plesiosaurios de distintas edades, sobre todo de individuos juveniles y completamente adultos.

Teniendo en cuenta la interpretación ecológica de Wiffen *et al.* (1995) y Sheldon (1997), es posible interpretar que el plesiosaurio del lago Pellegrini (MUCPv-92 y, por extensión, MCS-4 y MLP 71-II 13-1) poseía un rango de flotación neutral intermedio, lo que a su vez indica que el mismo habría frecuentado zonas de profundidad variable, aunque nunca muy profundas. Estas condiciones son las que, precisamente, se dan en la Formación Allen en el área de Lago Pellegrini: un ambiente litoral de baja energía

(una albufera) (Andreis *et al.*, 1974), o un estuario dominado por mareas (Casadío, 1998). En el caso del plesiosaurio de Salinas de Trapalcó (MML-3 y por extensión MML-4), su organización histológica sugiere, siempre de acuerdo con la interpretación de Wiffen *et al.* (1995), que ha habitado aguas más profundas. Y ésta es precisamente la situación que se da en la Formación Jágüel, en los sitios en donde MML-Pv 3 y MML-Pv 4 han sido hallados (un ambiente de plataforma medio "middle platform level") (Gasparini *et al.*, 2003).

En cuanto a los mosasaurios, no es mucho lo que puede decirse, debido a lo escaso del material analizado, y a que el único estudio histológico de mosasaurios realizado hasta la fecha estuvo basado en cortes transversales de costillas (Sheldon, 1997). De todos modos, puede verse, en el caso de MUCPh-50, que el tejido compacto se presenta en la parte interna, mientras que en el sector de los procesos transversos se observa una mayor proporción de tejido poroso. En MUCPh-51, en donde el corte se ha realizado aproximadamente a la altura de la mitad del cuerpo vertebral, el tejido compacto ocupa la parte externa, en tanto que la parte interna se presenta porosa. Es posible que ambos tipos de huesos, osteoporótico y osteosclerótico, se hallen repartidos de manera desigual en el esqueleto, en función de los procesos de remodelación interna y de la propia dinámica del crecimiento de estos animales.

Agradecimientos

V. de Buffrénil ha leído una versión preliminar del manuscrito. N. Bardet y M. de la Fuente han ofrecido una serie de sugerencias que han mejorado este trabajo. Este estudio ha sido parcialmente financiado por la Agencia de Promociones Científicas y Técnicas (PICT 8439) y por la Universidad Nacional de La Plata a través del programa de incentivos a la investigación.

Bibliografía

- Andreis, R., Iñiguez Rodríguez, A., Lluch, J. y Sabio, D. 1974. Estudio sedimentológico de las formaciones del Cretácico Superior del área del Lago Pellegrini (Pcia. de Río Negro, República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 29: 85-104.
- Buffrénil, V. de y Mazin J.-M. 1990. Bone histology of the ichthyosaurs: comparative data and functional interpretation. *Paleobiology* 16: 435-447.
- Caldwell, M.W. 1997. Modified perichondral ossification and the evolution of paddle-like limbs in ichthyosaurus and plesiosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 534-547.
- Casadío, S. 1998. Las ostras del límite Cretácico-Paleógeno de la cuenca Neuquina (Argentina). Su importancia bioestratigráfica y paleobiogeográfica. *Ameghiniana* 35: 449-471.
- Chinsamy, A. y Raath, M.A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Palaeontographia Africana* 29: 39-44.
- Cope, E. 1869. Synopsis of the extinct Bratrachia, Reptilia and Aves of North America. *Transactions of the American Philosophical Society* 14: 1-252.

- Farlow, J.O., Dodson, P. y Chinsamy, A. 1995. Dinosaur Biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 445-71.
- Fostowicz-Frelik, L. y Gazdzicki, A. 2001. Anatomy and Histology of plesiosaur bones from the Late Cretaceous of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeontologia Polonica* 60: 7-32.
- Gasparini, Z. y Goñi, R. 1985. Los plesiosaurios Cretácicos de América del Sur y del continente Antártico. 7º Congreso Brasileiro de Paleontología. Coletanea de Trabalhos Paleontológicos. *Serie Geología, Actas* 27: 55-63.
- Gasparini, Z. y Salgado, L. 2000. Elasmosauridos (Plesiosauria) del Cretácico Tardío del Norte de Patagonia. *Revista Española de Paleontología* 15: 13-21.
- Gasparini, Z., Salgado, L. y Casadío, S. 2003. Maastrichtian plesiosaurs from northern Patagonia. *Cretaceous Research* 24: 157-170.
- Gervais, P. 1853. Observations relatives aux reptiles fossils de France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris* 36: 374-377.
- Ham, A.W. 1967. *Histología*. Interamericana, Madrid, 959 pp.
- Hua, S. y Buffrénil, V. de. 1997. Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the *Thalattosuchia* (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 703-717.
- Padian, K. 1997. Physiology. En: P.J. Curie. y K. Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*, Academic Press, San Diego, pp. 552-557.
- 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. Geological Studies* 41: 25-71.
- Ricqlès, A. de. 1980. Tissue Structure of Dinosaur Bone. En: R.D.K. Thomas y E.C. Olson (eds.), *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. American Association for the Advancement of Science (AAAS) Selected Symposium Series 28: 103-139.
- Ricqlès, A. de y de Buffrénil, V. 2001. Bone Histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: where are we? En: J-M. Mazin y V. de Buffrénil (eds.), *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany, pp. 289-310.
- Salgado, L. 2000. [Paleobiología y Evolución de los Saurópodos Titanosauridae. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata. 300 pp. Inédito.].
- Sheldon, A. 1997. Ecological implications of Mosasaur bone microstructure. En: J. Callaway y E. Nicholls (eds), *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego, pp. 333-354.
- Storrs, G. W. 1993. Function and phylogeny in sauropterygians (Diapsida) evolution. *American Journal of Sciences* 293A: 63-90.
- Uliana, M.A. y Dellapé, D. 1981. Estratigrafía y evolución paleoambiental de la sucesión Maastrichtiana-Eoterciaria del Engolfamiento Neuquino (Patagonia Septentrional). 8º Congreso Geológico Argentino (San Luis), *Actas* 3: 673-711.
- Wiffen, J., de Buffrénil, V., de Ricqlès, A. y Mazin, J.-M. 1995. Ontogenetic evolution of bone structure in Late Cretaceous plesiosauria from New Zeland. *Geobios* 28: 625-640.
- Zinsmeister, W. 1982. Review of the Upper Cretaceous-Lower Tertiary sequence on Seymour Island, Antarctica. *Journal of the Geological Society* 139: 779-785.

Recibido: 28 de abril de 2005.

Aceptado: 11 de agosto de 2006.

Se agradece a la Subsecretaría de Cultura de Corrientes su colaboración
para la publicación del presente volumen