

NOTA PALEONTOLÓGICA

Consideraciones sobre la fenestra preantorbital en embriones de dinosaurios saurópodos del Cretácico de Patagonia

Rodolfo Andrés GARCÍA¹

Introducción

El clado Neosauropoda ha sido definido por Wilson y Sereno (1998) como el grupo que comprende a *Diplodocus* Marsh, *Saltasaurus* Bonaparte y Powell, y a todos los descendientes de su más reciente ancestro común, quedando comprendidos bajo esta definición los Diplodocoidea y los Macronaria. Uno de los caracteres diagnósticos sugerido por estos autores para Neosauropoda (Wilson y Sereno, 1998, carácter 74), o para *Jobaria* Sereno *et al.* + Neosauropoda por Wilson (2002, carácter 4), es la presencia de una abertura por delante de la fenestra antorbital. Originalmente, esta estructura (llamada fenestra preantorbital) fue identificada por Hatcher (1901) en *Diplodocus longus* Marsh como una perforación lateral del cráneo, ubicada rostroventralmente con relación a la fenestra antorbital, la cual por lo general posee un mayor tamaño. En ese mismo trabajo, este autor refiere que dicha estructura no se halla presente en ningún otro saurópodo. Holland (1906, p. 230), por su parte, observa esta abertura en el cráneo de *Diplodocus carnegii* Hatcher, describiéndola como un foramen mesial del maxilar, coincidiendo con Hatcher (1901) en que ningún otro género de dinosaurios la posee. Berman y McIntosh (1978), a su vez, reconocen la existencia de una fenestra preantorbital en *Apatosaurus* Marsh y *Diplodocus*, considerándola exclusiva de estos taxones. Posteriormente, Upchurch (1999) utiliza este mismo carácter, que considera sinapomórfico de los diplodócidos, para incluir a *Nemegtosaurus* Nowinski en esa familia de saurópodos. Sin embargo, Wilson y Sereno (1998) advirtieron que la presencia de una fenestra preantorbital no es condición exclusiva de los diplodócidos, sino de una más amplia variedad de neosaurópodos, además de los diplodócidos. En efecto, entre los macronarios, el grupo hermano de los diplodocoideos (grupo que contiene a los diplodócidos), la fenestra preantorbital ha sido reconocida

en *Brachiosaurus* Riggs, y en un ejemplar subadulto de *Camarasaurus* Cope, (Wilson y Sereno, 1998, figs. 8 y 7 respectivamente). También se encuentra entre los titanosaurios; como se mencionó, *Nemegtosaurus* [hoy reinterpretado como un titanosaurio (Salgado y Calvo, 1997; Wilson y Sereno, 1998; Curry Rogers y Forster, 2001, 2004; Taylor y Naish, 2005; Wilson, 2002, 2005)], también presenta una fenestra preantorbital. En la descripción original del género, la fenestra preantorbital de *Nemegtosaurus* es designada como un "foramen infraorbital" (Nowinski, 1971, p. 61, figs. 1, 2), aunque no se reconoce una relación con el "foramen preorbital accesorio", nombre que da Nowinski (1971, p. 59) a la fenestra preantorbital de los diplodócidos.

Una fenestra preantorbital se halla también presente en el titanosaurio *Rapetosaurus krausei* Curry Rogers y Forster (Curry Rogers y Forster, 2004), aunque no muy bien preservada. Estos autores además mencionan la presencia de la fenestra preantorbital en un titanosaurio del Cretácico Superior de la provincia del Chubut, Argentina, aunque en la breve descripción que Martínez (1998) ha brindado de estos materiales, no se menciona dicha estructura.

En los embriones de titanosaurios de Auca Mahuevo (provincia del Neuquén, Argentina), provenientes de la Formación Anacleto (Cretácico Superior), Chiappe *et al.* (2001) señalan en su fig. 1A-B, una fenestra preantorbital (indicada como "paf"), aunque la misma no es mencionada en el texto. Posteriormente, Salgado *et al.* (2005, figs. 1, 2, 4) localizan la fenestra preantorbital, en esos mismos materiales, sobre el margen inferior del cráneo, precisamente en el sector indicado por Chiappe *et al.* (2001) en su figura 1.

La presente nota tiene por objeto rectificar la previa localización de la fenestra preantorbital en los embriones de saurópodos de Auca Mahuevo, a partir de observaciones sobre nuevos materiales. De igual modo, se establecen precisiones sobre determinadas estructuras embrionarias mencionadas por Salgado *et al.* (2005), en especial aquellas observadas en el maxilar. La sigla CM corresponde al Carnegie Museum of Natural History de Pittsburgh. MCF-PVPH corresponde a la colección de paleovertebra-

¹Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue, Buenos Aires 1400, 8300 Neuquén, Argentina
rgarcia@uncoma.edu.ar

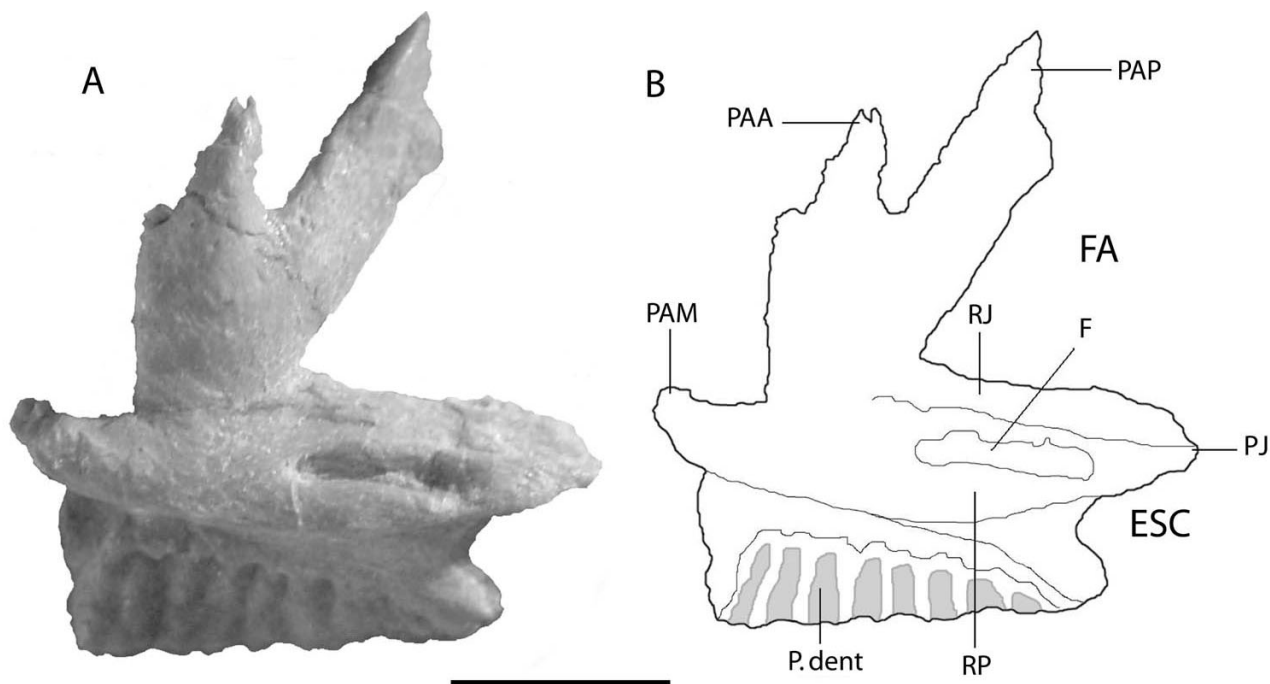


Figura 1. MCF-PVPH-679. Maxilar derecho en vista medial / *right maxilla in medial view*, **A**, fotografía / *photograph*, **B**, dibujo interpretativo / *interpretative drawing*. Escala / *scale*: 5 mm. ESC, escotadura / *notch*; F, foseta / *hole*; FA, fenestra antorbital / *antorbital fenestra*; PAA, proceso ascendente anterior / *anterior ascending process*; PAM proceso anteromedial / *anteromedial process*; PAP, proceso ascendente posterior / *posterior ascending process*; P. dent, porción dentígera / *dentigerous portion*; PJ, proceso jugal / *palatine shelf*.

dos del Museo "Carmen Funes" de Plaza Huincul, en donde se encuentran depositados todos los materiales embrionarios provenientes de Auca Mahuevo.

Descripción

Las siguientes descripciones fueron hechas en base a los siguientes materiales. CM 11338, MCF-PVPH-250, MCF-PVPH-263, MCF-PVPH-272, MCF-PVPH-653, MCF-PVPH-659, MCF-PVPH-664, MCF-PVPH-679, MCF-PVPH-693, MCF-PVPH-704.

El maxilar, uno de los huesos más robustos del cráneo, ocupa buena parte de la región preorbitaria o rostral del mismo (como puede observarse en MCF-PVPH-263, MCF-PVPH-272). Este hueso se compone de un cuerpo principal, de aspecto compacto, del cual parten tres procesos principales. El primero, que llamaremos proceso ascendente posterior (PAP), solo se preservó de manera casi completa en MCF-PVPH-250 y MCF-PVPH-664. El PAP es el más desarrollado de los tres procesos maxilares. Forma el límite rostral de la fenestra antorbital, y posee una inclinación caudodorsal de unos 60° a 65° con respecto al eje horizontal, contactando dorsalmente con el extremo dorsal del lacrimal. Este último elemento, a su vez, inclina rostradorsalmente, contribuyendo a formar la esquina dorsal de la fenestra antorbital. Por lo tanto, el PAP sería homólogo de la estructura adulta registra-

da en otros saurópodos llamada "proceso nasal" por Madsen *et al.* (1995), "rama ascendente" por Witmer (1997), o "proceso ascendente" por Curry Rogers y Forster (2004).

El proceso ascendente anterior (PAA) es más corto que el posterior, y puede observarse más claramente en vista medial. El PAA inclina con un ángulo de 80° a 85° con respecto al eje horizontal. Ambos procesos (PAP y PAA) parten desde el margen rostroventral de la fenestra antorbital (figura 1), divergiendo entre sí con un ángulo de 15° a 20°, como puede observarse claramente en los especímenes MCF-PVPH-679, MCF-PVPH-659, MCF-PVPH-693 y MCF-PVPH-250. De acuerdo con Salgado *et al.* (2005), el PAA correspondería al piso de la fosa narial del cráneo adulto.

El proceso jugal, o "proceso dorsal" de Salgado *et al.* (2005), es horizontal, y se encuentra dirigido caudalmente. Este proceso posee en su sector dorsomedial una estructura a modo de repisa (denominada aquí "repisa jugal"), claramente observable en MCF-PVPH-653, MCF-PVPH-664 y MCF-PVPH-679), a lo largo de toda su extensión, sobre la cual articula el proceso maxilar del jugal. Ambos procesos (proceso jugal del maxilar y proceso maxilar del jugal) conforman una barra ósea que cierra ventralmente la fenestra antorbital y limita dorsalmente una escotadura maxilar, como se verá más adelante (figura 2).

Entre la "repisa jugal" y el margen dentígero dor-

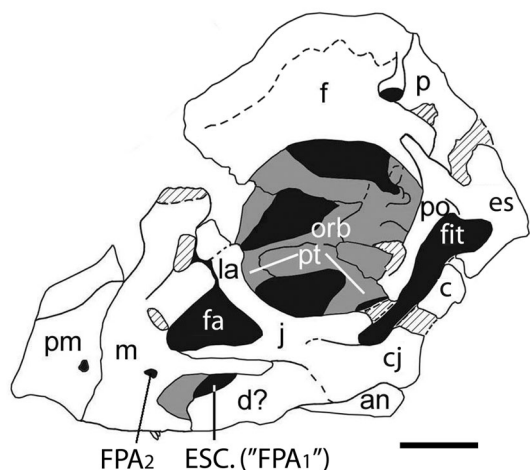


Figura 2. Modificada de Salgado *et al.* (2005). Cráneo de embrión de *Titanosauria* sp. indet. (MCF-PVPH-263), mostrando las diferentes interpretaciones de la fenestra preantorbital: ESC. ("FPA1"), interpretación de Chiappe *et al.* (2001, fig. 1) y Salgado *et al.* (2005, figs. 1, 2, 4.B-C-F y 6.C); / modified from Salgado *et al.* (2005). Embryonic titanosaur sp. indet. skull (MCF-PVPH-263), showing the different interpretations of the preantorbital fenestra: ESC. ("FPA1"), Chiappe *et al.*'s (2001) figure 1 y Salgado *et al.*'s (2005) figures 1, 2, 4.B-C-F and 6.C, interpretation; FPA 2, nueva interpretación ofrecida en este trabajo / new interpretation given in this work. Escala / Scale: 5 mm. an, angular / angular; c, cuadrado / quadrate; cj, cuadrado jugal / quadratojugal; d, dentario / dentary; es, escamoso / squamosal; esc, escotadura / notch; f, frontal / frontal; fa, fenestra antorbital / antorbital fenestra; fit, fenestra infratemporal / infratemporal fenestra; j, jugal / jugal; la, lacrimal / lacrimal; m, maxilar / maxilla; orb / orb, órbita / orbit; p, parietal / parietal; pm, premaxilar / premaxilla; po, postorbital / postorbital; pt, pterigoides / pterygoid.

sal del maxilar, se observa en vista medial (figura 1) una foseta acanalada, que posiblemente corresponda al "canal palatal" mencionado por Wilson (2005) en *Nemegtosaurus mongoliensis*. Esta foseta acanalada, claramente visible en MCF-PVPH-250, MCF-PVPH-653, MCF-PVPH-664, MCF-PVPH-679 y MCF-PVPH-704, se profundiza hacia su extremo rostral, perforando oblicuamente el cuerpo del maxilar.

En vista lateral (MCF-PVPH-263, MCF-PVPH-664), el maxilar presenta una modesta abertura subcircular de posición coincidente con la foseta acanalada mencionada, de posición medial. Esta abertura subcircular se interpreta aquí como la fenestra preantorbital del cráneo adulto, y la foseta acanalada como la expresión medial de esa misma perforación. La abertura lateral del maxilar (la fenestra preantorbital), se ubica en una posición rostral con relación a su expresión medial (la foseta acanalada), como consecuencia de la oblicuidad de la perforación del cuerpo del maxilar. Lateralmente, la fenestra preantorbital se ubica ventralmente con relación a la esquina anteroventral de la fenestra antorbital, ocupando una posi-

ción similar a la que se observa en otros neosaurópodos adultos (Berman y McIntosh, 1978; Wilson y Sereno, 1998; Upchurch, 1999; Wilson, 2005), excepto quizá en *Rapetosaurus krausei*, en donde la fenestra preantorbital es completamente sobrepasada por el margen anterior de la fenestra antorbital, condición que Curry Rogers y Forster (2001, 2004), han interpretado como una elongación de dicha estructura, más que como un desplazamiento hacia atrás de la fenestra preantorbital. Esta particular relación entre las fenestras antorbital y preantorbital fue considerada una autapomorfía por Curry Rogers y Forster (2004) para *Rapetosaurus krausei*.

El piso de la foseta acanalada medial de los embriones de Auca Mahuevo se extiende hacia atrás más allá de sus límites, desarrollándose en forma paralela al proceso jugal del maxilar. El reborde medial que resulta de ese desarrollo, corresponde probablemente a la "repisa palatina", identificada como "palatine shelf" en *Camarasaurus lentus* Marsh (White, 1958; Madsen *et al.*, 1995) y en *Brachiosaurus* (Janensch, 1935-36; Carpenter y Tidwell, 1998), como "palatal shelf" en *Rapetosaurus krausei* (Curry Rogers y Forster, 2004; Wilson, 2005), o como "processus palatinus" en los embriones de los titanosaurios de Auca Mahuevo (Salgado *et al.*, 2005). Solapado a la "repisa palatina" habría articulado el palatino; ambos constituirían la esquina lateral del paladar.

Como se mencionó, el proceso jugal del maxilar constituye el límite dorsal de una profunda escotadura maxilar. Esa escotadura fue correctamente interpretada como una mera excavación ventral del cráneo por Chiappe *et al.* (2001, aunque indicada en la figura 1 como fenestra preantorbital, "paf"), y luego malinterpretada como fenestra preantorbital por Salgado *et al.* (2005, figs. 1, 2, 4.B-C-F y 6.C). Como reconocen Chiappe *et al.* (2001), la escotadura maxilar coincide con el excavado margen ventral del cráneo, a la altura de la región orbital, que se observa en los cráneos adultos de algunos titanosaurios, como *Rapetosaurus krausei* (Curry Rogers y Forster, 2001, fig. 1; 2004, fig. 1), y *Nemegtosaurus mongoliensis* (Nowinski, 1971, fig. 1; Upchurch, 1999, fig. 2.A; Wilson, 2005, fig. 16.A), aunque en esta última especie es menos pronunciada (figura 3).

Discusión y conclusión

En aquellos neosaurópodos en los cuales la fenestra preantorbital ha sido identificada, ésta siempre se ubica en la porción rostral del cráneo, en una posición rostroventral con relación a la fenestra antorbital [excepto, como se dijo, en *Rapetosaurus krausei* (Curry Rogers y Forster, 2001, 2004)], en donde es sobrepasada rostródorsalmente por una fenestra antorbital

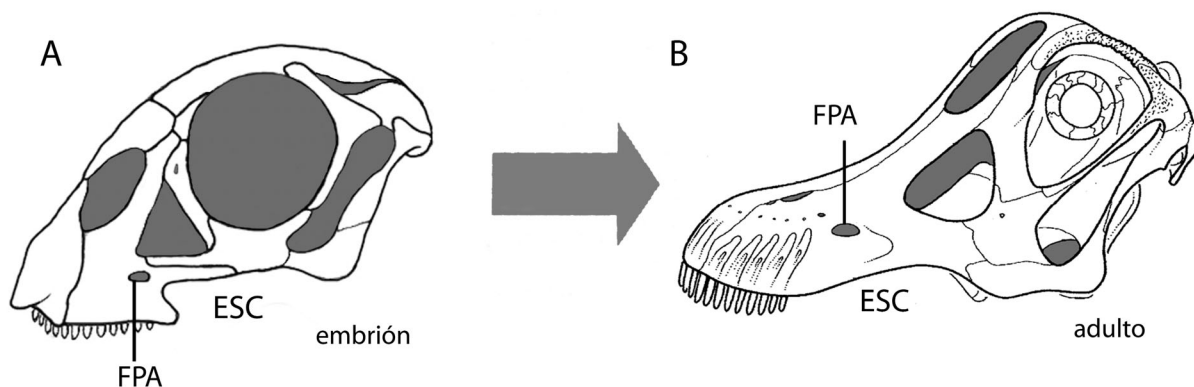


Figura 3. Modificada de Salgado *et al.* (2005) y Wilson (2005). Cambios ontogénicos en el cráneo de un titanosaurio. El cráneo del embrión está basado en los embriones de Auca Mahuevo **A**, y *Nemegtosaurus* adulto **B**. Note la ampliación de los límites en la escotadura y la fenestra preantorbital siempre queda limitada por el cuerpo principal del maxilar. ESC, escotadura; FPA, fenestra preantorbital / modified from Salgado *et al.* (2005) and Wilson (2005). Ontogenetic changes in titanosaur skull. The titanosaurian skulls are based on the embryos from Auca Mahuevo **A**, and *Nemegtosaurus* adult **B**. Note the amplification of the limits of the notch and always preantorbital fenestra limited by the main body of the maxilar. ESC, notch; FPA, preantorbital fenestra.

autapomórficamente elongada]. En los embriones de Auca Mahuevo, la fenestra preantorbital está representada por una pequeña abertura rostral, ubicada dorsalmente con respecto a la porción alveolar del maxilar, aproximadamente entre el tercer y cuarto alveolo maxilar.

Salgado (1999) sugirió que la apertura de la fenestra preantorbital [proceso que supone vinculado con la aparición de los procesos palatinos ("palatine processes") del maxilar], habría inhibido el crecimiento de los dientes maxilares posteriores del maxilar en *Diplodocus*. Lo observado en los embriones de Auca Mahuevo no avala esa idea, debido a que, en estos últimos, el margen dentífero se extiende bien por detrás del límite posterior de esa perforación craneana. Sin embargo, no es improbable en definitiva que en etapas ontogenéticas tardías los dientes hayan sido reubicados en una porción más rostral del maxilar, quizá como resultado de una reestructuración en la escotadura maxilar (figura 3).

La condición que Salgado *et al.* (2005) interpretaron erróneamente como fenestra preantorbital (excepto en su figura 4.A, en donde se la indica correctamente), no es sino una mera escotadura ventral del maxilar, como Chiappe *et al.* (2001) reconocieron en un principio. Posiblemente, esa escotadura haya permanecido, aunque modificada, al menos en ciertos titanosaurios adultos (e.g., *Rapetosaurus krausei* y *Nemegtosaurus mongoliensis*).

Wilson y Sereno (1998) han sugerido la existencia de una conexión directa de la fenestra preantorbital por medio de un corto canal con el espacio antorbital, a través de la superficie dorsal de la "palatal shelf" (según estos autores, el canal pudo haber alojado una extensión neumática del seno antorbital); esto es, dorsalmente con relación al techo del paladar. Si la interpretación que dan Salgado *et al.* (2005) de la fe-

nestra preantorbital fuese correcta, el canal postero-medial que comunica con el espacio antorbital al que hacen referencia Wilson y Sereno (1998) debería haber atravesado el techo de la cavidad bucal, lo que no parece registrarse en ningún otro saurópodo. En cambio, la interpretación que aquí se da es perfectamente coincidente con las relaciones de la conexión mencionada por Wilson y Sereno (1998).

White (1958) observó en el maxilar de *Camarasaurus lentus* en una vista medial, la existencia de un "posterior alveolar foramen". El foramen se encuentra entre el margen dorsal de la "repisa palatina" y por debajo de la base que constituye la articulación entre el maxilar y el lacrimal. La posición del "posterior alveolar foramen" descrito por White (1958) es similar a la foseta acanalada observada en los embriones de Auca Mahuevo, y que es aquí interpretada como la expresión medial de la fenestra preantorbital. El foramen descrito en *Camarasaurus lentus* es interpretado por White (1958) como un ducto por el cual pasaban la arteria maxilar y el nervio alveolar superior.

De acuerdo con lo observado en los embriones de titanosaurios de Auca Mahuevo, la fenestra preantorbital se encuentra desde temprano en la ontogenia completamente encerrada por el cuerpo principal del maxilar. De este modo, los cambios ontogénicos no involucrarían un cierre de la fenestra preantorbital por parte del proceso maxilar y el proceso rostral del cuadradojugal (contra Salgado *et al.*, 2005), sino justamente el proceso inverso; esto es, una ampliación de los límites de la escotadura ventral hasta abarcar la mayor parte del límite inferior del cráneo, como puede verse en los titanosaurios adultos *Nemegtosaurus* (Nowinski, 1971; Upchurch, 1999; Wilson, 2005) y *Rapetosaurus* (Curry Rogers y Forster, 2001, 2004).

Madsen *et al.* (1995, p. 9) sugirieron que el "foramen maxilar anterior" presente en *Camarasaurus* correspondería a la fenestra preantorbital de *Diplodocus*. Wilson y Sereno (1998) y Wilson (2002) propusieron que estas dos aberturas son estructuras diferentes; ambas se encuentran presentes en un ejemplar juvenil de *Camarasaurus* (CM 11338), mientras que la fenestra preantorbital puede estar reducida o ausente en los adultos.

En definitiva, a pesar de que una fenestra preantorbital se halla indudablemente presente en las formas adultas de algunos saurópodos, incluyendo algunos titanosaurios (como *Nemegtosaurus* y *Rapetosaurus*), no es posible conocer si esa abertura persistía en el cráneo adulto de los titanosaurios de Auca Mahuevo. Con respecto al resto de los neosauropodos, es posible que haya permanecido en algunos taxones, mientras que en otros se haya reducido o desaparecido por completo, como en *Euhelopus* (Mateer y McIntosh, 1985; Wilson, 2002).

Agradecimientos

Agradezco a L. Salgado por la lectura crítica del manuscrito; a Jeffrey A. Wilson por la revisión del manuscrito y la contribución de importantes comentarios. También a R. Coria del Museo "Carmen Funes" de Plaza Huincul, por permitirme el acceso a la colección, y a M. Alegría por la preparación de los materiales.

Bibliografía

- Berman, D.S. y McIntosh, J.S. 1978. Skull and relationships of the Upper Jurassic sauropod *Apatosaurus* (Reptilia, Saurischia). *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 8: 1-35.
- Carpenter, K. y Tidwell, V. 1998. Preliminary description of a *Brachiosaurus* skull from Felch quarry 1, Garden Park, Colorado. En: K. Carpenter, D.J. Chure y J.I. Kirkland (eds.), *The Upper Jurassic Morrison Formation: An Interdisciplinary Study. Part 2 Modern Geology* 23: 69-84.
- Chiappe, L.M., Salgado, L. y Coria, R.A. 2001. Embryonic skulls of titanosaur sauropod dinosaur. *Science* 293: 2444-2446.
- Curry Rogers, K.A. y Forster, C.A. 2001. The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature* 412: 530-543.
- Curry Rogers, K.A. y Forster, C.A. 2004. The skull of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 121-144.
- Hatcher, J.B. 1901. *Diplodocus* (Marsh), its osteology, taxonomy and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoirs Carnegie Museum*. 1: 1-64.
- Holland, W.J. 1906. The osteology of *Diplodocus* (Marsh). *Memoirs Carnegie Museum* 2: 225-278.
- Janensch, W. 1935-36. Die Schadel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaeontographica* (Supplement 7) 2: 147-298.
- Madsen, J.R., McIntosh, J.S. y Berman, S.D. 1995. Skull and atlas-axis complex of the upper Jurassic Sauropod *Camarasaurus* Cope (Reptilia: Saurischia). *Bulletin Carnegie Museum of Natural History* 31: 1-115.
- Martínez, R. 1998. An articulated skull and neck of Sauropoda (Dinosauria: Saurischia) from the Upper Cretaceous of Central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18, Supplement number 3: 61A.
- Mateer, N.J. y McIntosh, J.S. 1985. A new reconstruction of the skull of *Euhelopus Zdanskyi* (Saurischia: Sauropoda). *Bulletin Geological Institutions, University Uppsala* 11: 125-132.
- Nowinski, A. 1971. *Nemegtosaurus mongoliensis* n. gen., n. sp. (Sauropoda) from the uppermost Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologica Polonica* 25: 57-81.
- Salgado, L. 1999. The macroevolution of the Diplodocimorpha (Dinosauria; Sauropoda): a developmental model. *Ameghiniana* 36: 203-216.
- Salgado, L. y Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. II The cranial evidence. *Ameghiniana* 34: 33-48.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Chiappe, L.M. 2005. Osteology of the sauropod embryos from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Acta Palaeontologica. Polonica* 50: 79-92.
- Taylor, M.P. y Naish, D. 2005. The phylogenetic taxonomy of Diplodocoidea (Dinosauria: Sauropoda). *PaleoBios* 25: 1-7.
- Upchurch, P. 1999. The phylogenetic relationships of the Nemegtosauridae (Saurischia, Sauropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 106-125.
- White, T.E. 1958. The braincase of *Camarasaurus lentus* (Marsh). *Journal of Paleontology* 32: 477-493.
- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 217-276.
- Wilson, J.A. 2005. Redescription of the Mongolian sauropod *Nemegtosaurus mongoliensis* Nowinski (Dinosauria: Saurischia) and comments on Late Cretaceous Sauropod diversity. *Journal of Systematic Palaeontology* 3: 283-318.
- Wilson, J.A. y Sereno, P.C. 1998. Early Evolution and Higher-level Phylogeny of Sauropod Dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18, Supplement number 2: 1-68.
- Witmer, L.M. 1997. The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 1-73.

Recibido: 6 de octubre de 2005.

Aceptado: 8 de junio de 2006.