

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PATAGONIA SAN JUAN BOSCO  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y DE LA SALUD**



**Ciclo Superior de la Licenciatura en Ciencias Biológicas**

**Tesis de grado**

**RECONSTRUCCIÓN MUSCULAR DEL MIEMBRO POSTERIOR EN DOS  
DINOSAURIOS TERÓPODOS DEL CENTRO SUR DE LA PROVINCIA  
DE CHUBUT**

**Alumna:**

**Julieta Lucía Caglianone**

**Director:**

**Lucio Manuel Ibiricu**

**Co-director:**

**Gabriel Andrés Casal**

**Asesora:**

**Carolina Mutti**

**2024**

## ÍNDICE

Resumen .....	3
1. INTRODUCCIÓN .....	4
A. CONTEXTO SISTEMÁTICO .....	5
B. CONTEXTO GEOLÓGICO .....	15
Formación Bajo Barreal (Cenomaniano temprano – Turoniano tardío)	16
Antecedentes paleontológicos y paleobiológicos de vertebrados de la Formación Bajo Barreal	18
2. OBJETIVOS .....	19
Objetivo general	19
Objetivos específicos	19
3. MATERIALES Y MÉTODOS .....	20
Consideraciones éticas	27
4. RESULTADOS .....	28
A. CORRELATOS ÓSEOS .....	28
B. ANATOMÍA BLANDA .....	43
Niveles de inferencia	62
5. DISCUSIÓN .....	67
A. CONSIDERACIONES METODOLÓGICAS Y LIMITACIONES .....	67
B. CAMBIOS EVOLUTIVOS: de cocodrilos a aves y su relación con los dinosaurios estudiados (diferencias musculares y funcionales) .....	67
6. CONCLUSIÓN .....	72
7. AGRADECIMIENTOS .....	73
8. BIBLIOGRAFÍA .....	75

## RESUMEN

La reconstrucción muscular en vertebrados fósiles, particularmente en dinosaurios no avianos, se basa en la identificación de correlatos óseos como son las rugosidades, crestas y surcos. Los cuales, generalmente se asocian a inserciones de tejidos blandos principalmente la musculatura. Las reconstrucciones permiten inferir la disposición y función probable de los músculos mediante el método conocido como el *Extant Phylogenetic Bracket* (EPB). Este método, se basa en la inferencia de tejidos blandos presentes en los dos extremos actuales de arcosaurios, en cocodrilos y aves como representantes modernos de linajes relacionados a los dinosaurios en general y a los terópodos en particular.

La presente tesis tiene como objetivo principal reconstruir, por primera vez en dinosaurios terópodos del centro sur de Chubut, la musculatura del miembro posterior de dos dinosaurios terópodos: *Aniksosaurus darwini* y *Xenotarsosaurus bonapartei*. Los materiales fósiles, provienen de la Formación Bajo Barreal (Cenomaniano temprano - Turoniano tardío), Cretácico Superior de la Cuenca del Golfo San Jorge, Patagonia, Argentina, y están resguardados en la Colección de Paleovertebrados del Repositorio Dr. Eduardo Musacchio dependiente de la FCNyCS (UNPSJB).

Los resultados obtenidos incluyeron la identificación de veintiocho músculos para *Aniksosaurus darwini* y treinta para *Xenotarsosaurus bonapartei*. Además, se revelaron diferencias anatómicas y funcionales entre ambos terópodos, relacionadas con su posición sistemática y probablemente con su comportamiento. El abelisáurido *Xenotarsosaurus bonapartei*, presentó características vinculadas a una locomoción cursorial asociada a formas más robustas, donde se destaca la resistencia y fuerza. Por otro lado, el coelurosaurio *Aniksosaurus darwini*, mostró adaptaciones con habilidades cursoriales que sugieren una mayor agilidad y velocidad en el desplazamiento.

Finalmente, la información obtenida en esta tesis relacionada con la identificación y morfología de los correlatos óseos y los posibles músculos relacionados a estos constituye una importante fuente de conocimiento para extrapolar estos resultados a otros representantes de Abelisauridae y Coelurosauria.

**Palabras clave:** *Aniksosaurus darwini*, *Xenotarsosaurus bonapartei*, reconstrucción muscular, paleobiología.

# RECONSTRUCCIÓN MUSCULAR DEL MIEMBRO POSTERIOR EN DOS DINOSAURIOS TERÓPODOS DEL CENTRO SUR DE LA PROVINCIA DE CHUBUT

Julieta Lucía Caglianone

## 1. INTRODUCCIÓN

La reconstrucción muscular en animales extintos, como son los dinosaurios no avianos, es un procedimiento metodológico que se basa en inferir la disposición espacial de los músculos que los constituían. Así también, información relacionada con la morfología, dimensiones o funcionamiento de estos (Carrano y Hutchinson, 2002). Para llevar a cabo esta reconstrucción se realizan análisis detallados de la anatomía ósea preservada en los fósiles y diferentes comparaciones de esta, con especies actuales relacionadas sistemáticamente (Witmer, 1995; ver sección 3: materiales y métodos). En general, en la anatomía ósea aparecen estructuras, denominadas correlatos óseos, como fosas, crestas, rugosidades, estriaciones y surcos que se relacionan al desarrollo de tendones, aponeurosis, o inserciones musculares directas. También, es posible identificar patrones de distribución nerviosa, marcas de cartílago y otras estructuras anatómicas relevantes. Incluso, existen fósiles con preservación excepcional, en los cuales se conservan tejidos blandos, como pueden ser tendones mineralizados que ofrecen detalles adicionales y contribuyen a una reconstrucción más precisa (Schweitzer, 2011).

La información que brindan estas reconstrucciones ayuda a comprender mejor la biomecánica, la locomoción y el comportamiento de diversos vertebrados extintos. Además, parte de la relevancia de dichos estudios es que pueden ayudar a entender y registrar ciertas tendencias evolutivas (Hutchinson, 2002; Ibiricu *et al.*, 2013b, Cerroni *et al.*, 2024). Un ejemplo ocurre con los dinosaurios terópodos, donde un grupo dentro de este clado ha experimentado una serie de modificaciones anatómicas hasta experimentar una transición evolutiva hacia las aves modernas (Ostrom, 1976; Apesteguía y Ares, 2010; Naish, 2011). Estos cambios graduales han quedado conservados en diferentes restos fósiles de especies ancestrales de dicho linaje a lo largo del tiempo. Algunos de estos cambios implican variaciones en la forma y disposición de los músculos, que se relacionaron con adaptaciones para un mejor desplazamiento y el desarrollo del vuelo (Hutchinson, 2006).

La presente tesis de grado pretende llevar a cabo la reconstrucción muscular de los miembros posteriores de dos dinosaurios terópodos hallados en rocas del Cretácico Superior de la Cuenca del Golfo San Jorge (CGSJ), siendo estos: *Aniksosaurus darwini*

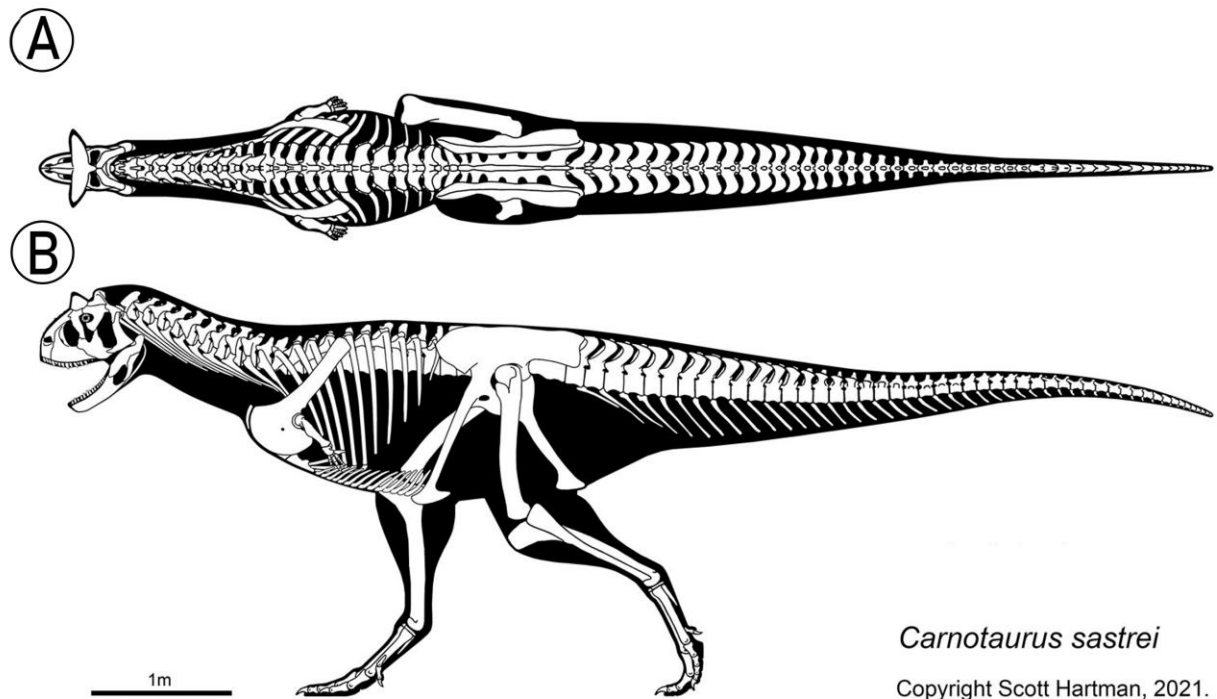
(Martínez y Novas, 2006) y *Xenotarsosaurus bonapartei* (Martínez *et al.*, 1986). Aunque la morfología, sistemática, tafonomía y ciertos aspectos de la paleobiología de ambos terópodos son conocidos a partir de estudios abordados desde el Laboratorio de Paleontología de Vertebrados "Dr. Rubén Martínez" (LPVRM), la anatomía blanda y especialmente la musculatura, es prácticamente desconocida hasta el momento.

A pesar del aumento en las reconstrucciones de tejidos blandos en dinosaurios terópodos en general en los últimos años, este tipo de estudios siguen siendo escasos o se han centrado principalmente en formas típicas del hemisferio norte (Carrano y Hutchinson, 2002; Smith, 2021, 2023, entre otros). Sin embargo, recientemente Cerroni *et al.* (2024) realizó la reconstrucción de tejidos blandos del miembro posterior del abelisáurido sudamericano *Skorpiovenator bustingorryi* (un terópodo relacionado evolutivamente con *Xenotarsosaurus*).

Por lo tanto, la relevancia de esta tesis radica en que la reconstrucción o inferencia de los tejidos blandos, especialmente la musculatura, de estos dos dinosaurios permitirá extrapolar los resultados a otros terópodos sudamericanos dentro de sus respectivos clados. Además, posibilitará la comparación entre estos dos taxones, que habrían estado entre los principales depredadores durante el Cretácico en la Patagonia central. Esta comparación, entre otros aspectos, es importante debido a su diferente posición sistemática dentro de Theropoda y a las diferencias en tamaño y comportamiento

## **A. CONTEXTO SISTEMÁTICO**

Los terópodos, o "pie de bestia" según su etimología, conforman un grupo de animales mesozoicos sistemáticamente posicionados dentro de Saurisquia. Según Sereno (1998), son "*todos los saurisquios más cercanamente relacionados con *Megalosaurus bucklandii* y *Passer domesticus* que con *Diplodocus longus**". Los terópodos se caracterizan por una articulación cráneo-mandibular con una notable flexibilidad en la mordida, dientes con bordes aserrados y ojos orientados hacia adelante, lo que les habría proporcionado una visión estereoscópica útil para la caza. Sus huesos están altamente neummatizados, y poseen bipedalismo con extremidades posteriores bien robustas (Fig. 1).



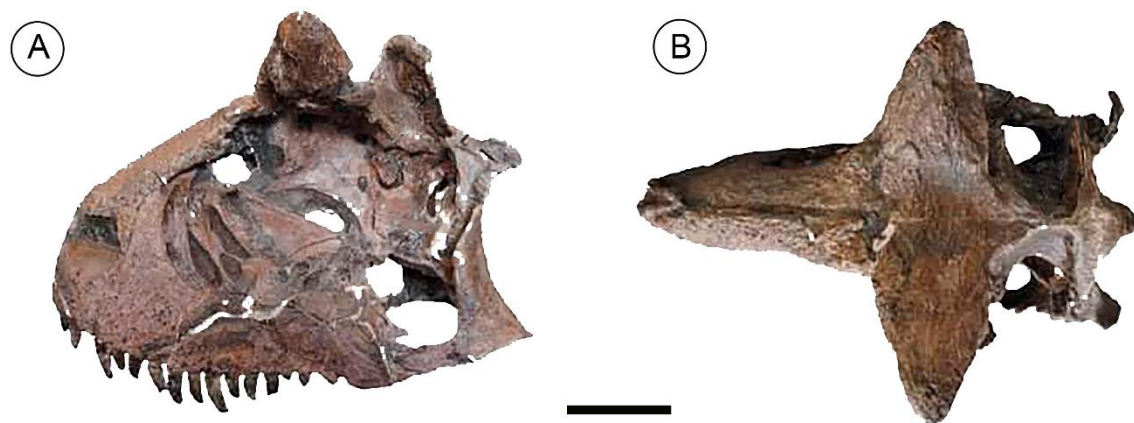
**Figura 1.** Silueta del esqueleto de *Carnotaurus sastrei*. A) vista dorsal. B) vista lateral. Imagen tomada de skeletaldrawing.com.

Los terópodos más antiguos en Sudamérica datan del Triásico Superior ( $\approx 231$  M.a.) como el pequeño dinosaurio *Eodromaeus murphi* procedente de la Formación Ischigualasto en el “Valle de la Luna”, Argentina (Martínez *et al.*, 2011; Ezcurra y Novas, 2016). A pesar de la extinción masiva ocurrida durante el Cretácico-Paleógeno ( $\approx 66$  M.a.) se considera a las aves como representantes actuales de este clado de dinosaurios. Esta es la razón por la cual, a los dinosaurios se los diferencia generalmente en avianos [*Archaeopteryx*, aves modernas y todos sus descendientes (Coria, 2007)] y no-avianos (Apesteguía y Ares, 2010; Ezcurra y Novas, 2016).

En Argentina y particularmente en Patagonia, el registro fósil de dinosaurios terópodos es relativamente abundante principalmente para el Cretácico (Novas *et al.*, 2013; Ezcurra y Novas, 2016), destacándose, entre otros, aquel proveniente de la Formación Bajo Barreal (Cenomaniano temprano - Turoniano tardío, Casal *et al.*, 2016; 2022; Ibiricu *et al.*, 2020), el cual incluye a los dos individuos aquí estudiados. Estos dinosaurios se posicionan en dos grupos diferentes dentro de Theropoda. *Xenotarsosaurus* es considerado un Ceratosauria, Abelisauroida y dentro de este último grupo un Abelisauridae. Por otro lado, aunque su posición sistemática es parcialmente sustentada, *Aniksosaurus* es al momento considerado un Tetanurae, posiblemente un Coelurosaurio que ocuparía una posición tempranamente divergente dentro de este grupo.

A continuación, se caracteriza brevemente a cada clado y a los respectivos ejemplares estudiados:

**Ceratosauria:** Según su etimología “reptiles con cuernos”, se define según Sereno *et al.* (2004) como el grupo que contiene “al ancestro común de *Ceratosaurus*, *Abelisauroida* y sus descendientes”. Los ceratosaurios se caracterizan por tener sus miembros anteriores muy reducidos, con cráneos cortos, profundos y ornamentados (Grillo y Delcourt, 2016). La especie tipo es *Ceratosaurus nasicornis*, del Jurásico en los Estados Unidos. Sin embargo, la comprensión más detallada de este clado se logró con el estudio de *Carnotaurus sastrei* (Fig. 2) (Bonaparte, 1985), procedente al Cretácico Superior de Patagonia en la provincia de Chubut.



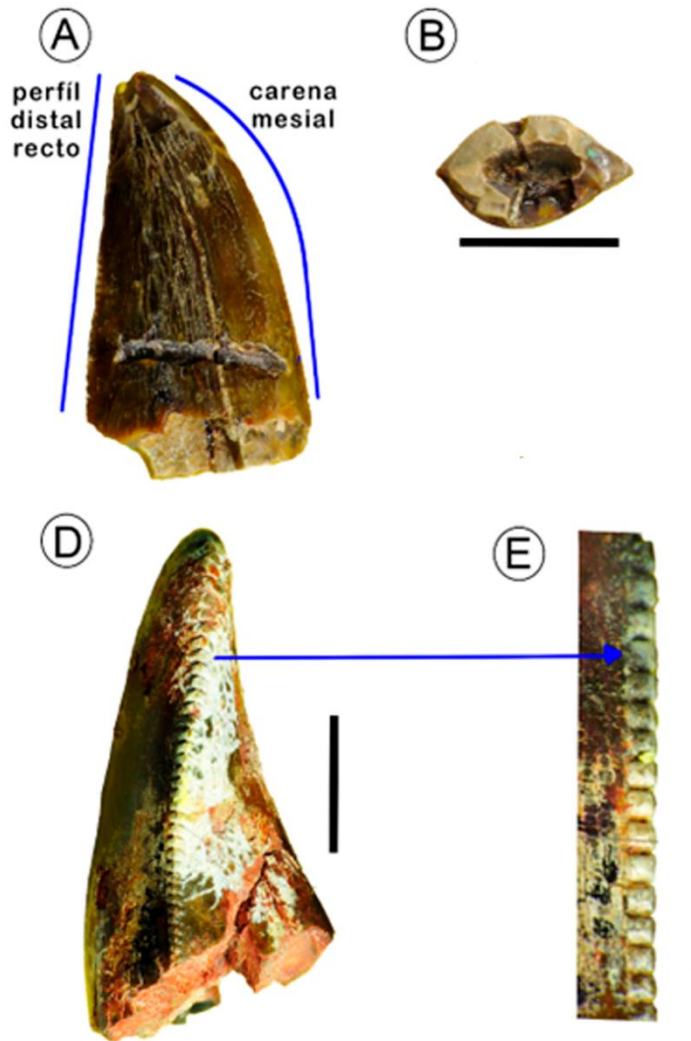
**Figura 2.** Cráneo de *Carnotaurus sastrei* caracterizado por la fuerte ornamentación típica del clado. A) vista lateral, B) vista dorsal. Imagen modificada de Cerroni *et al.* (2020). Escala 20 cm.

Para el Cretácico de América del Sur, este grupo está representado por diversos taxones incluidos dentro de los clados Noosauridae y Abelisauridae, que juntos conforman la superfamilia Abelisauroida (Bonaparte y Novas, 1985; Novas, 2009). Los Noosauridae están caracterizados por formas pequeñas y gráciles como *Noosaurus leali*, mientras que los Abelisauridae reúne formas de mayor tamaño como *Carnotaurus sastrei* y *Xenotarsosaurus bonapartei*.

**Familia Abelisauridae:** definida a partir del género *Abelisaurus* “lagarto de Abel” (Bonaparte y Novas, 1985). Esta familia se caracteriza por poseer tallas medias de entre 6 y 9 metros con ornamentaciones craneales (Fig. 2) y contextura fuerte. Sus cráneos son aún más cortos y robustos que el de otros terópodos, con hocicos fuertes y comprimidos anteroposteriormente, y con una mayor densidad ósea. La

superficie externa de los huesos craneales poseía ornamentaciones como tubérculos y cuernos (Canale *et al.*, 2009; Novas, 2009). Una característica importante son sus dientes aserrados (Fig. 3B, D y E), lenticulares en sección transversal (Fig. 3C), con una carena mesial extendida hasta el cuello dentario (ubicado en transición corona-raíz), y en general un perfil distal recto en corona (Fig. 3A), mostrando una clara adaptación para cortar carne, (Casal *et al.*, 2009; Meso *et al.*, 2021).

Los abelisáuridos se caracterizan por tener vértebras cervicales con espinas neurales reducidas, de forma cuadrada y con epipófisis hipertrofiadas. Además, presentaban miembros anteriores muy reducidos, un pedúnculo púbico orientado a 60 grados respecto a la horizontal y un pedúnculo isquiático robusto en el ilion. En los miembros posteriores, se identifican características adicionales, como una cresta cnemial fuertemente desarrollada en la tibia y la presencia de un doble surco vascular en las falanges ungueales (garras), entre otras peculiaridades (Novas, 2009 y citas allí referenciadas).



**Figura 3.** Dientes de abelisáuridos alojados en el LPVRM. A) Vista lateral, B) vista basal, con forma lenticular; D) Vista distal, E) detalle de los dentículos. A y B) UNPSJB-PV 229, D y E) UNPSJB-PV 1150. Escala 1 cm.

### ***Xenotarsosaurus bonapartei***

*Xenotarsosaurus* significa "lagarto con tarso extraño", *bonapartei* en honor al paleontólogo argentino José Bonaparte. Este nombre fue otorgado en 1986 por el Dr. Rubén D. Martínez y colaboradores tras su descubrimiento en niveles de la Formación Bajo Barreal expuestos en la estancia Ocho Hermanos, Cuenca Golfo San Jorge, a unos 70 km al noroeste de la localidad de Sarmiento en el sur de Chubut, Argentina (Figs. 11, 4 y 5).



**Figura 4.** Sitio de hallazgo de *Xenotarsosaurus bonapartei*. La flecha negra indica el sitio de excavación en la Formación Bajo Barreal.



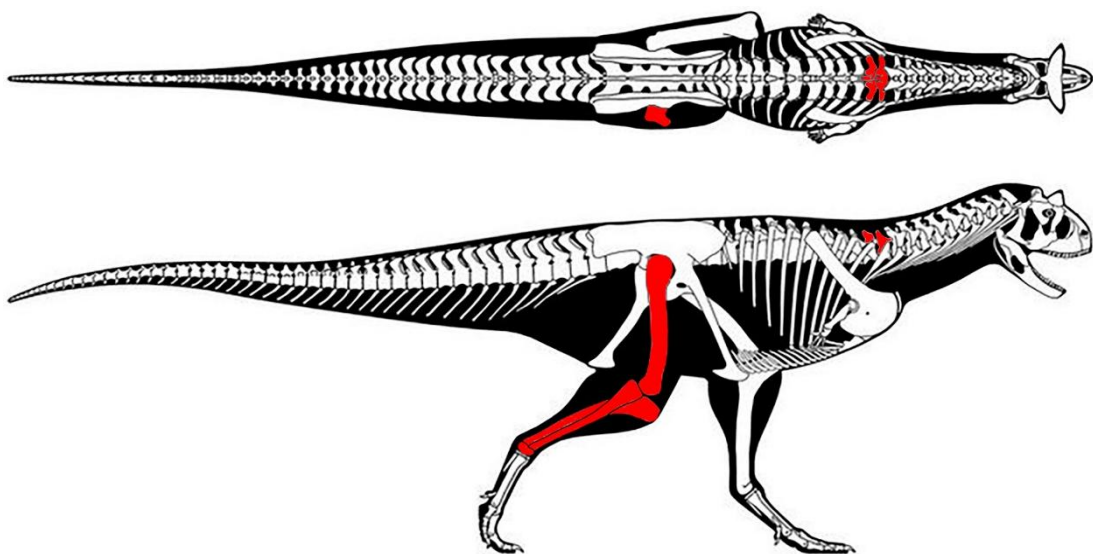
**Figura 5.** Tibia de *Xenotarsosaurus in situ* (fotografía original del descubrimiento hecho por el Dr. Rubén Martínez).

*Xenotarsosaurus* es el tercer abelisáurido nominado para el grupo, después de *Abelisaurus comahuensis* (Bonaparte y Novas, 1985) y *Carnotaurus sastrei* (Bonaparte, 1985). El material recuperado (Fig. 6), consta de dos vértebras dorsales anteriores incompletas (UNPSJB-PV 612), y de un miembro posterior derecho que comprende

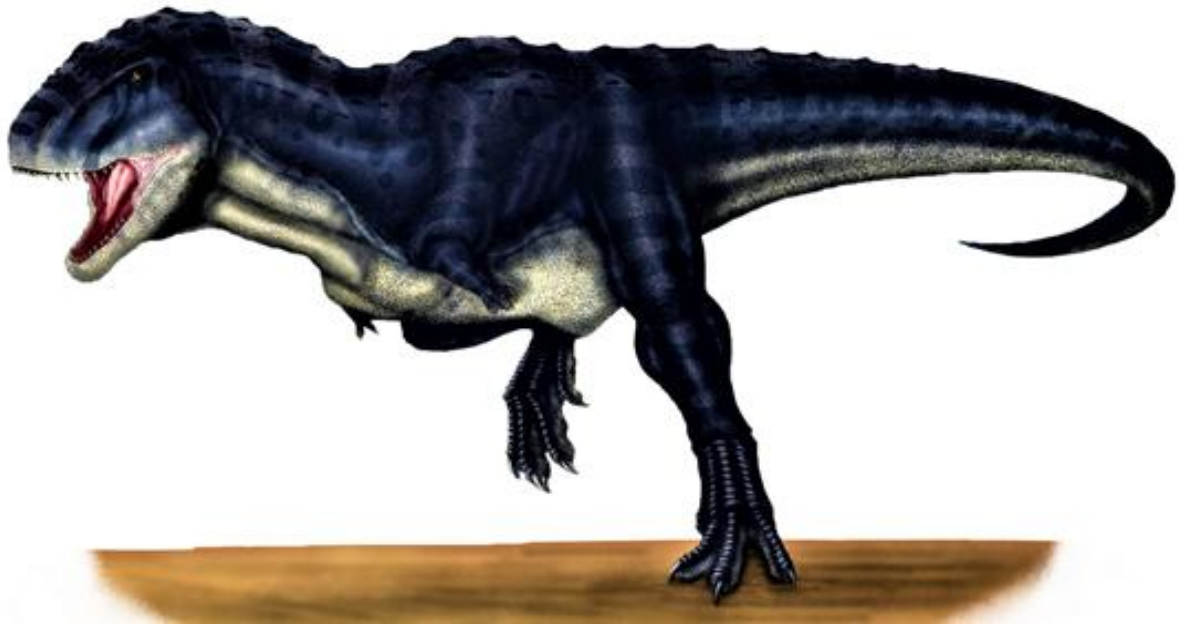
fémur, tibia, fíbula y astrágalo-calcáneo (UNPSJB-PV 184). Es una forma robusta, de tamaño mediano, entre 5 y 6 m de longitud total con un peso estimado de 430 kg (Molina-Pérez y Larramendi, 2016; Ibiricu *et al.*, 2021a), aunque otros estudios sugieren un rango de aproximadamente 750 kg (Grillo y Delcourt, 2016), (Fig. 7). Poseía hábitos posiblemente solitarios y, junto a otros abelisáuridos, era uno de los depredadores tope durante el Cretácico Superior en Patagonia central.

*Xenotarsosaurus bonapartei* exhibe una fusión completa y sin suturas entre el astrágalo y el calcáneo, creando un conjunto unido al extremo inferior ensanchado de la tibia. Esta peculiar fusión es la razón de su nombre genérico (Martínez *et al.*, 1986). A partir de un estudio de mayor detalle realizado por Ibiricu *et al.* (2021a), los autores propusieron las siguientes autapomorfías:

- En las vértebras dorsales anteriores, una gran parapófisis (estructura para la inserción del tubérculo de las costillas) ocupa más del 75% de la altura de la superficie articular anterior del centro.
- En las mismas vértebras, presenta una fosa centroprezigapofisial bien desarrollada la cual es más alta (dorsoventralmente) que ancha (anteroposteriormente).
- El cóndilo de la fíbula en el extremo distal del fémur tiene una forma triangular y se proyecta distalmente.
- En el extremo proximal de la fíbula, hay un surco claramente definido en la esquina anterolateral.
- El tubérculo iliofibular de la fíbula tiene una concavidad en forma de gancho en su parte distal.



**Figura 6.** Materiales recuperados (en color rojo) de *Xenotarsosaurus bonapartei*. Imagen modificada de Scott Harman (2021).



**Figura 7.** Reconstrucción en vida de *Xenotarsosaurus bonapartei* por Leandro Mayorga.

**Tetanurae:** se define filogenéticamente según Holtz *et al.* (2004), como los “neoterópodos más estrechamente relacionados con Neornithes que con *Ceratosaurus*”. Los terópodos tetanuros representan la mayoría de los terópodos mesozoicos e incluyen al linaje que dio origen a las aves actuales (Carrano *et al.*, 2012; Ezcurra y Novas, 2016). Estos dinosaurios presentan características anatómicas distintivas como un cráneo con mayor neumaticidad, nasales estrechos y alargados, y presencia de fenestras maxilares. En las extremidades anteriores, se observa la falta del cuarto dígito en la mano, siendo esta de aspecto alargado con los metacarpianos I y II ampliamente contactados, y un coracoides que se estrecha posteriormente. Otras características distintivas incluyen colas rígidas (lo que le da el nombre al grupo) una fíbula reducida y un surco horizontal anterior en los cóndilos del astrágalo, entre otras (Carrano *et al.*, 2012).

**Coelurosauria:** o “reptiles de cola hueca”, se define filogenéticamente como el clado compuesto por “las aves existentes y todos los terópodos que comparten un ancestro común más reciente con las aves existentes que con *Allosaurus*” (Holz *et al.*, 2004). El registro fósil de este grupo de terópodos abarca desde el Jurásico hasta el Cretácico, mostrando la mayor diversidad de formas durante este último período (Novas, 2009).

Las características de los coelurosaurios son muy diversas ya que, este clado se compone por distintos grupos de terópodos, que van desde los tiranosauroides

(grupo que incluye a *Tyrannosaurus*) hasta los alvarezsáuridos. Por ejemplo, los tiranosáuridos alcanzan grandes tamaños, mientras que los alvarezsáuridos son de tamaño medio a pequeño. Por otro lado, aunque la mayoría eran carnívoros, para estos últimos se hipotetiza que podrían haber sido insectívoros. Todo esto demuestra no solo la variedad de tamaños dentro del grupo, sino también la de sus comportamientos o hábitos ecológicos.

Algunas de las características anatómicas de este grupo según Weishampel (2004), incluyen una fosa anteorbitaria maxilar, que ocupa más del 40% de la longitud de este hueso, la extensión caudal de la articulación de la mandíbula hasta el cóndilo occipital y vértebras cervicales con superficies articulares anfipláticas (superficies articulares de las vértebras planas). Además, presentan una adaptación para correr, como es la presencia de tibias más largas que los fémures. Entre otras características, se incluye un metacarpiano III mucho más corto que el II.

Aunque es un tema de debate, en cuanto al plumaje, en general se considera que la totalidad del grupo poseían plumas (Currie, 2005).

### ***Aniksosaurus darwini***

*Aniksosaurus darwini* “Anikso”=primavera, “saurus”=reptil/lagarto y la especie en honor a Darwin, es otro de los importantes hallazgos realizados en la Formación Bajo Barreal, para el Cretácico Superior. Los restos provienen de rocas expuestas en la estancia Laguna Palacios, Cuenca Golfo San Jorge, a unos 130 km al norte de la localidad de Sarmiento en el sur de Chubut, Argentina (Figs. 11 y 8).

Según Martínez y Novas (2006) medía aproximadamente 2 metros de largo, pesaba hasta 65 kilogramos, y posiblemente tenía hábitos gregarios (Fig. 10) (Ibiricu *et al.*, 2013a).

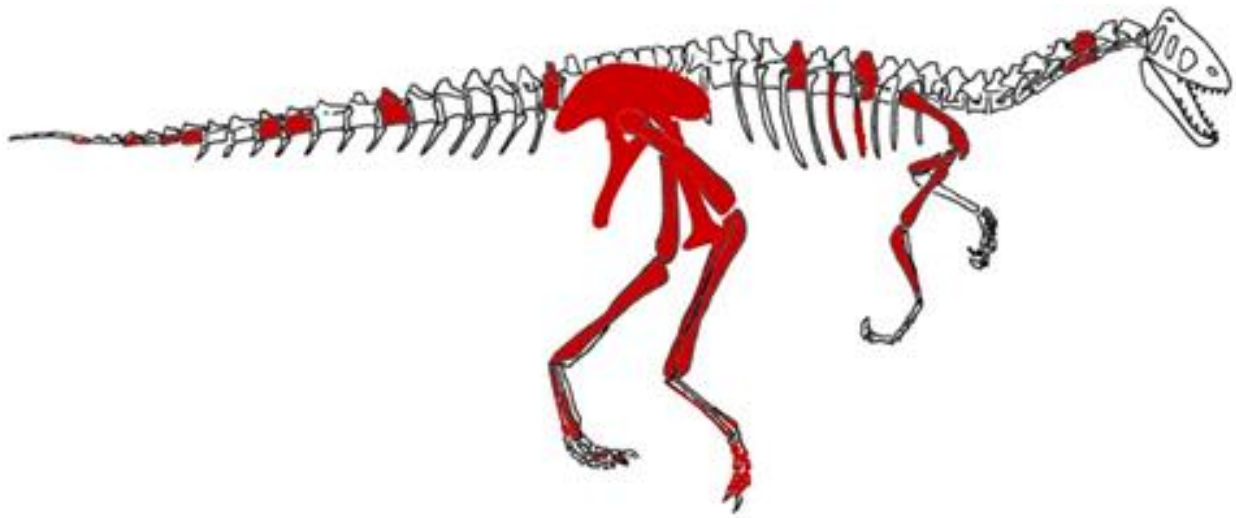
*Aniksosaurus* está representado por una serie de restos totalmente desarticulados pero asociados, que incluyen vértebras cervicales, dorsales, caudales, huesos apendiculares anteriores y posteriores, y huesos pélvicos, que pertenecerían a cinco individuos. La excepción es el sexto individuo (especimen holotipo MDT-PV 1/48) del cual se preservaron los únicos restos articulados y correspondientes a una extremidad posterior derecha (Fig. 9). Algunas de sus autapomorfías mencionadas por Martínez y Novas (2006) son:

- Vértex cervicales craneales con arcos neurales dorsoventralmente profundos, con un par de cavidades en sus superficies craneales.
- Vértex caudales craneales presentan una quilla sagital ventral y procesos transversos con forma triangular en vista dorsal.
- Falanges ungueales manuales robustas.
- Gran expansión en la fosa *brevis* del ilion.
- Fémur con muesca profunda para el músculo *iliotrochantericus*.
- Metatarso y dígito IV del pie estrechos transversalmente.

Finalmente, basado en estudios tafonómicos por Casal *et al.* (2013), *Aniksosaurus* podría haber sido portador de un tejido similar a una podoteca, como las presentes en las aves modernas y en otros dinosaurios terópodos como lo documentado en el tetanuro basal *Concavenator corcovatus* (Cuesta *et al.*, 2015).



**Figura 8.** Afloramientos de la Formación Bajo Barreal en la estancia Laguna Palacios, donde se hallaron los restos de *Aniksosaurus darwini*.



**Figura 9.** Materiales recuperados (en color rojo) del esqueleto de *Anisokosaurus darwini*. Nota: se indica la totalidad de los restos recuperados que incluyen a los seis individuos identificados.



**Figura 10.** Reconstrucción en vida de *Anisokosaurus darwini* por Leandro Mayorga.

## **B. CONTEXTO GEOLÓGICO**

En el centro sur de la provincia de Chubut se encuentran extensos afloramientos de rocas sedimentarias cretácicas que forman parte del relleno de la Cuenca del Golfo San Jorge (CGSJ), la cual, se originó durante el Mesozoico (Spalletti y Franzese, 2007). Esta

Cuenca, además de ser relevante por sus recursos hidrocarburíferos, incluye unidades sedimentarias con un importante registro fósil de vertebrados (Casal *et al.*, 2016; 2022; Ibiricu *et al.*, 2020). Al norte limita con la Cuenca de Cañadón Asfalto, al oeste por la Precordillera Patagónica, al sur con la región del Deseado y al este con la plataforma atlántica (Figari *et al.*, 1999). Su relleno, está constituido principalmente por varias formaciones sedimentarias de origen fluvio-lacustre como la Formación Pozo D-129, la Formación Matasiete, la Formación Castillo, la Formación Bajo Barreal (Fm. BB.), Formación Lago Colhué Huapi y la Formación Laguna Palacios (Fig. 12).

A continuación, se describe la formación fosilífera de la unidad, de la cual se recuperaron materiales aquí estudiados:

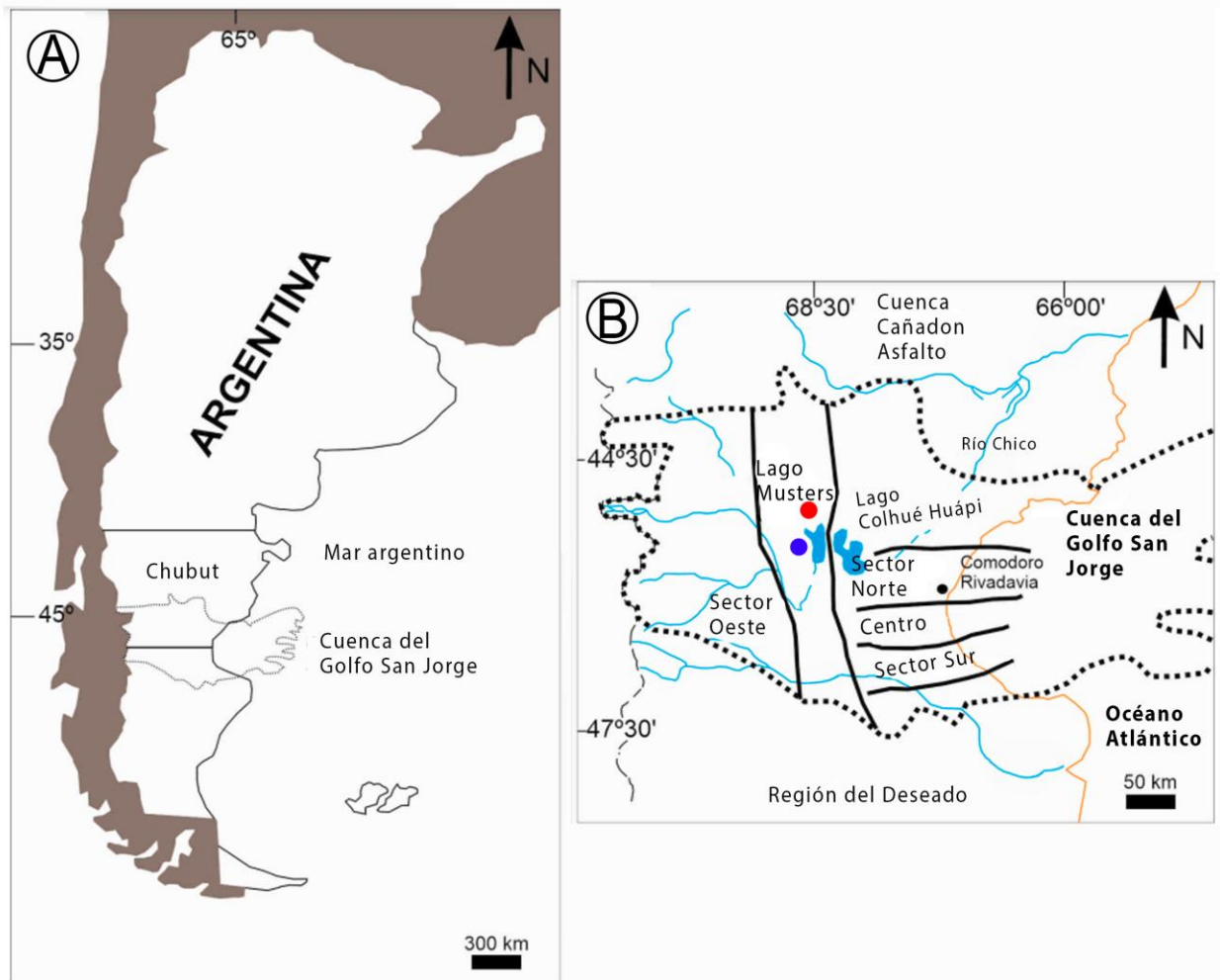
### **Formación Bajo Barreal (Cenomaniano temprano – Turoniano tardío)**

Esta unidad fue propuesta por Ferello y Tealdi (1950) en Lesta *et al.* (1980) y se divide en dos miembros. El Miembro Inferior de la unidad está dominado por la presencia de areniscas tobáceas verdes y conglomerados, mientras que el Miembro Superior lo está por limolitas y arcilitas de coloración gris y castaño (Paredes *et al.*, 2016, 2021). El paleoambiente sedimentario interpretado, corresponde a un sistema fluvial con canales entrelazados de baja sinuosidad y planicies aluviales de grano fino y alta participación de cenizas volcánicas (Umazano *et al.*, 2008, 2012; Paredes *et al.*, 2016; 2020).

El registro paleontológico se restringe fundamentalmente a las areniscas verdes de la parte alta del Miembro Inferior, que evidencian propiedades sedimentológicas y tafonómicas favorables para la preservación de vertebrados fósiles (Rodríguez, 1992; Casal *et al.*, 2013, 2014, 2017).

El paleoclima para esta unidad es interpretado como cálido y húmedo (Pujana *et al.*, 2007; Paredes *et al.*, 2020) con presencia de estacionalidad (Alvarez *et al.*, 2022; Greppi *et al.*, 2022).

Los afloramientos más destacados de la Formación Bajo Barreal se encuentran principalmente en la localidad estancia Ocho Hermanos, en la sierra San Bernardo y en estancia Laguna Palacios en el sector occidental del Cañadón las Horquetas, ambas en el centro sur de Chubut (Fig. 11).



**Figura 11.** A) Mapa de ubicación geográfica de la Cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. B) contexto estructural de la Cuenca. Las líneas gruesas indican las principales estructuras de la Cuenca (modificado de Figari *et al.*, 1999). El círculo rojo indica la ubicación geográfica de estancia Laguna Palacios en el Cañadón las Horquetas donde se halló a *Aniksosaurus*. El círculo azul indica la estancia Ocho hermanos sitio de hallazgo de *Xenotarsosaurus*. Modificado de Castaño *et al.* (2024).

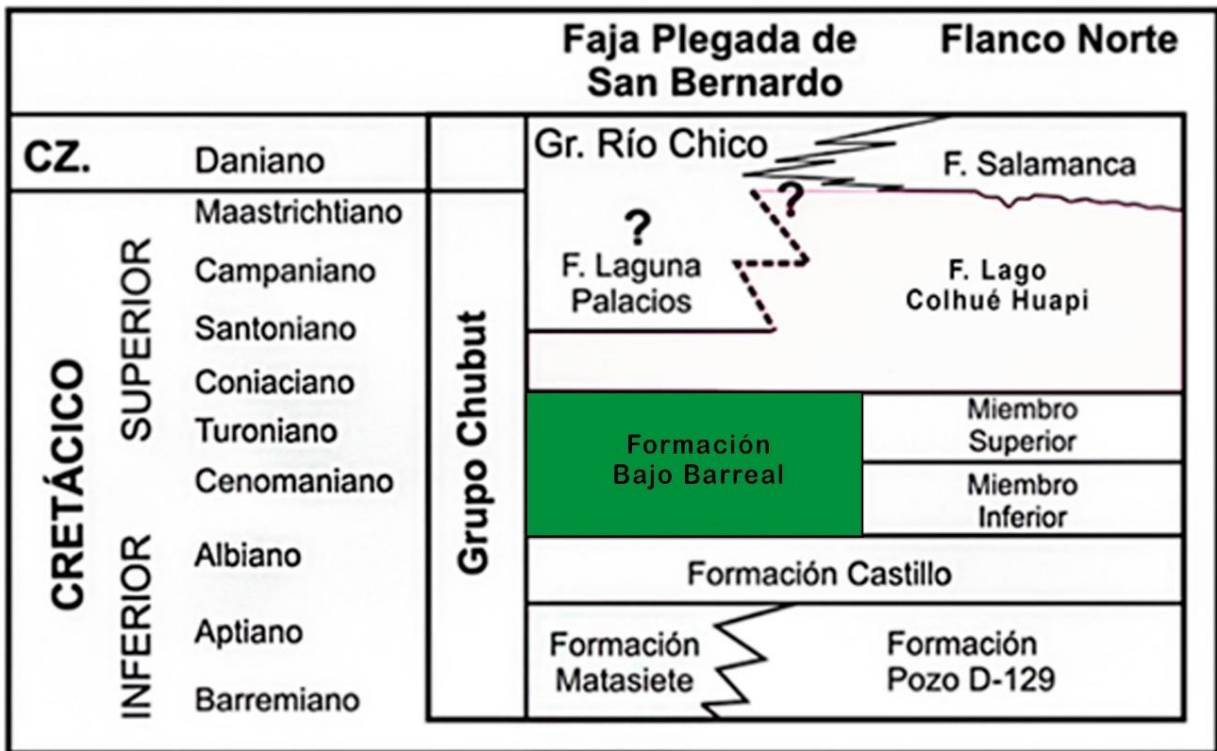


Figura 12. Cuadro estratigráfico del Grupo Chubut en la CGSJ donde se destaca la Fm. BB. (recuadro verde). Modificado de Casal *et al.* (2015).

### Antecedentes paleontológicos y paleobiológicos de vertebrados de la Formación Bajo Barreal

Esta unidad se destaca por la abundancia y diversidad de vertebrados fósiles, en particular dinosaurios (Casal *et al.*, 2016; Ibiricu *et al.*, 2020). Entre ellos, los saurópodos están representados por restos de esqueletos de titanosáurios, como así también dientes, no solamente de Titanosauria, sino también de diplodocoideos (Alvarez *et al.*, 2019). Entre las especies más destacadas de este grupo se encuentra *Sarmientosaurus musacchioi* (Martínez *et al.*, 2016), un titanosaurio tempranamente divergente representado por el cráneo prácticamente completo y algunos elementos cervicales. El registro también incluye a *Epachthosaurus sciuttoi* (Martínez *et al.*, 2004), uno de los titanosaurios más completos y mejor preservados en el mundo, junto a materiales aislados relacionados a este saurópodo. Además del registro de los dientes de diplodocoideos arriba mencionados, entre los representantes de este clado, específicamente dentro de Rebbachisaridae, se encuentra *Katepensaurus goicoecheai* (Ibiricu *et al.*, 2015) representado principalmente por su esqueleto axial y restos aislados también asignados a Rebbachisauridae (Ibiricu *et al.*, 2012, 2020). El registro de dinosaurios saurísquios se completa con los terópodos aquí estudiados, además varios restos aislados de megarraptoriformes (Lamanna *et al.*, 2020); numerosos dientes (Casal

*et al.*, 2009), un maxilar casi completo y bien preservado de un terópodo abelisáurido (Martínez *et al.*, 1993, Lamanna *et al.*, 2002) y fragmentos asociados de otros terópodos (Lamanna *et al.* 2011, 2012; Ibiricu *et al.*, 2020). Asimismo, se han hallado restos de ornitópodos representados por numerosos elementos postcraneales de *Notohypsilophodon comodorensis* (Martínez *et al.*, 1998; Ibiricu *et al.*, 2014). El registro de vertebrados se completa con restos de peces, tortugas, cocodrilos y fragmentos de un reptil volador (Casal *et al.*, 2016, 2022; Ibiricu *et al.*, 2020, 2021a). Entre las tortugas, se encuentra un caparazón y plastrón casi completos junto a parte de sus cinturas pectoral y pélvica, extremidades y cola, pertenecientes a un espécimen de agua dulce llamado *Bonapartemys bajobarrealis*, y restos de *Prochelidella argentinae* (Lapparent de Broin y de la Fuente, 2001; Casal *et al.*, 2022).

En cuanto a los antecedentes relacionados con estudios paleobiológicos en vertebrados fósiles en general y dinosaurios en particular, al momento, solo se cuenta con aquel realizado por Ibiricu *et al.* (2018) en el titanosaurio *Epachthosaurus sciuttoi*. En este estudio los autores realizaron la reconstrucción de la miología de la pelvis y de sus extremidades posteriores. Por lo tanto, este trabajo representa la primera reconstrucción miológica de terópodos para la Formación Bajo Barreal, y conforma también una de las primeras reconstrucciones a nivel país del miembro posterior dentro de Abelisauroidea, a partir del caso en particular de *Xenotarsosaurus*

## 2. OBJETIVOS

### Objetivo general

Inferir y reconstruir la musculatura de los miembros apendiculares posteriores en *Xenotarsosaurus bonapartei* y *Aniksosaurus darwini* a fin de incrementar el conocimiento paleobiológico de estos dos dinosaurios terópodos.

### Objetivos específicos

- Caracterizar e identificar los correlatos óseos (estructuras relacionadas al origen e inserción de tejidos blandos) del miembro posterior preservado en *Aniksosaurus darwini*.
- Caracterizar e identificar los correlatos óseos del miembro posterior preservado en *Xenotarsosaurus bonapartei*.
- Reconstruir y caracterizar la musculatura y otros tejidos blandos como tendones y cartílagos, del miembro posterior derecho de *Aniksosaurus darwini*.

- Reconstruir y caracterizar la musculatura y otros tejidos blandos como tendones y cartílagos, del miembro posterior derecho de *Xenotarsosaurus bonapartei*.
- Comparar los resultados de las reconstrucciones musculares de ambas especies.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

A continuación, se presentan las abreviaturas institucionales y los acrónimos correspondientes a los repositorios de los materiales analizados en esta tesis. Por su parte, las abreviaturas anatómicas se incluyen en el apartado correspondiente a cada estructura asociada, con el objetivo de facilitar la comprensión y lectura del texto.

**FCNyCS:** Facultad de Ciencias Naturales y de Ciencias de la Salud.

**MDT-PV:** Colección de Palevertebrados del Museo Desiderio Torres. Actualmente todos los materiales mencionados en esta tesis con este acrónimo se encuentran alojados en la UNPSJB.

**UNPSJB:** Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco.

**UNPSJB-PV:** Colección de Paleovertebrados del Repositorio Dr. Eduardo Musacchio dependiente de la FCNyCS (UNPSJB)

En los materiales estudiados se identificaron y caracterizaron distintos rasgos óseos, expresados como rugosidades, protuberancias o cicatrices, que son evidencias de inserción y/u origen de tejidos blandos (llamados correlatos óseos) de los siguientes materiales:

- Fémur derecho (UNPSJB-PV 184/1) y la tibia, fíbula, astrágalo, calcáneo derecho, todos articulados y catalogados como UNPSJB-PV 184/2 pertenecientes a *Xenotarsosaurus bonapartei* (Fig. 16).
- Tibia, fíbula, y pie derecho, todos articulados, que constituyen parte del holotipo de *Aniksosaurus darwini* (MDT-PV 1/48). Además, fémur (MDT-PV 1/3), ilion (MDT-PV 1/33) e isquion (MDT-PV 1/41), siendo los paratipos más completos (Fig. 17).

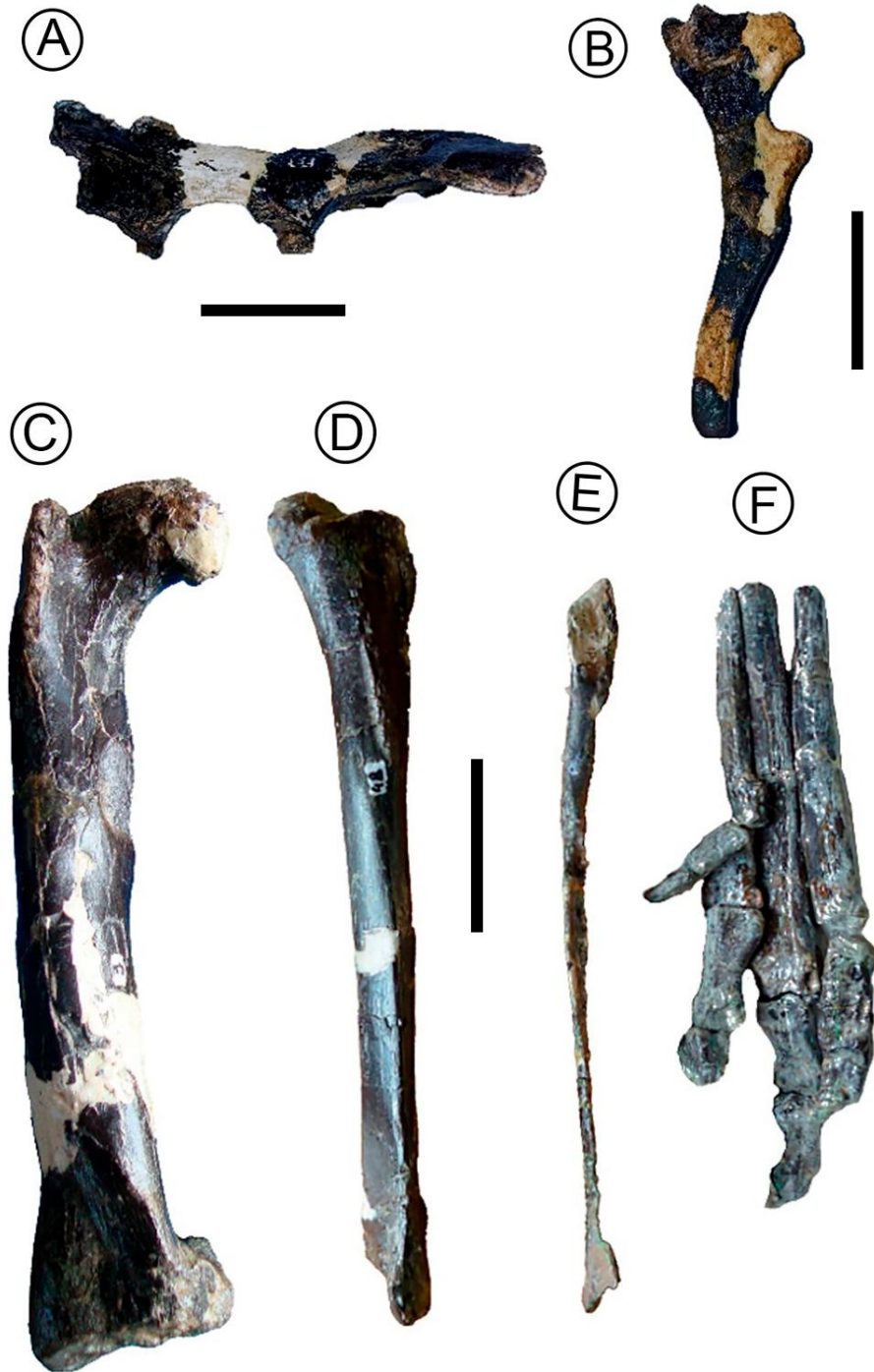
Ambos materiales se encuentran actualmente en la colección de vertebrados del Repositorio de Materiales Didácticos y Científicos “Dr. Eduardo Musacchio” de la Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud de la UNPSJB, y se encuentran

alojados en la Colección de Paleovertebrados del Repositorio Dr. Eduardo Musacchio de esta Facultad, en Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina.



**Figura 16.** A) Fémur derecho de *Xenotarsosaurus bonapartei* en vista anterior (UNPSJB-PV 184/1). y B) tibia, fíbula, calcáneo y astrágalo fusionados en vista anterior (UNPSJB-PV 184/2). Escala 10 cm.

Para establecer los correlatos óseos de *Xenotarsosaurus*, no solo se recurrió a la observación en primera mano del material, sino que se complementó con la descripción original realizada por Martínez *et al.* (1986) y a la detallada descripción osteológica realizada por Ibiricu *et al.* (2021a). También se acudió, en modo de guía, a descripciones de otros abelisáuridos como *Skorpiovenator* (Cerroni *et al.*, 2024).



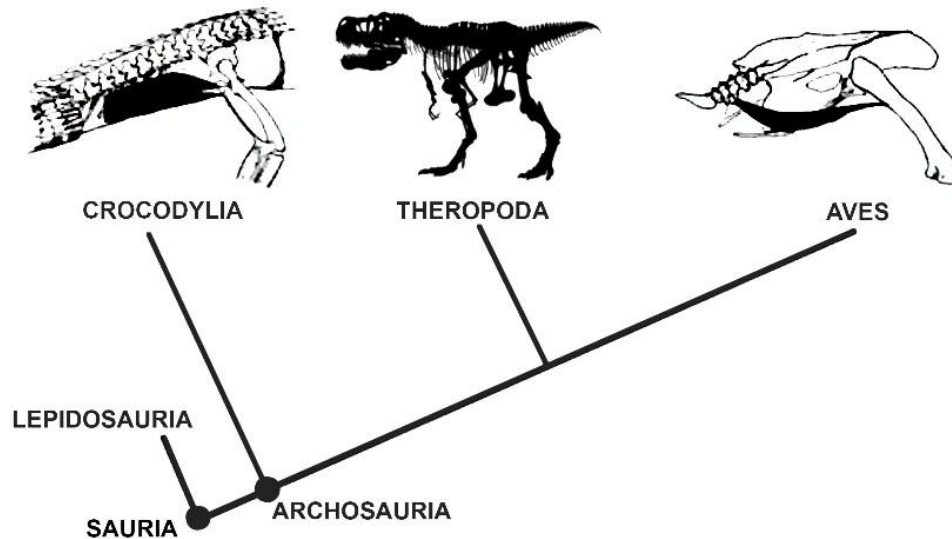
**Figura 17.** Materiales pélvicos y del miembro posterior de *Aniksosaurus darwini*. a) Ilión izquierdo vista lateral (MDT-PV 1/33), b) isquion izquierdo en vista medial (MDT-PV 1/41), c) fémur derecho en vista anterolateral (MDT-PV 1/3), c) tibia derecha en vista anterolateral (MDT-PV 1/48) , e) fíbula derecha vista medial, f) pie en vista anterior. Escala 5 cm.

Para el caso de *Aniksosaurus*, y la caracterización de sus correlatos óseos se utilizó como referencia a Martínez y Novas (2006) y a Casal *et al.* (2013), además de la observación directa de los materiales originales tanto del holotipo como los paratipos.

Para una mejor interpretación de la disposición tridimensional de los correlatos óseos, se procedió a marcar estos mediante etiquetas adhesivas sobre réplicas de ambos ejemplares. Estas réplicas están realizadas en resina de poliéster, a excepción del fémur de *Xenotarsosaurus*, el cual, está confeccionado en yeso. Todas ellas se encuentran alojadas en el Laboratorio de Paleontología de Vertebrados “Dr. Rubén Martínez”. El uso de réplicas en la manipulación activa evita posibles daños al material original y es una herramienta útil y didáctica para los estudiantes.

Cabe aclarar que en el proceso de observación y registro de estos rasgos se incluyó también la medición de su tamaño por medio de un calibre, así como de su posición anatómica. De esta manera, no sólo se evalúa la presencia/ausencia de los músculos asociados, sino que también permite obtener una idea general de su magnitud y variabilidad posicional. Aunque la determinación exacta de la magnitud muscular no es el objetivo de este trabajo, los datos recolectados pueden proporcionar una aproximación sobre su biomecánica y capacidades funcionales.

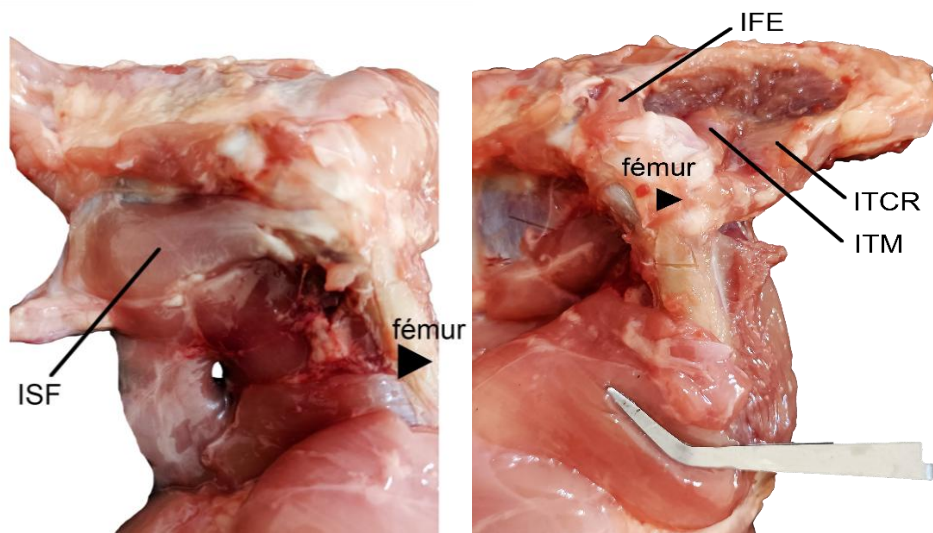
En cuanto al método de inferencia de tejidos blandos utilizados para esta tesis se basa en el propuesto por Witmer (1995) para vertebrados fósiles denominado “*Extant Phylogenetic Bracket*” (=EPB). Esta metodología se basa en la inferencia de tejidos blandos presentes en los dos extremos actuales de arcosaurios (estructuras homólogas), como son las aves y los cocodrilos (Fig. 18, Tabla 1). En este marco, las aves retienen los aspectos derivados del grupo mientras los cocodrilos aquellos basales. Para eso, se realizó la disección del miembro posterior de las aves *Gallus domesticus* (Fig. 19) y *Falco sparverius* (Fig. 20) como representantes del extremo derivado, y para el análisis de tejidos blandos del extremo basal del EPB (cocodrilos), se acudió a un registro fotográfico completo de la disección de un espécimen de *Alligator mississippiensis* (Fig. 21), proporcionadas por LMI.



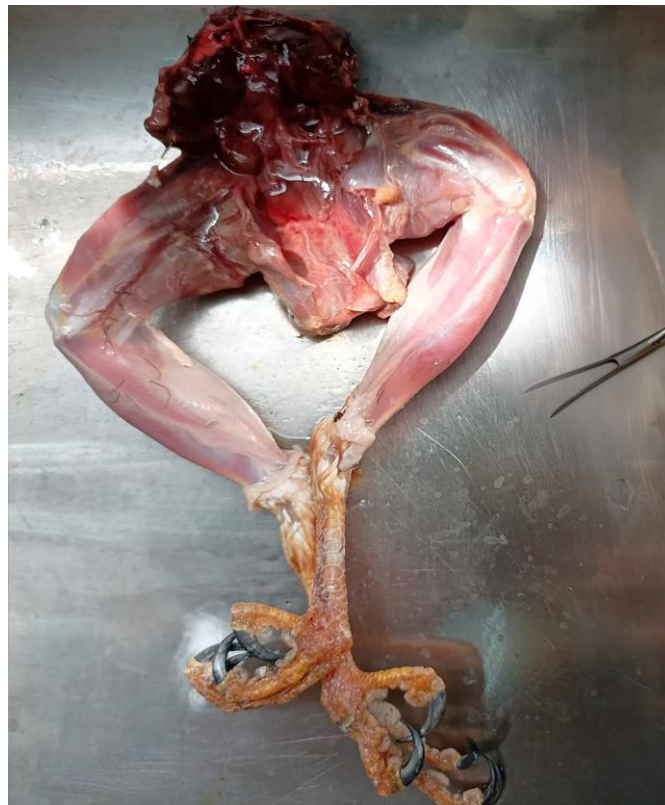
**Figura 18.** Cladograma simplificado de Arcosauria con los grupos de interés (modificado de Ibiricu *et al.*, 2013b).

**Tabla 1.** Descripción y caracterización de los niveles de inferencias propuestos para el EPB. Basada en Witmer (1995) y Vizcaino *et al.* (2016).

Nivel Inferencial	Descripción	Grado de Certidumbre
<b>Nivel Inferencial I</b>	Si en ambos representantes actuales y en la forma extinta está presente el correlato óseo y su rasgo blando asociado, se puede inferir la presencia del rasgo blando asociado (homólogo) en el fósil.	Elevado
<b>Nivel Inferencial II</b>	Si solo el representante viviente más derivado no posee el correlato óseo citado ni su rasgo blando asociado, la inferencia de la presencia del tejido blando en el organismo extinto no se encontraría sustentada.	Ambiguo o Equívoco
<b>Nivel Inferencial III</b>	Si en ninguno de los representantes actuales se verifica la relación rasgo blando- correlato óseo, la asignación en el organismo extinto es negativa según la evidencia. Esto no significa que no se pueda inferir el rasgo blando en el organismo extinto, sino que tal inferencia es más especulativa.	Especulativo
<b>Nivel Inferencial I', II', y III'</b>	Aplicado cuando el tejido blando en estudio no tiene un correlato óseo asociado.	Menos certidumbre que el Nivel I, II y III, según corresponda



**Figura 19.** Disección de *Gallus domesticus* (ver abreviaturas en Tabla 8)



**Figura 20.** Disección de *Falco sparverius* conocido comúnmente como halconcito colorado.



**Figura 21.** Parte del registro fotográfico de la disección de *Alligator mississippiensis*. Fotos proporcionadas por Lucio Ibiricu.

La disección muscular en aves se realizó siguiendo un procedimiento estándar que incluye la preparación del espécimen, la realización de incisiones para exponer los músculos y su posterior identificación (Proctor y Lynch, 1993; König *et al.*, 2009).

Los materiales utilizados fueron:

- Bisturí.
- Tijeras de disección.
- Pinzas.
- Agujas de disección.
- Bandeja de disección.
- Objetos de seguridad personal (guantes de látex, barbijo y guardapolvo).
- Solución salina (0.9% NaCl) para limpiar el espécimen y mantener su humedad.
- Solución desinfectante con lavandina al 0.5% (1 parte de hipoclorito de sodio en 9 partes de agua).

Pasos del Procedimiento:

- Se preparó el espécimen en la bandeja de disección limpiando el área ventral para el corte inicial quitando las plumas manualmente y lavándolo con solución salina para eliminar cualquier residuo o plumas sueltas.
- Se realizó una incisión longitudinal desde la base del cuello hasta la cloaca.
- Se separó la piel del músculo, levantándola con pinzas y cortándola con tijeras.
- Se procedió a eviscerar y separar la cintura pélvica del resto del individuo.

- Se identificaron los músculos más externos y se separaron cortando la fascia que los rodea.
- Se continuó de la misma manera hacia capas musculares más profundas.
- Se documentó mediante fotografías y anotaciones.
- Finalmente se procedió a limpiar cuidadosamente las herramientas y el área de trabajo, se fijaron las muestras musculares en una solución fijadora de formaldehído al 10% y se conservaron en alcohol al 70%.

Para un análisis completo y para mayor entendimiento de las estructuras blandas, se complementaron las disecciones de aves con bibliografía sobre la anatomía general de aves (König *et al.*, 2016). Así también, sobre la miología de las extremidades posteriores de *Milvago chimango* (Polyborinae, Falconidae) de Mosto *et al.* (2013); y de los músculos de las extremidades posteriores de *Rhea americana* (Picasso, 2010) y del avestruz *Struthio camelus* (Smith *et al.*, 2006). Para el caso de *Alligator* se consultó la disección digital y los modelos tridimensionales de musculatura de *Crocodylus porosus* realizadas por Klinkhamer (2017), además de la reconstrucción 3D de Demuth *et al.* (2022), y las descripciones de Reilly y Blob (2003).

### **Consideraciones éticas**

De acuerdo con la Ley Nacional de Protección Animal N° 14.346 y a la Resolución N° 1047/2005 del Ministerio de Educación, Ciencia y Tecnología; se evitó el sacrificio de animales específicamente para la recolección de muestras. El uso de animales ya fallecidos es una práctica que minimiza el sufrimiento y respeta la vida animal. El gallo utilizado para las disecciones fue adquirido en un centro comercial. Esto garantiza que el animal no fue sacrificado específicamente para los propósitos de este estudio, sino que fue comprado como un producto destinado al consumo humano. El halcón, fue donado por la cátedra de Ornitología de nuestra universidad, el cual fue encontrado muerto tras un accidente de impacto en vuelo, y no se realizó ninguna intervención para causar su muerte con fines de investigación. Mientras que el registro fotográfico de aligátor corresponde a una disección realizada en el laboratorio de la Universidad de Drexel (Estados Unidos).

Los restos de los animales fueron tratados con el máximo respeto. Tras las disecciones, se siguieron los protocolos adecuados para la eliminación de los orgánicos potencialmente patológicos como la piel y plumas.

## 4. RESULTADOS

### A. CORRELATOS ÓSEOS

Se procedió a reconocer caracteres clave en los huesos e identificar la presencia, ausencia y características notables de aquellos correlatos óseos que podrían estar vinculados con estructuras. No se realizó una descripción osteológica detallada y comparativa con otros clados, ya que, esto fue llevado a cabo previamente por los autores que describieron el material original, además de que excede los objetivos de este trabajo. Los nombres y abreviatura utilizados para los correlatos óseos se encuentran expresadas en tablas (Tablas 2-7), así como la guía para las descripciones óseas, se tomaron de Martínez y Novas (2006) y de Ibiricu *et al.* (2021a) a excepción de las aclaraciones mencionadas en este apartado.

#### *Xenotarsosaurus bonapartei*

##### **Fémur**

La cabeza femoral (UNPSJB-PV 184/1) posee forma redondeada hacia el lado medial y una superficie estriada en toda la superficie de la cabeza femoral (Fig. 22E y F). En el extremo medial, existe un reborde que se proyecta posteriormente, dando origen a un surco oblicuo visible en la vista posterior (Fig. 22F). Este reborde confiere a la cabeza femoral una forma de gancho en su parte ventral.

El trocánter menor es más pequeño y fino, con una forma alada, y se ubica anterolateralmente por debajo respecto al trocánter mayor (Fig. 22A y D). Justo debajo de este, en posición lateral, se encuentra un profundo surco alargado anteroposterior. Debajo de este surco, se proyecta una protuberancia horizontal conocida como repisa trocántérica. Posterior a esta repisa se encuentra la protuberancia lateral (Fig. 22C).

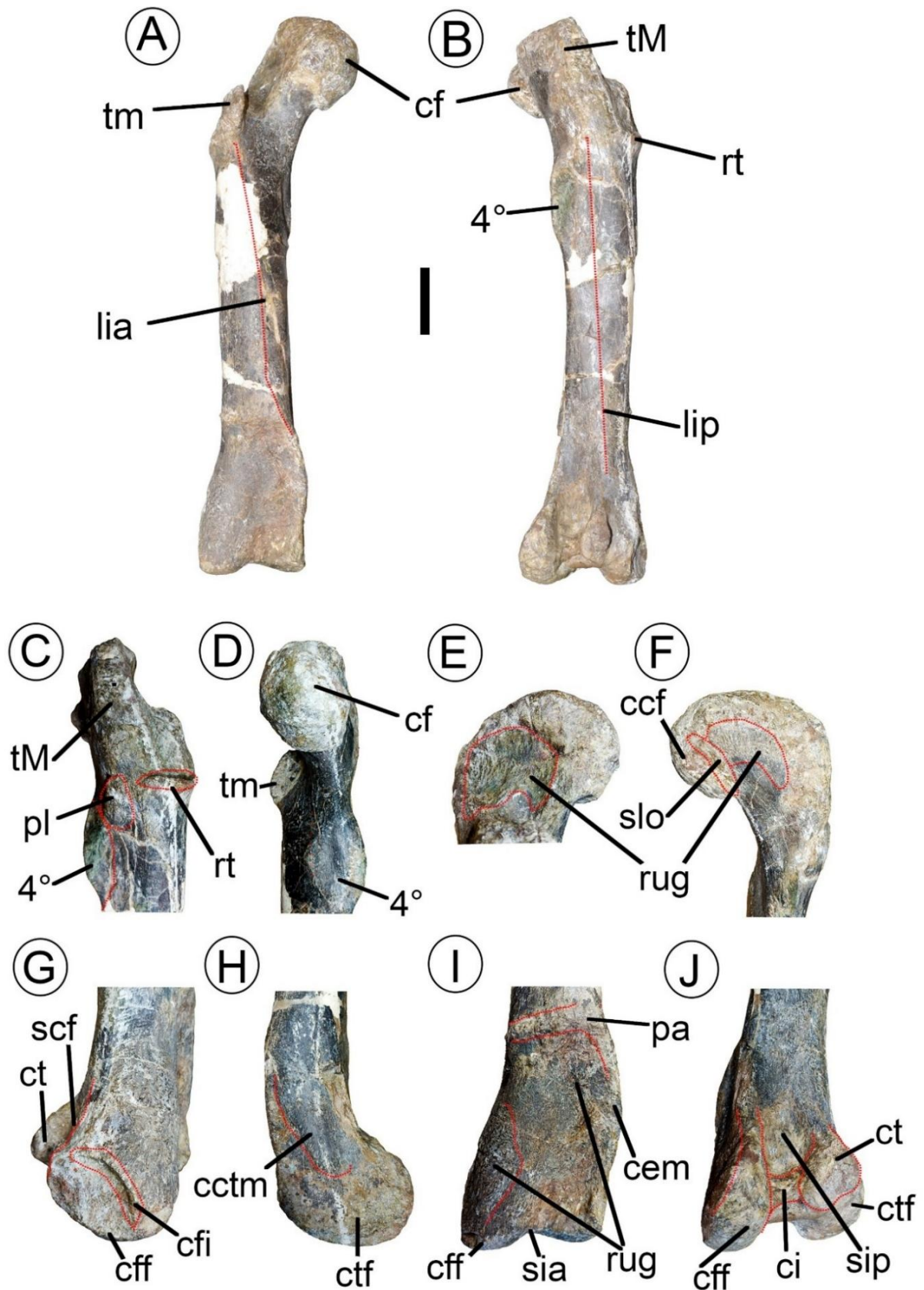
En la vista medial, por debajo de la línea en la que se encuentra la protuberancia lateral, hay una prominencia que se proyecta posteriormente identificada como el cuarto trocánter (Fig. 22C). En la superficie anterior de la diáfisis femoral, hay un leve reborde que se proyecta proximodistalmente, la línea intermuscular anterior que comienza en la base del trocánter menor y se extiende hacia el inicio de la cresta epicondilar medial (Fig. 22A). Esta cresta presenta una conexión proximal con una protuberancia horizontal (protuberancia anterolateral) (Fig. 22I). Por debajo de la misma se observa una marcada depresión asociada que se continúa distalmente con el surco intercondilar anterior.

Por otro lado, en la superficie posterior de la diáfisis femoral, se encuentra levemente marcada la línea intermuscular posterior, que comienza al mismo nivel que el cuarto

trocánter y termina distalmente en la porción proximal del surco intercondilar posterior. Sin embargo, recientemente Cerroni *et al.* (2024) proponen su ubicación entre la protuberancia lateral y la repisa trocantérica hasta el surco intercondilar anterior (Fig. 22B). En la porción distal de este surco se encuentra la cresta infrapoplídea que conecta el cóndilo tibial medial y la cresta tibiofibular (Fig. 22J). Esta última se separa del cóndilo fibular (que posee una cresta fibular y marcadas rugosidades) por medio del surco condilofibular el cual se observa en vista lateral (Fig. 22G).

**Tabla 2.** Abreviaturas anatómicas y de posibles correlatos óseos del fémur.

<b>Nombre completo</b>	<b>Abreviatura</b>	<b>Nombre completo</b>	<b>Abreviatura</b>
cabeza femoral	<b>cf</b>	protuberancia anterolateral	<b>pa</b>
cóndilo fibular del fémur	<b>cff</b>	protuberancia lateral	<b>pl</b>
cóndilo tibial del fémur	<b>ctf</b>	repisa trocantérica	<b>rt</b>
cresta de la cabeza femoral	<b>ccf</b>	rugosidades	<b>rug</b>
cresta del cóndilo tibial medial	<b>cctm</b>	surco del cóndilo fibular	<b>scf</b>
cresta epicondilar medial	<b>cem</b>	surco del ligamento oblicuo	<b>slo</b>
cresta fibular	<b>cfi</b>	surco intercondilar anterior	<b>sia</b>
cresta infrapoplítea	<b>ci</b>	surco intercondilar posterior	<b>sip</b>
cresta tibiofibular	<b>ct</b>	surco proximal	<b>sp</b>
cuarto trocánter	<b>4°</b>	trocánter accesorio	<b>ta</b>
línea intermuscular anterior	<b>lia</b>	trocánter mayor	<b>tm</b>
línea intermuscular posterior	<b>lip</b>	trocánter menor	<b>tm</b>



**Figura 22.** A) Fémur de *X. bonapartei* en vista posterior. Detalle del extremo proximal: B) vista postero lateral, C) vista anteromedial; D) cabeza del fémur en vista anterior E) cabeza del fémur en vista posterior. F) Fémur en vista anterior, G) vista lateral, H) vista medial, I) vista anterior, J) vista posterior.

Escala 10 cm. Ver abreviaturas en Tabla 2.

## Tibia

La tibia está articulada con la fíbula (Fig. 23). En el extremo proximal de la tibia, se distinguen dos cóndilos: el cóndilo medial, y el cóndilo lateral de mayor tamaño, siendo ambos fácilmente identificables en vista posterior (Fig. 23A). Estos cóndilos están separados por un surco intercondilar, que presenta estriaciones musculares bien definidas (Fig. 23D).

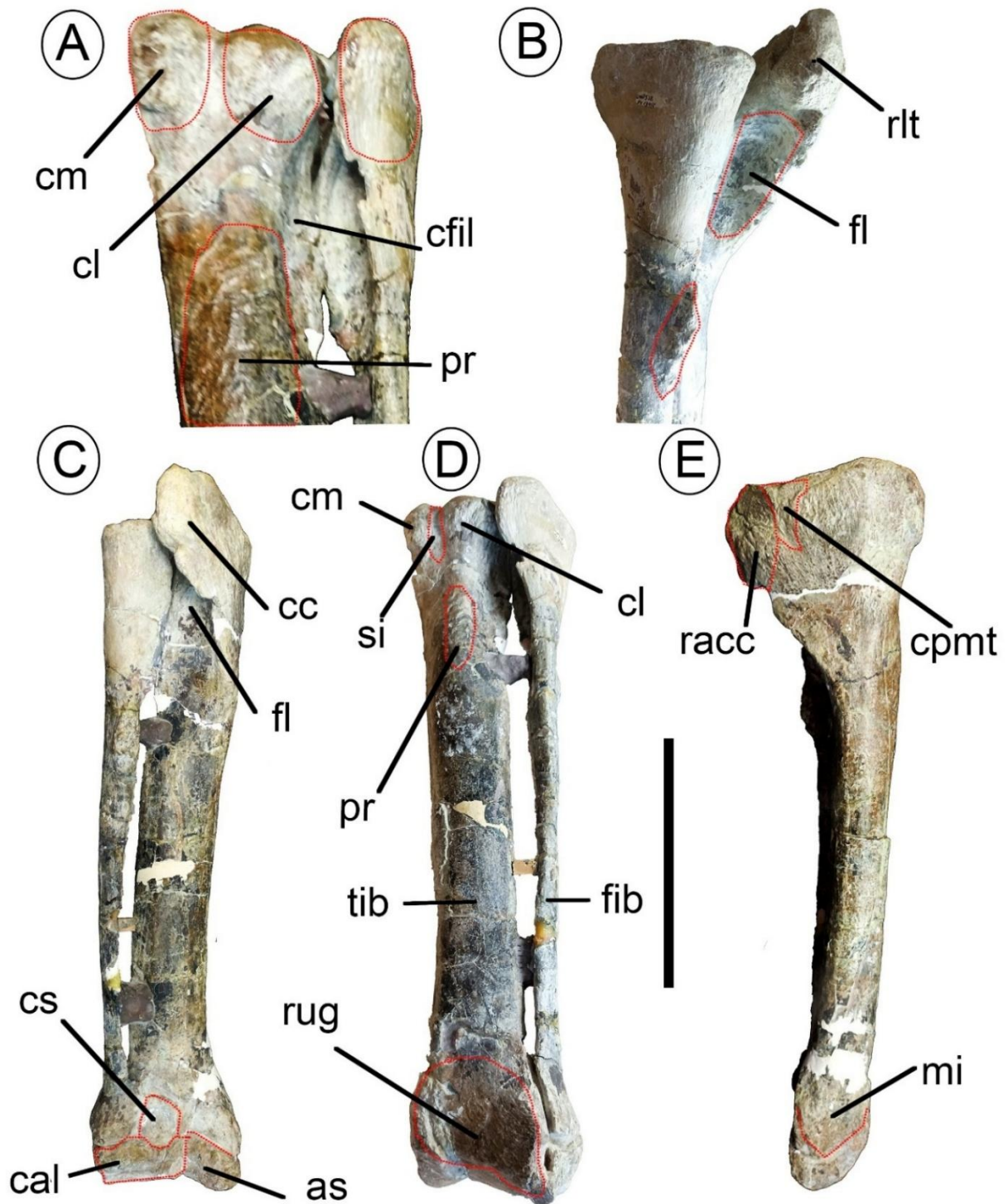
Continuando desde el cóndilo lateral y en vista anteromedial, se desarrolla la cresta cnemial. Esta cresta es notablemente pronunciada en dirección anteroposterior y se eleva por encima de los cóndilos (Fig. 23C). En su superficie medial, la cresta cnemial muestra cicatrices musculares bien marcadas, además de presentar un reborde bien definido identificado como cresta proximomedial (Fig. 23E).

En el extremo anterior de la cresta cnemial, en vista medial, se localiza el reborde lateral de la tibia, que da lugar por debajo de ella, a una marcada fosa lateral, situada exactamente como una concavidad entre la cresta cnemial y la cresta fibular lateral (Fig. 23B y C). Detrás de la cresta fibular lateral, la cual es ancha y rugosa, se observa un promontorio, no muy pronunciado pero ornamentado con pequeños surcos, identificable fácilmente en vista posterior (Fig. 23A y D).

La diáfisis tibial es predominantemente lisa, y en su superficie anterior presenta de manera longitudinal dos líneas intermusculares, que son sitio de origen muscular. En su extremo distal, el maléolo lateral y medial, así como la cara distal de la tibia no están expuestos debido a la fusión con el calcáneo y astrágalo (Fig. 23C). Sin embargo, sí son visibles la cara medial del maléolo medial o interno, y el contrafuerte supraastragalino o según su identificación en inglés *medial bulge* (Benson *et al.*, 2010; Samathi *et al.*, 2019) en la cara anterior del mismo (Fig. 23C y E)

**Tabla 3.** Abreviaturas anatómicas y de posibles correlatos óseos de la tibia.

Nombre completo	abreviatura	Nombre completo	abreviatura
cóndilo lateral	<b>cl</b>	fíbula	<b>fib</b>
cóndilo medial	<b>cm</b>	fosa lateral	<b>lf</b>
contrafuerte supraastragalino	<b>cs</b>	maléolo lateral o externo	<b>me</b>
cresta cnemial	<b>cc</b>	maléolo medial o interno	<b>mi</b>
cresta fibular lateral	<b>cfil</b>	tibia	<b>tib</b>
cresta proximomedial de la tibia	<b>cpmt</b>	promontorio	<b>pr</b>
rebordo anterior de la cresta cnemial	<b>racc</b>	surco intercondilar	<b>si</b>
rebordo lateral de la tibia	<b>rlt</b>		



**Figura 23.** Tibia, fibula, astrágalo y calcáneo (fusionado) de *X. bonapartei*. A) Vista posterior de las epífisis proximales de tibia y fíbula. B) Vista lateral de las epífisis proximales de tibia y fíbula. C) Vista anterior. D) Vista posterolateral. E) Vista medial. Escala 20 cm. Ver abreviaturas en Tabla 3.

### Fíbula

El extremo proximal de la fíbula es más ancho que su diáfisis (Fig. 24). En vista posterior se observa la protuberancia proximal de la fíbula con cicatrices, rugosidades y

estriaciones musculares (Fig. 24A). Aunque estas marcas están presentes en todo el extremo proximal hasta la altura del tubérculo iliofibular.

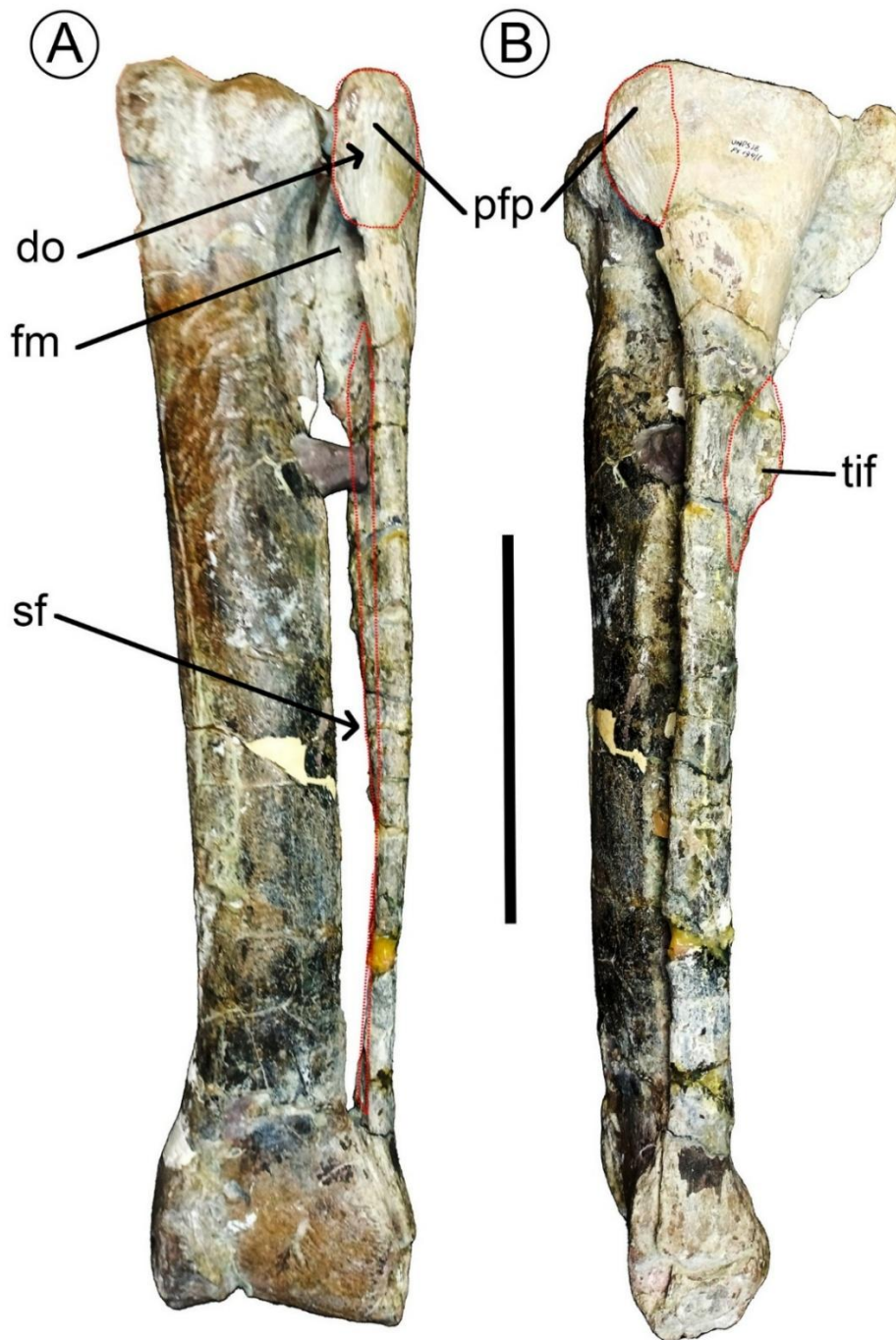
A su vez, también en vista posterior, en el extremo proximal, se observa la fosa medial, la cual es profunda y presenta un reborde relativamente marcado. Dentro de esta fosa, en la parte más proximal se observan tres depresiones ovaladas de aproximadamente un centímetro ordenadas anteroposteriormente (Fig. 24A). Estas no son observables en la Figura 24A, pero se señala el sitio de su ubicación.

El tubérculo iliofibular está bien desarrollado en su margen anterior y es particularmente prominente con su superficie cubierta de rugosidades (Fig. 24B). En la sección más distal al tubérculo iliofibular, hay una pequeña concavidad de pequeño tamaño en forma de gancho, que puede ser observable en vista lateral.

Existe un surco fibular marcado en la vista medial de la diáfisis desde el tubérculo hasta la epífisis o extremo distal (Fig. 24A). El extremo distal de la fíbula está expandido anteroposteriormente con un contorno redondeado en forma de abanico (Fig. 24B).

**Tabla 4.** Abreviaturas anatómicas y de posibles correlatos óseos de la fíbula.

<b>Nombre completo</b>	<b>Abreviatura</b>
depresiones ovaladas	<b>do</b>
fosa medial	<b>fm</b>
protuberancia fibular proximal	<b>pfp</b>
surco fibular	<b>sf</b>
tubérculo iliofibular	<b>tif</b>



**Figura 24.** Fíbula, tibia, calcáneo y astrágalo (fusionados) de *X. bonapartei*. A) Vista posterior. B) Vista lateral. Las ubicaciones de los correlatos óseos observados en vista medial se encuentran señalados con flechas (para do y sf) debido a que no es posible fotografiarlos. Escala 20 cm. Ver abreviaturas en Tabla 4.

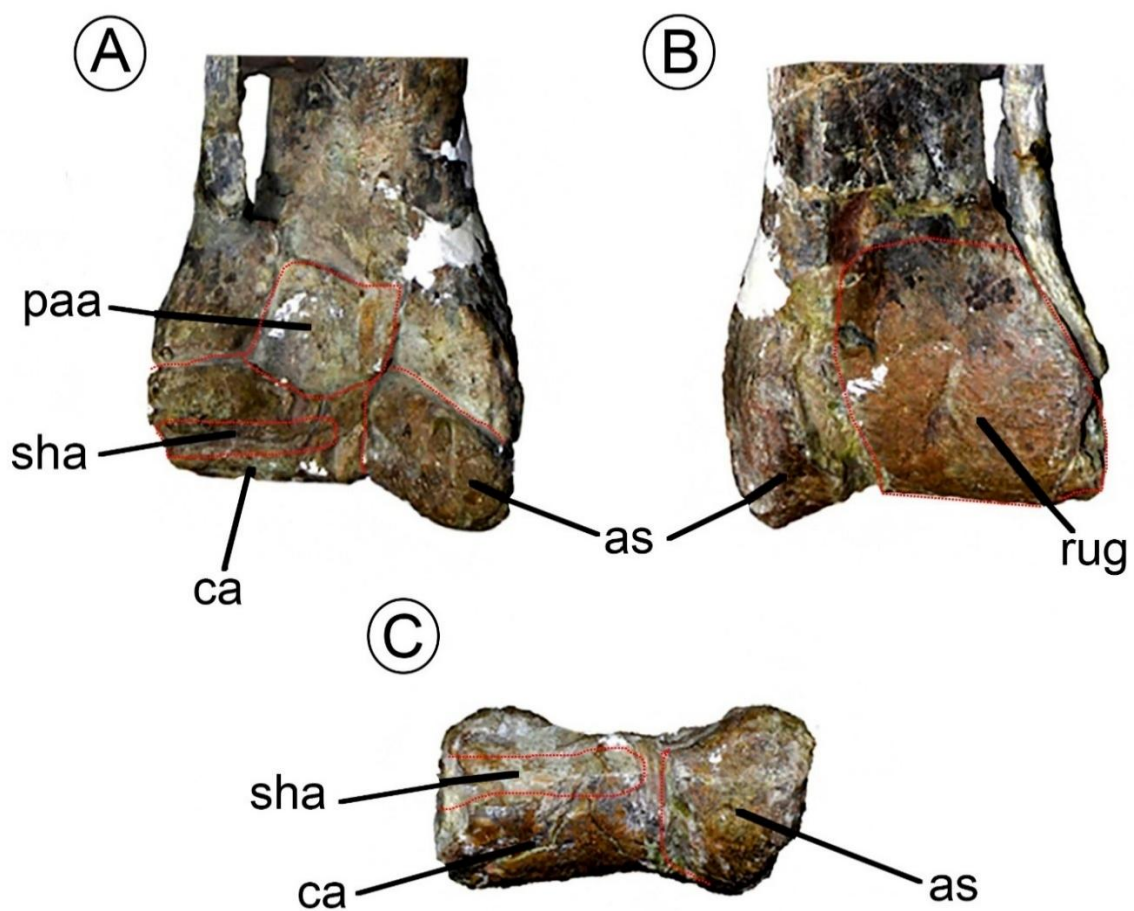
### **Calcáneo y astrágalo**

Estos huesos (Fig. 25), se encuentran fusionados junto a los extremos distales de la tibia y fíbula. Por lo tanto, varias estructuras óseas no son visibles. Sin embargo, se pueden identificar rugosidades bien marcadas en el calcáneo y en la parte distal proceso ascendente del astrágalo, tanto en vista anterior y más marcadamente en la totalidad de

su superficie posterior (Fig. 24A y B). El calcáneo tiene un surco horizontal marcado y bien desarrollado en su superficie anterior (Fig. 25A y C).

**Tabla 5.** Abreviaturas anatómicas y de posibles correlatos óseos del astrágalo y calcáneo.

Nombre completo	Abreviatura
astrágalo	as
calcáneo	ca
proceso ascendente del astrágalo	paa
rugosidades	rug
surco horizontal anterior	sha



**Figura 25.** Extremo distal de tibia, fíbula, calcáneo y astrágalo (fusionados) de *X.bonapartei*. A) Vista anterior. B) Vista posterior. C) Vista distal. Ver abreviaturas en Tabla 6.

### *Aniksosaurus darwini*

#### **Ilion e isquion**

Tanto el ilion como el isquion en *Aniksosaurus*, se encuentran incompletos, y por lo tanto, solo se han podido identificar algunos de los correlatos oseos esperados. Para describir

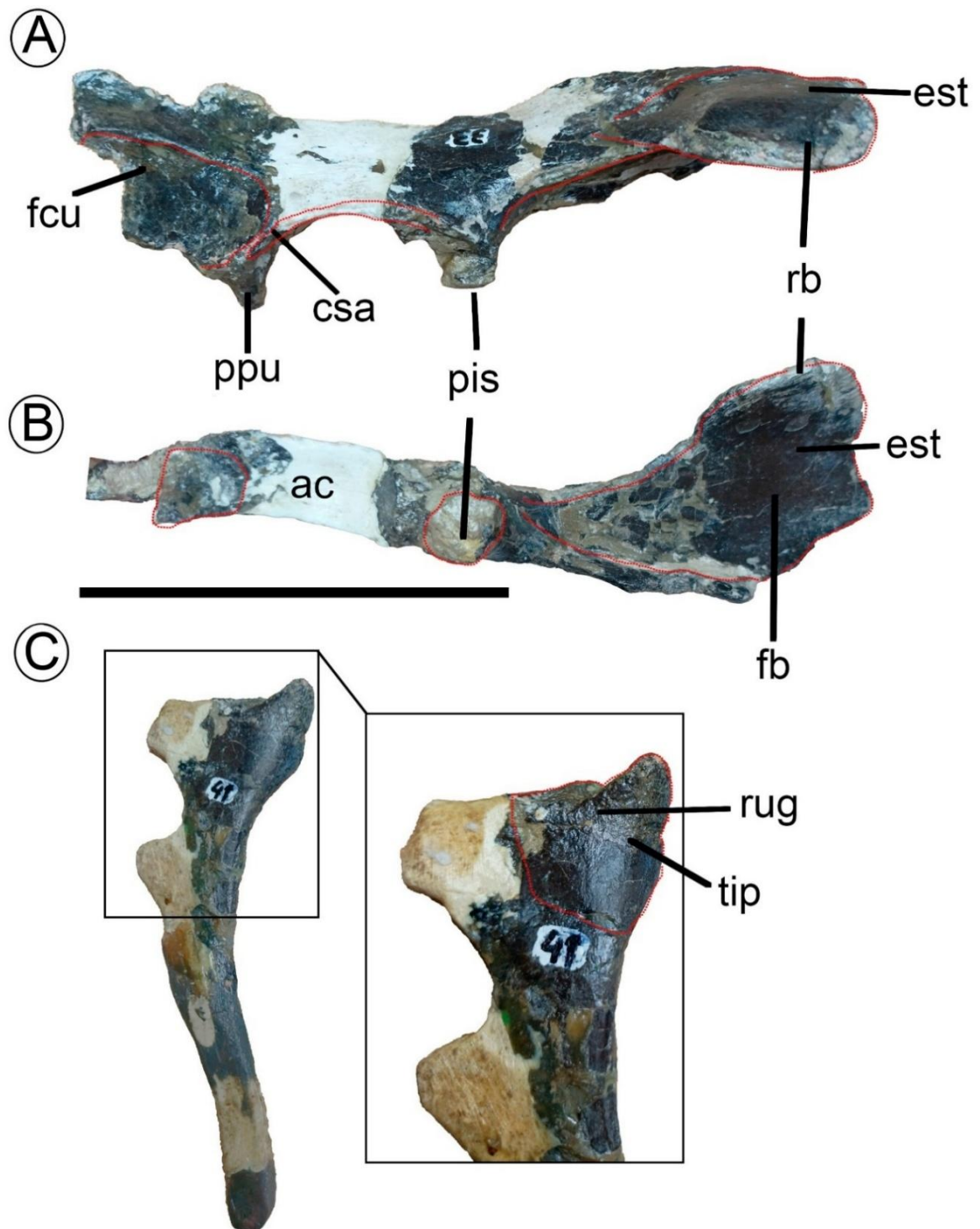
los mismos se usó el ilion izquierdo (MDT-PV 1/33), el cual es el más completo (Figs. 26A y B).

En vista lateral el ilion posee en sección anterior o preacetabular y parte de la fosa *cuppedicus* que a pesar de estar incompleta, es una depresión bien marcada en la superficie del ilion, lo que sugiere una fuerte correlación con el músculo asociado. A su lado se haya un acetábulo abierto, lo cual caracteriza a Dinosauria (Ostrom, 1973). Es una cavidad semicircular de la cadera donde se articula el fémur, delimitado en su borde dorsal por la cresta supraacetabular. Esta cresta se continúa en el extremo anterior con el pedúnculo púbico que es una protuberancia prominente que se proyecta hacia abajo y se articula con el pubis. La otra protuberancia que continúa la cresta supraacetabular en el extremo posterior es el pedúnculo isquiático, que sirve como punto de articulación para el isquion (Fig. 26A). Desde la parte distal del pedúnculo isquiático se levanta la repisa *brevis*. Esta es un borde óseo que se extiende a lo largo de la superficie lateral y posterior del ilion, dando lugar a la fosa *brevis*. Estas estructuras, repisa y fosa están bien marcadas y con estriaciones presentes, lo que sugiere un área extensa para la inserción muscular (Fig. 26B).

El isquion (Fig. 26 C) (MDT-PV 1/41), se encuentra muy incompleto y carece de buena parte de su borde anterior y casi toda la parte distal del mismo. Se conserva el tubérculo isquial proximal el cual es poco robusto, de aspecto aplanado y con algunas estriaciones.

**Tabla 6.** Abreviaturas de estructuras y posibles correlatos óseos aquí utilizadas de ilion e isquion.

Nombre completo	Abreviatura
acetábulo	<b>ac</b>
cresta supraacetabular	<b>csa</b>
estriaciones	<b>est</b>
fosa <i>brevis</i>	<b>fb</b>
fosa <i>cuppedicus</i>	<b>fcu</b>
pedúnculo isquiático	<b>pis</b>
pedúnculo púbico	<b>ppu</b>
repisa <i>brevis</i>	<b>rb</b>
tuberculo isquial proximal	<b>tip</b>



**Figura 26.** A) Ilion de *A. darwini* en vista lateral. B) Ilion en vista ventral. C) Isquion en vista lateral. Escala 10 cm. Ver abreviaturas en Tabla 6.

### Fémur

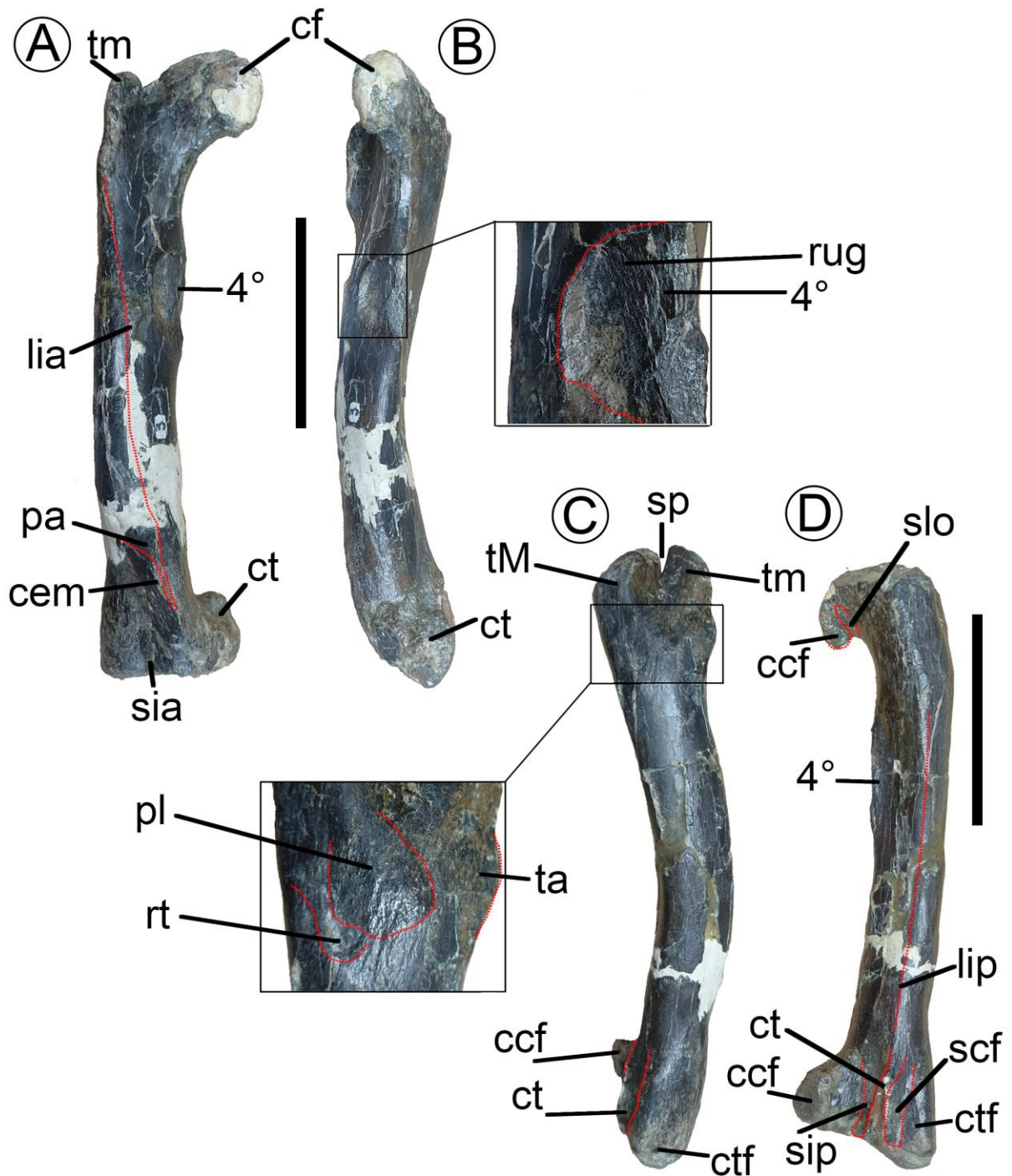
La cabeza femoral en *Aniksosaurus* en comparación con la de *Xenotarsosaurus*, es más alargada y se encuentra parcialmente incompleta. Su surco oblicuo no está tan marcado

como en el anterior, pero en vista ventral coinciden al presentar forma de gancho (Fig. 27D).

El trocánter menor está separado por una gran hendidura o surco proximal del trocánter mayor. El primero es más grande, alto y robusto, con una forma alada y con un pequeño lóbulo distal "trocánter accesorio" que posee estriaciones bien profundas (Fig. 27C). La protuberancia lateral está muy marcada y presenta anteroproximalmente una depresión elíptica profunda, la cual, coincide en posición anatómica con la repisa trocantérica de *Xenotarsosaurus* (detalle de la Fig. 27C). El cuarto trocánter está incompleto y es largo proximodistalmente. En vista medial del cuarto trocánter, se observa una depresión rugosa bien marcada que sugiere una fuerte inserción muscular (detalle de la Fig. 27B). La línea intermuscular anterior está menos proyectada distalmente que en *Xenotarsosaurus*, pero es notoria (Fig. 27A). La protuberancia anterolateral no es visible en su totalidad *Aniksosaurus*, ya que esa porción del hueso está incompleta. Por debajo de la misma se hayan estriaciones bien marcadas que se extienden hasta el surco intercondilar anterior, el cual es menos deprimido que en *Xenotarsosaurus* (Fig. 27A).

La línea intermuscular posterior comienza al mismo nivel que el cuarto trocánter en vista lateral y termina distalmente en la porción proximal del surco intercondilar. En este surco se evidencian estriaciones (Fig. 27D).

A diferencia de *Xenotarsosaurus*, la porción distal del fémur posee un cóndilo tibial con forma de gancho que se proyecta proximalmente (Fig. 27A). Además de varias estriaciones en el cóndilo fibular, sin presentar una cresta fibular visible o marcada (Fig. 27C).



**Figura 27.** Fémur de *A. darwini*. A) Vista anteromedial. B) Vista medial, con detalle de la depresión rugosa asociada al cuarto trocánter. C) Vista posterior. D) Vista lateral, con detalle en la depresión elíptica y trocánter accesorio. Escala 10 cm. Ver abreviaturas en Tabla 2.

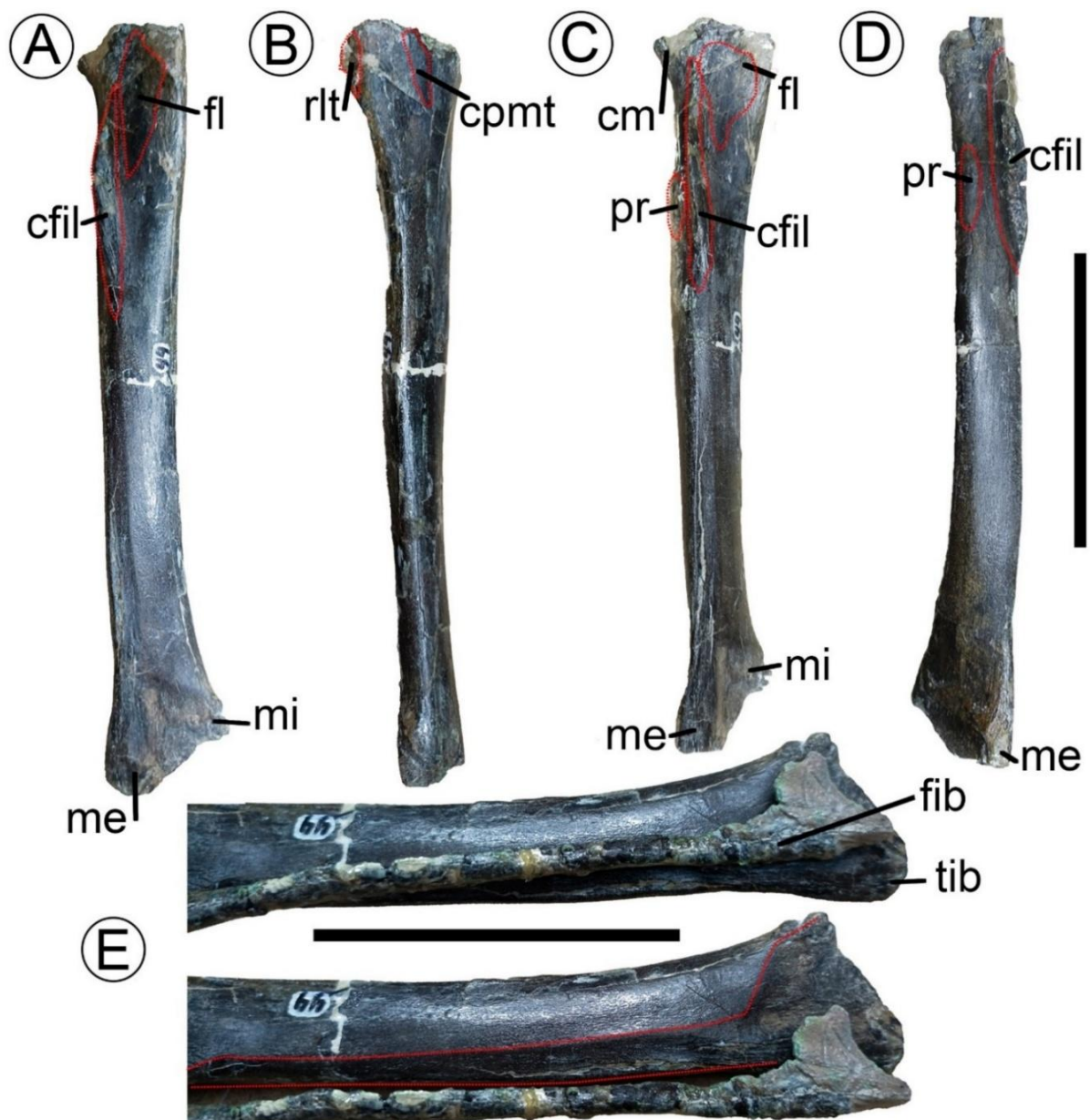
### Tibia

En la tibia de *Aniksosaurus* (Fig. 28) los extremos se encuentran incompletos, por lo que no se preservaron sus cóndilos, maléolos y la parte más proximal de la cresta cnemial (Fig. 28A y C). El cóndilo lateral está ausente y es posible observar estriaciones en la sección que se logró conservar de la cresta cnemial (Fig. 28B), así como en el cóndilo

medial, y en la fosa lateral (Fig. 28A y C). Dichas estriaciones son menos notorias que en *Xenotarsosaurus*.

La cresta fibular lateral está bien definida como un reborde más fino y marcado que en *Xenotarsosaurus*, ubicado en el tercio proximal de la tibia (Fig. 28A, C y D). La diáfisis tibial en su vista lateral tiene una faceta distintiva para la articulación con la fíbula (Fig. 28E), es posible que esta faceta incluya la impresión del proceso ascendente del astrágalo, en su extremo más distal. El promontorio, tiene una forma más redondeada y sobresaliente pero las marcas musculares son menos notorias (Fig. 28C y D).

El maléolo lateral/externo y medial/interno en vista posterior presentan estriaciones a pesar de encontrarse parcialmente incompletos (Fig. 28D).



**Figura 28.** Tibia de *A. darwini*. A) Vista anterior. B) Vista medial. C) Vista medial. D) Vista posterior. E) Detalle del extremo distal de tibia y fíbula en vista anterolateral. Se observa en la tibia la faceta para la articulación con la fíbula. Escala 10 cm. Ver abreviaturas en Tabla 3.

### Fíbula

La fíbula (Fig. 29) está incompleta en sus extremos proximal y distal. Su estado de conservación impide identificar la presencia de correlatos como marcas musculares. No es observable el tubérculo iliofibular pero es notorio el surco fibular (Fig. 29B).



**Figura 29.** Fíbula de *A. darwini*. A) Vista lateral. B) Vista posteromedial. Nota: los extremos proximal y distal están hipotéticamente reconstruidos. Escala 10 cm. Ver abreviaturas en tabla 4.

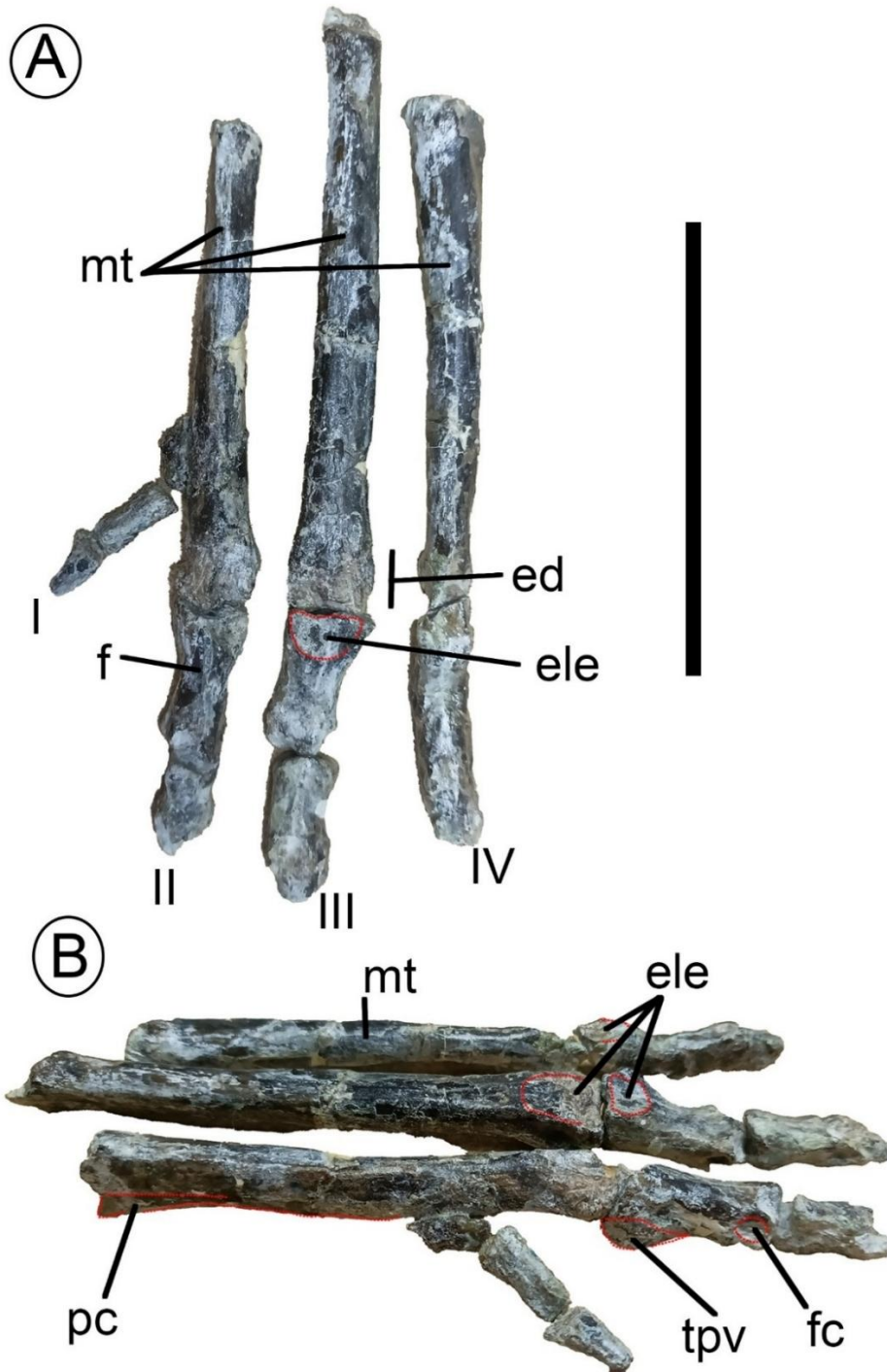
### Pie

En el pie de *Aniksosaurus* (Fig. 30), las superficies tarsales presentan estriaciones en su extremo proximal a pesar de estar parcialmente preservadas. Los extremos distales mejor conservados son los pertenecientes al metatarso II y III, y presentan expansiones distales con fosas colaterales al igual que todas las falanges recuperadas. En la

superficie ventral de cada metatarso se puede observar una cresta plantar (Novas *et al.*, 2018). También, puede observarse, una depresión anterior somera y con un contorno subcircular, posiblemente para el ligamento extensor, la cual se observa mas claramente en la falange mas proximal y el metatarso del dedo III. Es notorio tambien un talon proximoventral (Novas *et al.*, 2018) en la falange mas proximal del dedo II.

**Tabla 7.** Abreviaturas de estructuras óseas y posibles correlatos del pie de *Aniksosaurus*.

<b>Nombre completo</b>	<b>Abreviación</b>
cresta plantar	<b>pc</b>
excavación del ligamento extensor	<b>ele</b>
expansiones distales	<b>ed</b>
falange	<b>f</b>
foramen colateral	<b>fc</b>
metatarso	<b>mt</b>
talón proximoventral	<b>tpv</b>



**Figura 30.** Pie de *A. darwini*. A) Vista anterior. B) Vista anterolateral. Los números indican cada dedo.  
Escala 10 cm.

## B. ANATOMÍA BLANDA

Para identificar los niveles de inferencia, fue indispensable establecer la homologación de los nombres musculares entre los taxones de interés (Crocodylia y Aves). Los nombres y abreviaturas de la anatomía muscular y sus homólogos, fueron tomados de Carrano y Hutchinson (2002) y Lacerda *et al.* (2023), (Tabla 8). Las abreviaturas de los

músculos en aves fueron usadas para indicar la ubicación de los mismos en las figuras de esta sección.

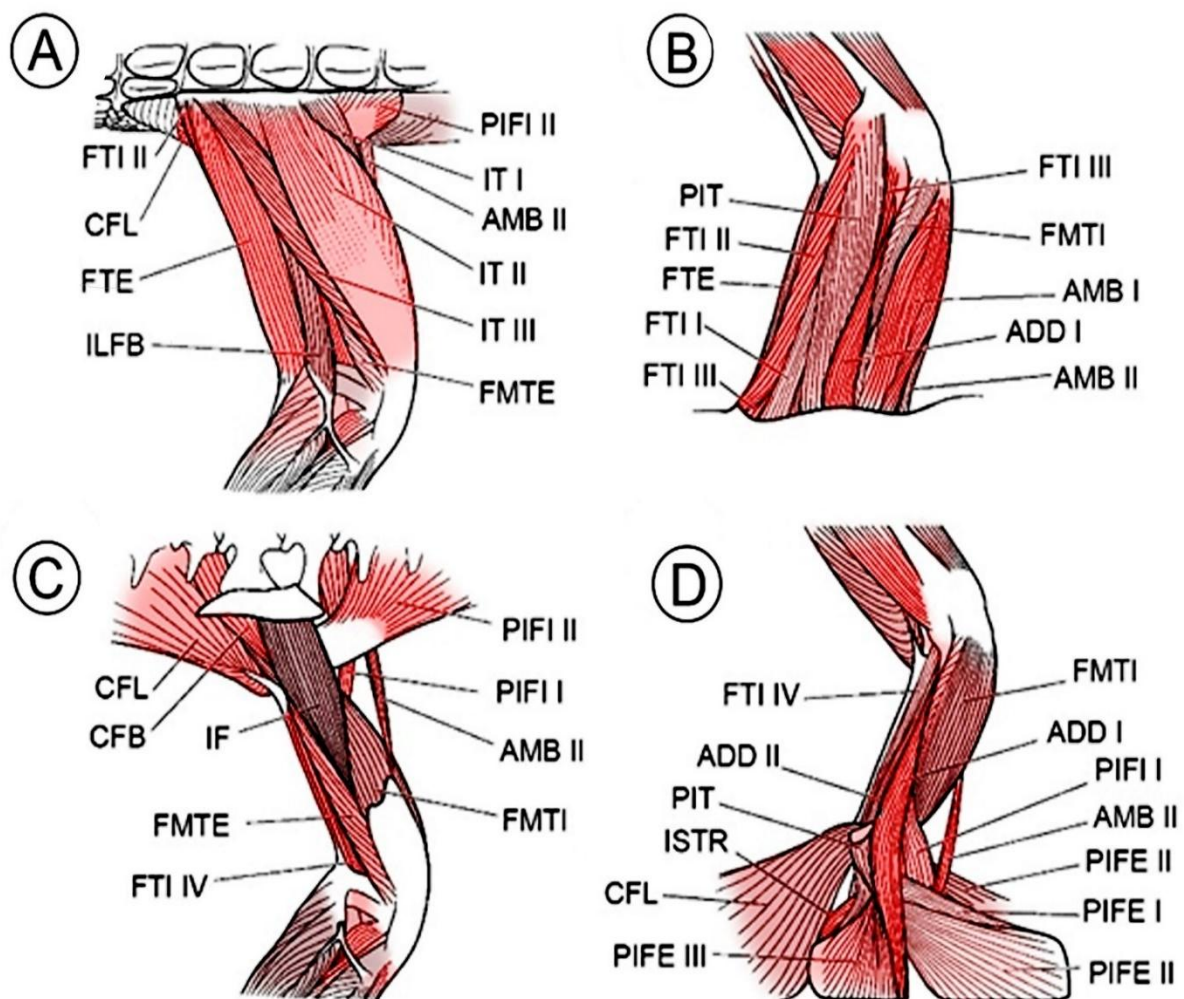
**Tabla 8.** Homologías musculares en Arcosauria basada y/o modificada de Carrano y Hutchinson (2002) y Lacerda *et al.* (2023). Entre paréntesis, la abreviatura de cada musculo.

<b>COCRODYLIA</b>	<b>AVES</b>
<i>Caudofemoralis brevis</i> (CFB)	<i>Caudofemoralis pars pelvica</i> (CFP)
<i>Caudofemoralis longus</i> (CFL)	<i>Caudofemoralis pars caudalis</i> (CFC)
<i>Iliotibialis</i> I (IT I)	<i>Iliotibialis cranialis</i> (IC)
<i>Iliotibialis</i> II (IT II)	<i>Iliotibialis lateralis</i> (IL)
<i>Iliotibialis</i> III (IT III)	
<i>Ambiens</i> I y II (AMB I – II)	<i>Ambiens</i> (AMB)
<i>Iliofibularis</i> (ILFB)	<i>Iliofibularis</i> (ILFB)
<i>Puboischiofemoralis internus</i> I (PIFI I)	<i>Iliofemoralis internus</i> (IFI)
<i>Puboischiofemoralis internus</i> II (PIFI II)	<i>Iliotrochantericus cranialis</i> (ITCR) y <i>medius</i> (ITM)
<i>Iliofemoralis</i> (IF)	<i>Iliofemoralis externus</i> (IFE) <i>Iliotrochantericus caudalis</i> (ITC)
<i>Flexor tibialis internus</i> I (FTI I)	-
<i>Flexor tibialis internus</i> II (FTI II)	-
<i>Flexor tibialis internus</i> III (FTI III)	<i>Flexor cruris medialis</i> (FCM)
<i>Flexor tibialis internus</i> IV (puede estar ausente) (FTI IV)	-
<i>Flexor tibialis externus</i> (FTE)	<i>Flexor cruris lateralis pars pelvica</i> (FCLP)
<i>Puboisquiofemoralis externus</i> I (PIFE I)	<i>Obturatorius lateralis</i> (OL)
<i>Puboisquiofemoralis externus</i> II (PIFE II)	<i>Obturatorius mediales</i> (OM)
<i>Puboisquiofemoralis externus</i> III (PIFE III)	-
<i>Puboischiotibialis</i> (PIT)	-
<i>Ischiotrochantericus</i> (ISTR)	<i>Ischiofemoralis</i> (ISF)
<i>Adductor femoris</i> I (ADD I)	<i>Puboischiofemoralis pars medialis</i> (PIFM)
<i>Adductor femoris</i> II (ADD II)	<i>Puboischiofemoralis pars lateralis</i> (PIFL)
<i>Femorotibialis externus</i> (FMTE)	<i>Femorotibialis lateralis</i> (FMTL)
<i>Femorotibialis internus</i> (FMTI)	<i>Femorotibialis intermedius</i> (FMTIM) y <i>femorotibialis mediales</i> (FMTM)
<i>Gastrocnemius externus</i> (GE)	<i>Gastrocnemius pars lateralis</i> (GL) e <i>intermedio</i> (GIM)
<i>Gastrocnemius internus</i> (GI)	<i>Gastrocnemius pars medialis</i> (GM)
<i>Flexor digitorum longus</i> (FDL)	<i>Flexor digitorum longus</i>
<i>Flexor digitorum brevis</i> (FDB)	-
<i>Flexor hallucis longus</i> (FHL)	<i>Flexor hallucis longus</i>
<i>Extensor digitorum longus</i> (EDL)	<i>Extensor digitorum longus</i>
<i>Extensor digitorum brevis</i> (EDB)	-
<i>Extensor hallucis longus</i> (EHL)	<i>Extensor hallucis longus</i>
<i>Tibialis anterior</i> (TA)	<i>Tibialis cranialis</i> (TC)
<i>Popliteus</i> (POP)	<i>Popliteus</i>
<i>Fibularis longus</i> (FL)	<i>Fibularis longus</i>
<i>Fibularis brevis</i> (FB)	<i>Fibularis brevis</i>

## Músculos identificados en cocodrilos y aves ordenados de proximal a distal según su origen

De acuerdo con Moore *et al.* (2020) , se define origen al lugar de fijación más próximo del músculo, que generalmente permanece fijo durante la contracción, e inserción al lugar de fijación más distal del músculo, que se desplaza durante la contracción.

Aunque algunos músculos tienen múltiples puntos de origen, y su ubicación puede ser motivo de debate, estos aspectos se tratarán de manera específica en cada caso. Los mismos serán descritos siguiendo un enfoque próximo-distal para facilitar la comparación entre los distintos grupos analizados. Además, las descripciones estarán acompañadas de fotografías de las disecciones realizadas, donde se indicó mediante un triángulo . No obstante, en el caso de *Alligator*, algunos músculos no eran visibles en el registro fotográfico, por lo que se incluyen las siguientes figuras como guía adicional para una mejor comprensión del lector (Fig. 31).

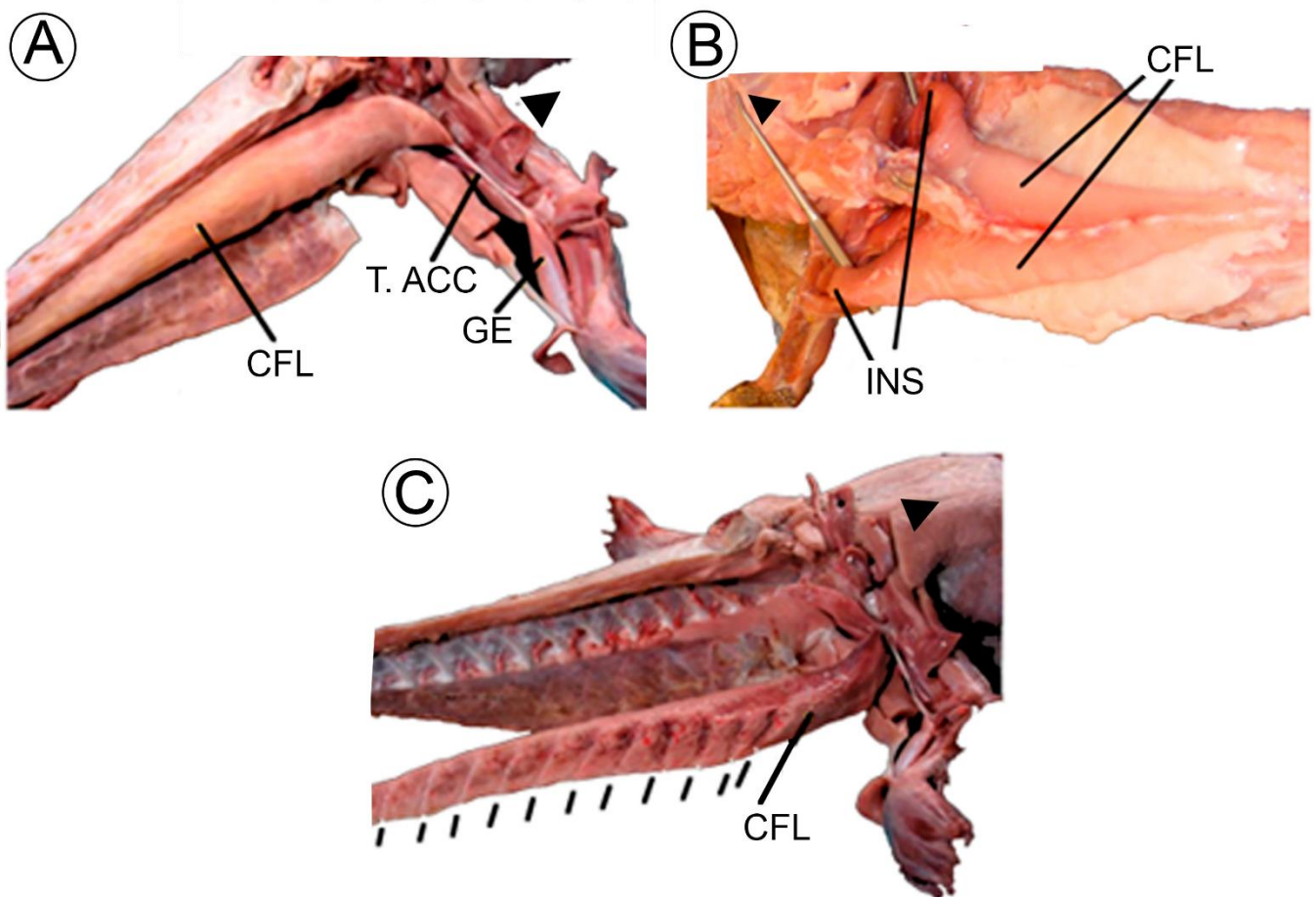


**Figura 31.** A) Vista dorsal de la musculatura proximal de la extremidad posterior derecha de *Alligator*, y B) vista ventral. C) Músculos profundos después de la eliminación de la musculatura superficial del

muslo, en vista dorsal y D) vista ventral. Esquemas modificados de Gatesy (1997). Ver abreviaciones en Tabla 8.

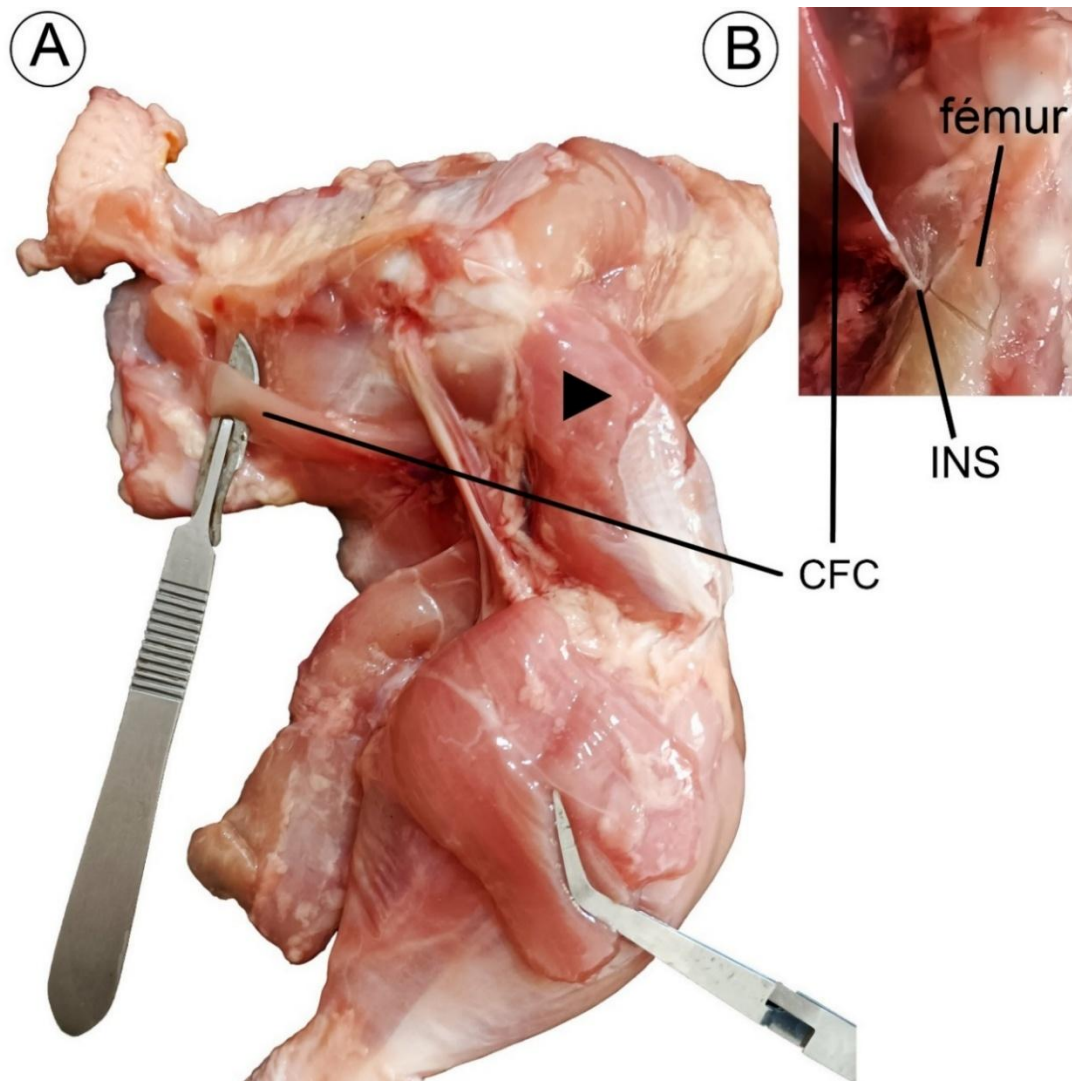
- *Musculus caudofemoralis longus* (CFL)

Este músculo (Fig. 31) tiene su origen en la parte ventral de las primeras vértebras caudales, principalmente en las superficies laterales de los arcos hemales del primero al doceavo, cuerpos vertebrales y posiblemente desde el tercero al decimoquinto proceso transversal en *Alligator mississippiensis* (Woodward Ballard y Farlow, 2023). Se inserta mediante un tendón en la cara medial del cuarto trocánter del fémur, junto a un tendón accesorio que llega a la zona distal lateroposterior del fémur de donde se conecta con el *m. gastrocnemius pars lateralis*. En aves, el *m. caudofemoralis pars caudalis* puede presentar una versión vestigial que se origina en el pigóstilo ventral y se inserta posterolateralmente en el fémur únicamente (Fig. 32) o puede estar ausente como en *Rhea* (Gatesy, 1990 y Picasso, 2010).



**Figura 31.** Disección de *A. mississippiensis* en vista ventral; A) CFL, en vista, su tendón accesorio (T. ACC) en conexión con GE. B) y tendón accesorio (T. ACC). B) CFL, en vista ventral con su inserción en el 4° del fémur (INS). C) Cara medial del CFL expuesta. Las flechas cortas y negras indican las

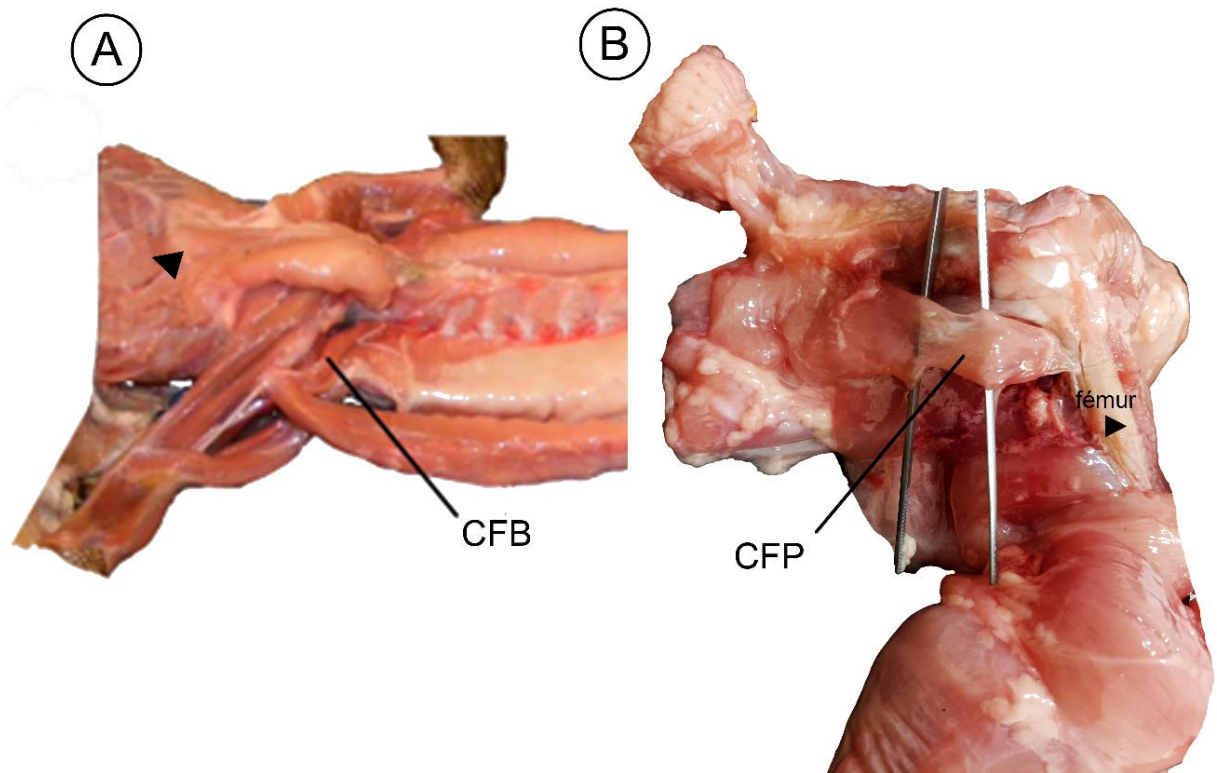
depresiones dejadas por la inserción de los arcos. B) Imagen de Lucio Ibiricu. A y C) Modificado de Woodward Ballard y Farlow (2023).



**Figura 32.** A) Vista lateral de la pata derecha de *Gallus domesticus* donde se señala el músculo CFC, equivalente de CFL. B) Detalle de la inserción tendinosa de este musculo en el fémur del ave (INS).

- *Musculus caudofemoralis brevis* (CFB)

En los cocodrilos, este músculo se origina en el margen lateral postacetabular del ilion, en las últimas vértebras sacras y las primeras caudales, así como en la base de los procesos transversos. Su inserción se encuentra en el lado lateral del cuarto trocánter (Cerroni *et al.*, 2024 y referencias allí citadas) (Fig. 33A). En las aves, su homólogo, el *m. caudofemoralis pars pelvica* (CFP), conserva un origen similar, aunque reducido a algunas fibras de la primera vértebra caudal, con una inserción similar a la observada en los cocodrilos, es decir en la superficie próximo posterior del fémur (Fig. 33B) (Picasso , 2010).

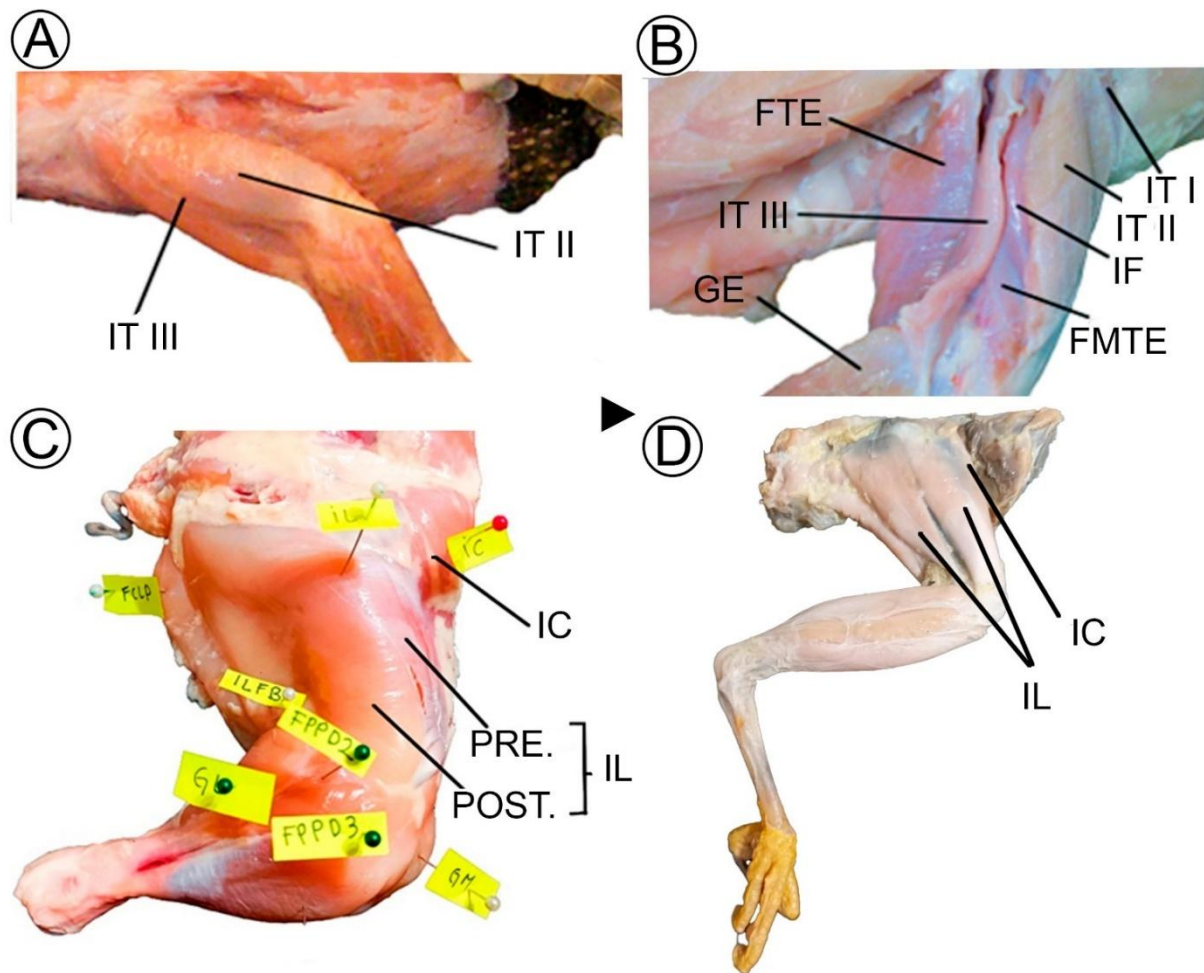


**Figura 33.** A) Vista ventral de aligátor donde se señala el CFB y B) vista lateral del miembro posterior de *Gallus domesticus*. Se han retirado IT I-III e ILFB para señalar a CFP.

- *Musculi iliotibiales I, II y III* (IT I - III).

Estos grandes músculos que cubren casi todo el lateral del ilion y fémur conforman el grupo *triceps femoralis*. Tanto en cocodrilos como en aves, está compuesto por tres cabezas que se originan anteroposteriormente en la superficie dorsal de la lámina ilíaca con inserciones tendinosas salvo en algunos grupos de aves, donde la inserción es carnosa (Picasso, 2010). En cocodrilos, los músculos iliotibiales se denominan IT I-III. En aves, el IT I es homólogo al *m. iliotibialis cranialis*, mientras que el IT II corresponde al *m. iliotibialis lateralis pars preacetabularis*, y el IT III al *m. iliotibialis lateralis pars postacetabularis*.

En cocodrilos la inserción de las tres cabezas y otros músculos como el *m. ambiens* y *m. femorotibialis internus* (FMTI) ocurre de manera distal en un único tendón extensor que se inserta sobre la parte anterior de la tibia o cresta cnemial (Fig. 34A y B) (Cerroni *et al.*, 2024 y Reilly, *et al.*, 2005). Mientras que en aves, el *iliotibialis cranialis* (IC) se inserta medial proximalmente en el tibiotarso, y el *iliotibialis cranialis* (IL) se inserta en el ligamento patelar (rotuliano) (Fig. 34C y D) (Picasso, 2010 y König *et al.*, 2016).



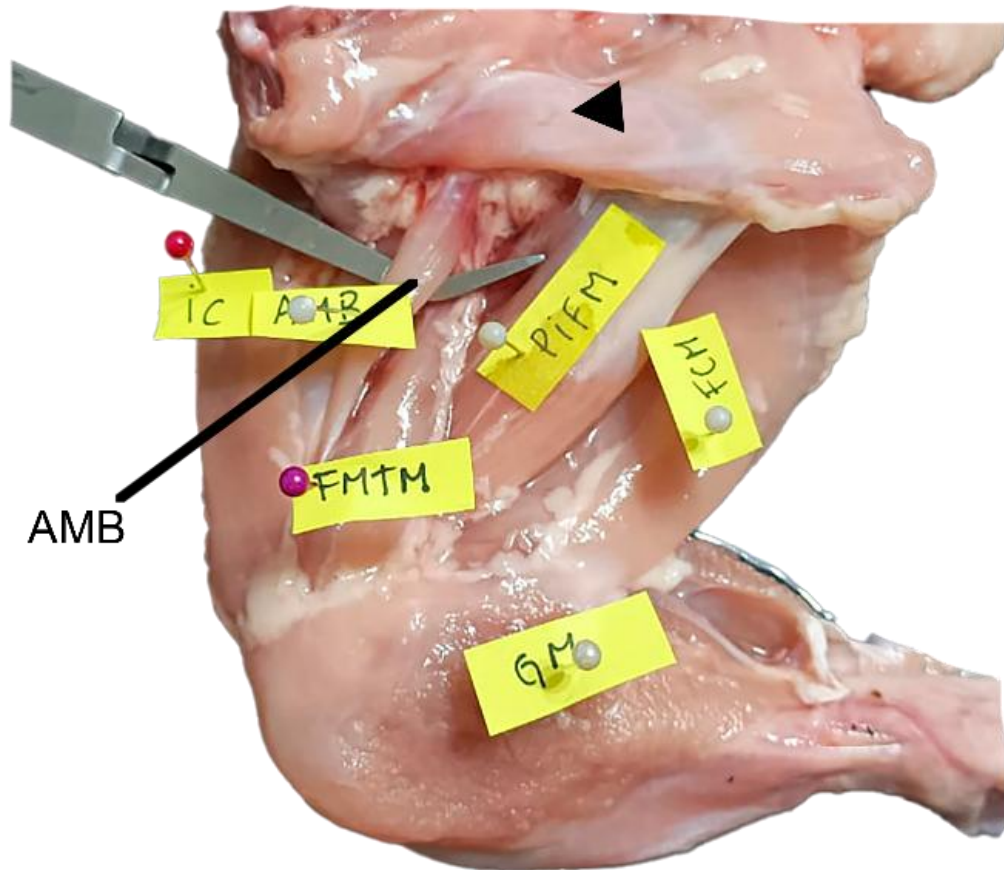
**Figura 34.** A) Vista dorsal de *A. mississippiensis* (Lucio Ibiricu) donde se señalan IT II y III. B) Vista dorsolateral de la pata derecha donde se puede observar a IT I-III de *Crocodylus porosus* Tomado de Klinkhamer *et al.* (2017). C) Vista dorsolateral de pata de *Gallus domesticus*, PRE: *m. preacetabularis*, POST: *m. postacetabularis*, que conforman a IL. D) Vista lateral de *Falco sparverius*.

- *Musculus ambiens*

En *A. mississippiensis* hay dos cabezas (Klinkhamer *et al.*, 2017). La más grande de ellas, AMB I se origina entre la unión del ilion e isquion (preacetabularmente) (Really *et al.*, 2015) y se inserta a través de un tendón extensor común con los músculos *m. iliobtibialis* (IT I-III) y el *m. femorotibialis* en la cresta cnemial. Mientras que el AMB II se origina desde la base del pubis y se inserta distalmente con el *m. gastrocnemio*, aunque su inserción puede no estar del todo clara según Otero *et al.* (2010, y referencias allí citadas).

Cuando existe una sola cabeza, como en reptiles actuales no cocodrilianos, esta se origina en el tubérculo púbico (o proceso *ambiens*) y se inserta en la cresta cnemial, junto a otros músculos y a la cabeza externa del *m. gastrocnemius* (Fig. 31). En aves este músculo se origina en el tubérculo preacetabular del ilion y se inserta principalmente en

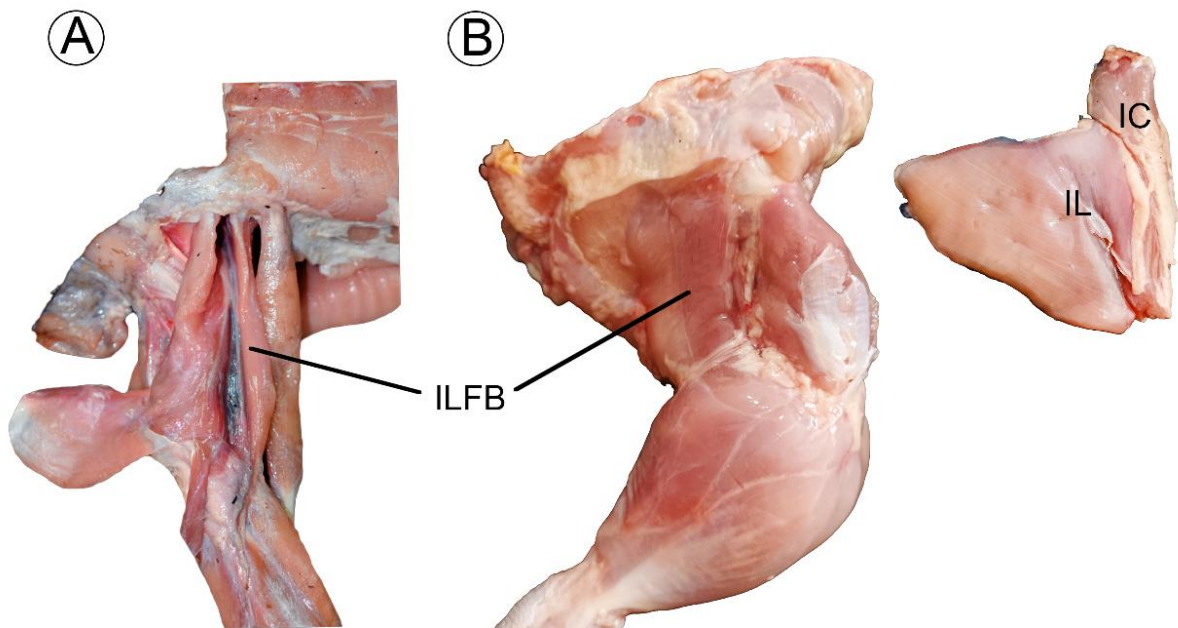
el ligamento patelar (Fig. 35) (Picasso, 2010), aunque presenta un tendón accesorio que se une a la cabeza externa del músculo gastrocnemio (Cerroni *et al.*, 2024). Por otro lado, König *et al.* (2016) menciona que este tendón accesorio también se conecta a las membranas tendinosas de los músculos flexores de los dedos II a IV.



**Figura 35.** Músculo *ambiens* en *Gallus domesticus*, vista medial del miembro inferior.

- *Musculus Iliofibularis* (ILFB)

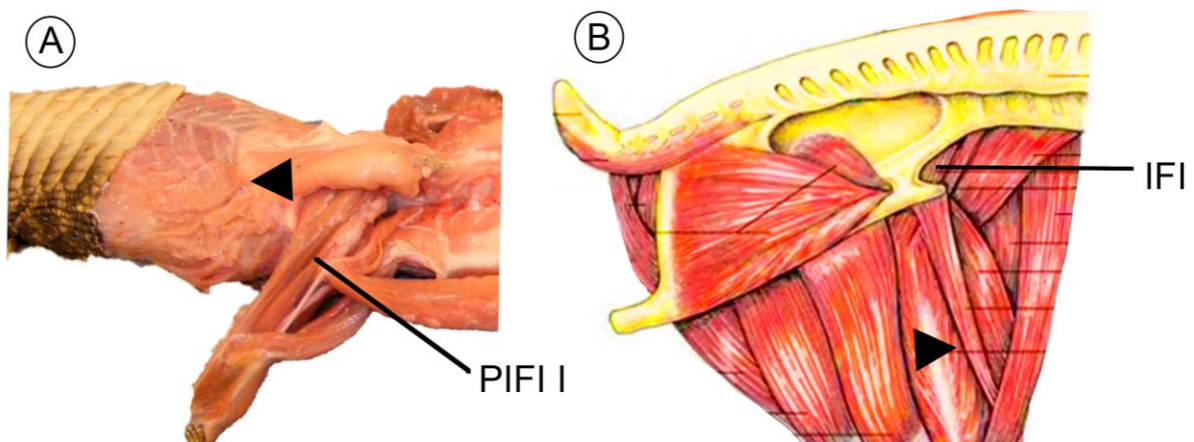
El músculo *m. iliofibularis* se ubica por debajo de los *mm. Iliotibiales* y anterior al grupo flexor cruris (FTE y FTI). En cocodrilos, se origina dorsolateralmente en la cresta iliaca. Se inserta en el tubérculo iliofibular y tiene una inserción adicional en el origen del *m. gastrocnemius internus*, cerca del tendón secundario del *m. caudofemoralis longus* (Fig. 36A) (Cerroni *et al.*, 2024). En aves, su origen es carnoso en la cresta ilíaca postacetabular, ventral al *m. iliotibialis lateralis*, insertándose en la fíbula (Fig. 36B) (König *et al.*, 2016).



**Figura 36.** A) Vista dorsolateral que muestra del músculo iliofemoral ILFB en *Caiman yacare*, tomado de Pereyra *et al.* (2023). B) Vista lateral del miembro posterior de *Gallus domesticus*, con IL e IC retirados y colocados a un lado para indicar la posición del ILFB.

- *Musculus puboischiofemoralis internus I* (PIFI I)

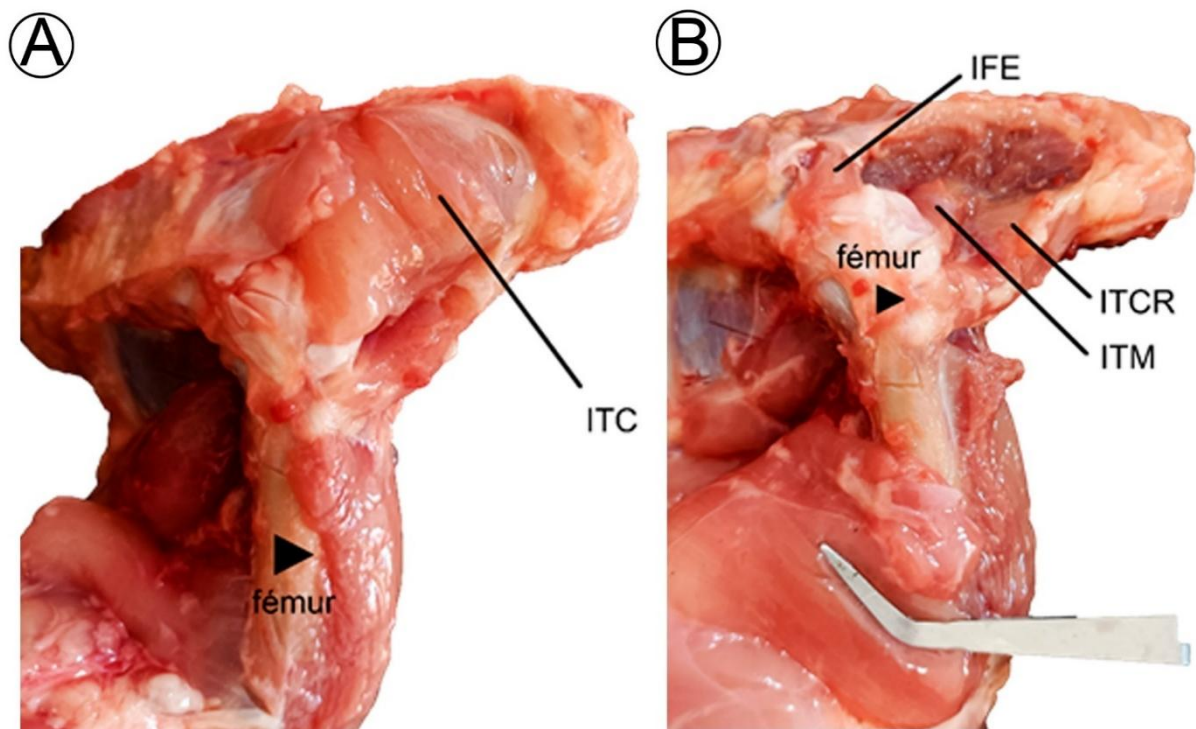
En cocodrilos PIFI I tiene un origen compartido anteroventral en el ilion cercano al isquion y ventral de las costillas sacras y se inserta por medio de un tendón que se ancla anteromedialmente al 4° anterior a la inserción del CFL (Fig. 31 y 37A) (Fechner, 2009). En aves, este músculo posee menor tamaño con relación al resto del cuerpo y es el *m. iliofemoralis internus* (IFI). La inserción es similar a cocodrilos ya que, el IFI se origina en la fosa preacetabular (Picasso, 2010), y se inserta en la superficie proximal medial del fémur proximal (Fig. 37B).



**Figura 37.** A) Vista ventral de aligátor. B) Esquema modificado de Köning *et al.* (2016). Vista medial de *Gallus domesticus*.

- PIFI II (*musculus Iliotrochantericus cranialis* (ITCR) y *medius* (ITM))

En *A. mississippiensis* el *m. puboischiofemoralis internus II* se origina ventralmente en las vértebras dorsales o lumbares según (Really y Blob, 2003), aunque puede haber una variación en otros cocodrilos donde existe un origen lateral en al menos seis centros dorsales y ventralmente en sus procesos transversos (Cerroni, 2021). Su inserción también puede presentar variaciones con relación a si dicho músculo deriva en uno o dos tendones que se anclan en la región anteroproximal del fémur (Otero *et al.*, 2010). En las aves, el PIFI II equivale al *m. iliotrochantericus cranialis* (ITCr) y el *m. iliotrochantericus medialis* (ITM), aunque las homologías han sido objeto de debate (Carrano y Hutchinson, 2002). Estos músculos se originan lateroventralmente en la lámina preacetabular, y se insertan mediante un tendón en una estructura homóloga al trocánter accesorio ubicado en el fémur proximal anterolateralmente (Fig. 38B) (Fechner, 2009).



**Figura 38.** A) ITC en la sección preacetabular del ilion, vista lateral de *Gallus domesticus*. B) Vista lateral de ilion y fémur de *Gallus domesticus*, se ha retirado ITC para visualizar ITCR e ITM.

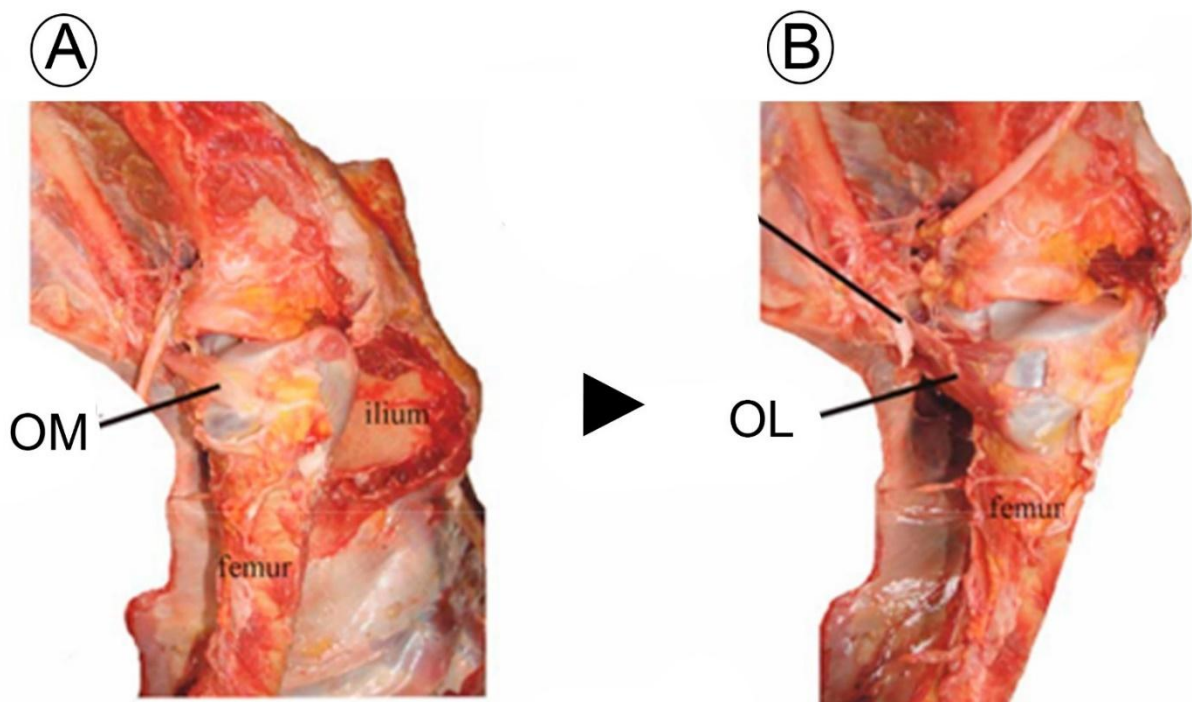
- *Musculus iliofemoralis externus* (IFE) y el *musculus iliotrochantericus caudalis* (ITC).

En cocodrilos, existe el *m. iliofemoralis* (IF) que se origina en la cresta ilíaca dorsolateralmente. Tanto su origen como inserción es carnosa, y esta última se ubica en

la superficie posterolateral del fémur. En aves, dicho músculo se divide en el *m. iliofemoralis externus* (IFE) y el *m. ilioprochantericus caudalis* (ITC) (Carrano, 2021 y referencias allí citadas). El IFE parte de la superficie laterodorsal del ilion, y se inserta tendinosamente en el correlato homólogo a la repisa trocantérica. El ITC, nace de la superficie lateral de la lámina preacetabular, anterior al IFE, y su inserción también coincide en cresta trocantérica, pero anteriormente (Fig. 38A) (Fechner, 2009).

- *Musculus puboischiofemoralis externus* (PIFE I)

En cocodrilos y aves estos músculos tienen su origen relacionado al pubis, los cuales no serán descritos en detalle, ya que, no se preserva este hueso en ninguno de los dinosaurios estudiados. En cuanto a las inserciones, estos se anclan posterolateralmente en el trocánter mayor del fémur en cocodrilos (Fig. 31). En aves PIFE I es homólogo a *m. obturatorius lateralis*, (OL) y PIFE II a *m. obturatorius medialis* (OM), el cual es de mayor tamaño (Hutchinson, 2001). Y se insertan uno contiguo al otro en el *trochanter femoris* (Fig. 39) (Carrano y Hutchinson, 2002).

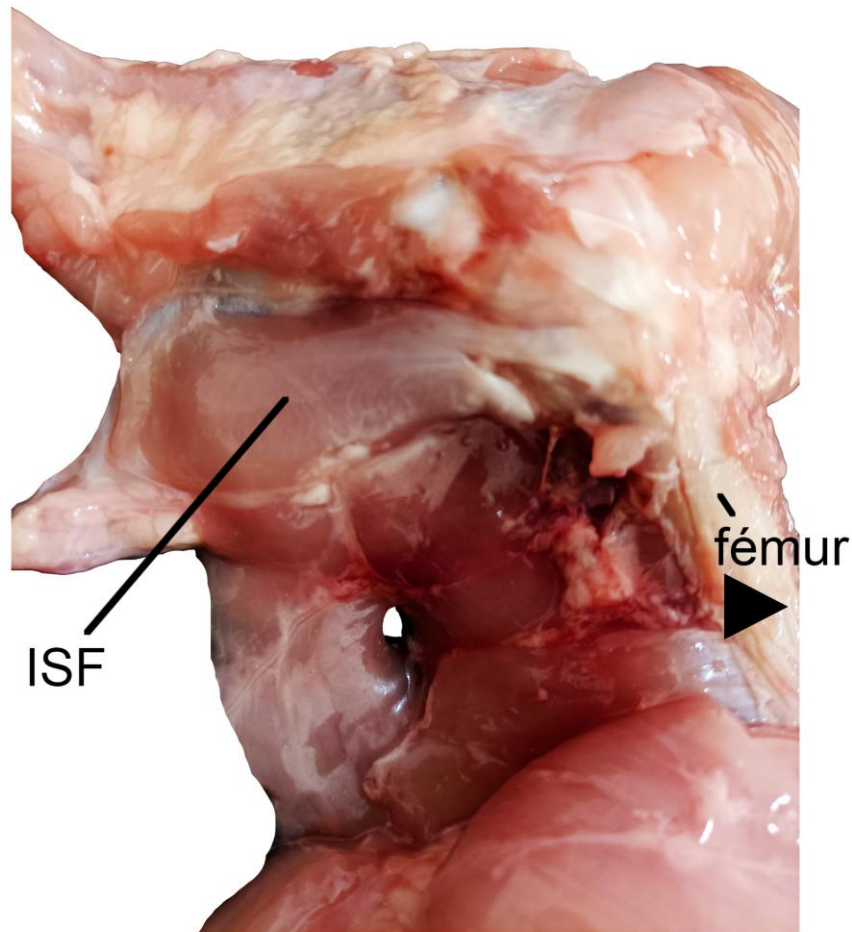


**Figura 39.** A y B) Vista posterolateral de la musculatura interna de *Rhea americana*. Figura modificada de Picasso (2010).

- *Musculus ischioprochantericus* (ISTR)

En cocodrilos este músculo es de origen carnoso y no suele dejar correlatos evidentes en el borde posteromedial del isquion que es su sitio de origen. Su inserción tendinosa

llega posterproximal al fémur, dorsal al CFL (Fig. 31D) (Cerroni, 2021; Otero, 2010). En aves, su homólogo es el *m. ischiofemoralis* (ISF), y su origen se relaciona al isquion. En este grupo, se inserta de manera similar a cocodrilos, distalmente en el *trocanter femoris* (Fig. 40) (Picasso, 2010).

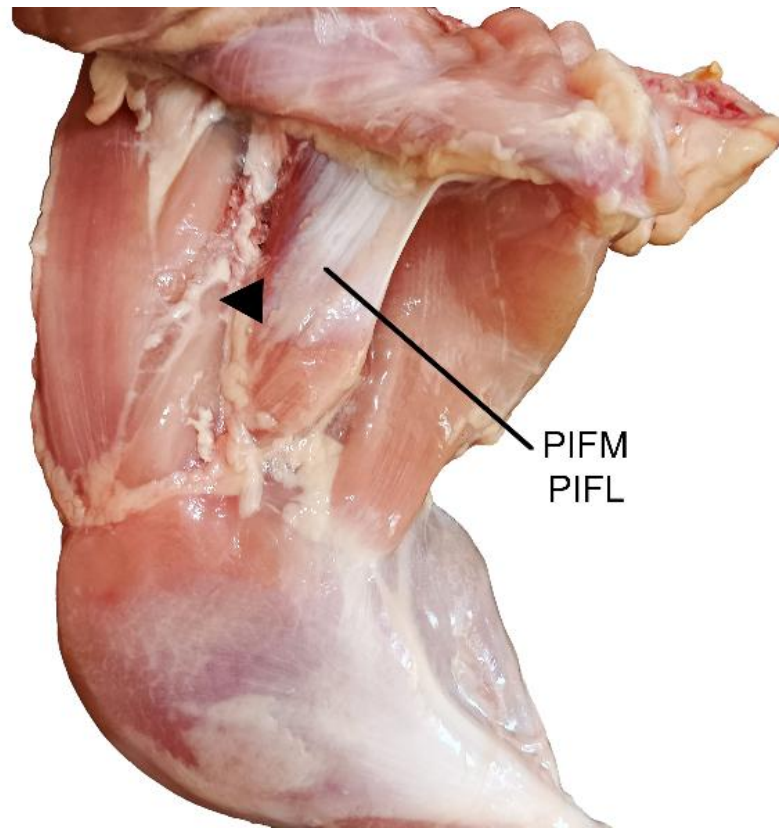


**Figura 40.** Musculatura interna del miembro posterior en vista lateral de *Gallus domesticus*, donde se ha retirado la musculatura superficial.

- *Musculi adductor femoris I y II* (ADD I-II)

En cocodrilos este grupo muscular tiene un origen relacionado a la superficie lateral del isquion, en aves es muy similar con la diferencia de que ocupa un espacio proporcionalmente mayor en la totalidad del isquion (Otero, 2010). La inserción de estos ocurre uno al lado del otro sobre la superficie posterior del fémur. ADD II es más grande que ADD I, está sobre la cresta aductora distal al cuarto trocánter (Hutchinson 2001b). ADD II se extendiéndose desde el cuarto trocánter hasta el cóndilo lateral (Fig. 31) (Fechner, 2009). Tanto en aves como en cocodrilos la inserción es topológicamente similar repitiendo el patrón.

En aves ADD I y II son homólogos a *puboischiofemorales pars medialis* y *lateralis* respectivamente (Fig. 41).



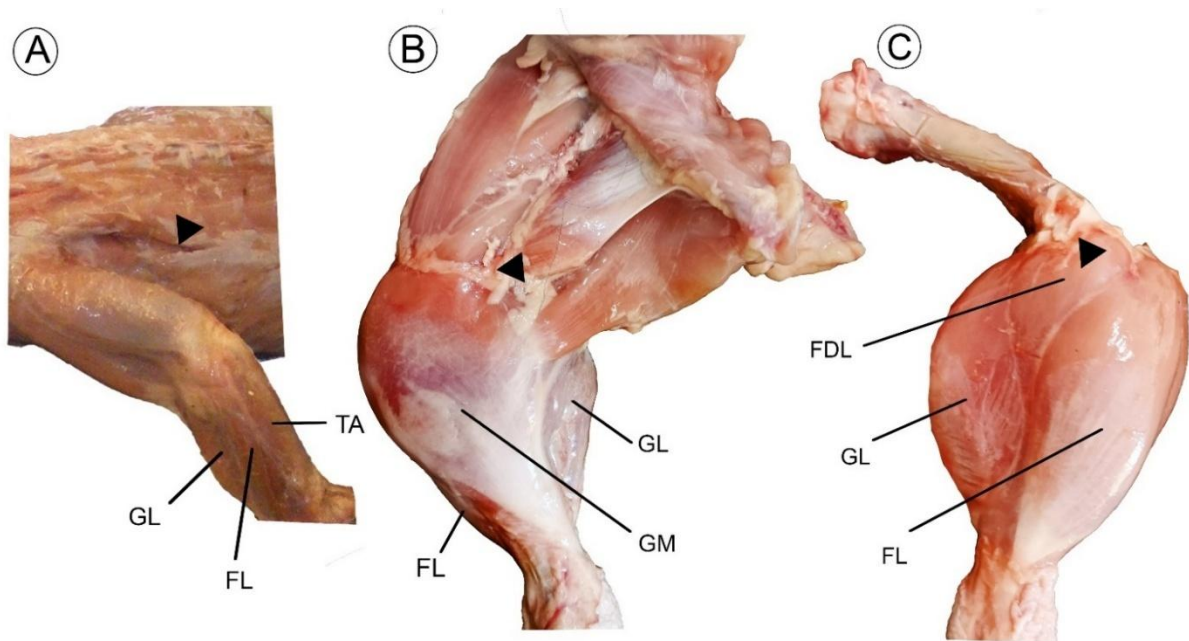
**Figura 41.** Vista medial del miembro posterior de *Gallus domesticus*.

- *Musculi gastrocnemii*

En cocodrilos, el *gastrocnemius extrernus* o *lateralis* (GL) como ya se mencionó, se origina del tendón accesorio del CFL. Su inserción ocurre mediante un tendón común con el *m. gastrocnemius internus* o *medialis* (GM) en el calcáneo y que se extiende para insertarse en los metatarsianos II-IV y en algunos casos, en la falange del dedo III (Fig. 42A) (Fechner, 2009; y Cerroni *et al.*, 2024).

En aves, el *m. gastrocnemius lateralis* (GL) se origina del cóndilo lateral femoral y proximalmente en la fibula, mientras que el *gastrocnemius intermedius* (GIM) lo hace en la fosa poplítea. Tanto GL como GIM, son homólogos a GL en dinosauria (Fig. 42B y C)

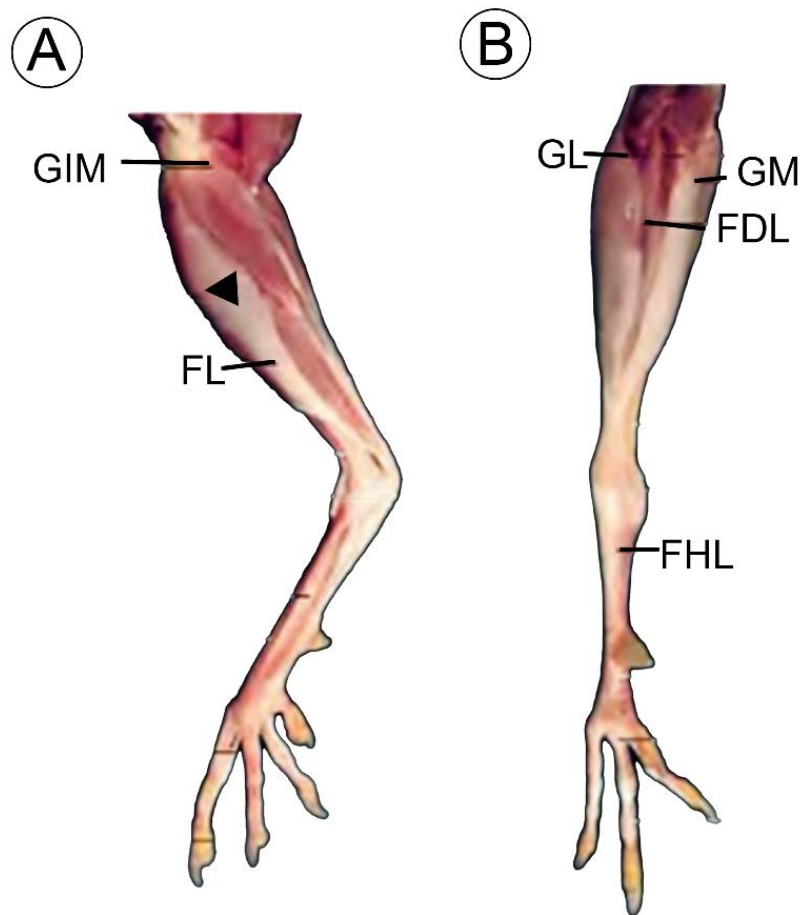
Por otro lado, el musculo *gastrocnemius medialis* (GM) se origina en la superficie medial del tibiotarso. La inserción de estos músculos es similar a cocodrilos mediante un tendón común en el hipotarso lateral y en la superficie plantar del tarsometatarso (Fig. 42B) (König *et al.*, 2016).



**Figura 42.** A) Vista lateral del miembro posterior de aligador. B) Vista ventral y C) vista lateral del miembro posterior de *Gallus domesticus*.

- *Musculus flexor digitorum longus* (FDL).

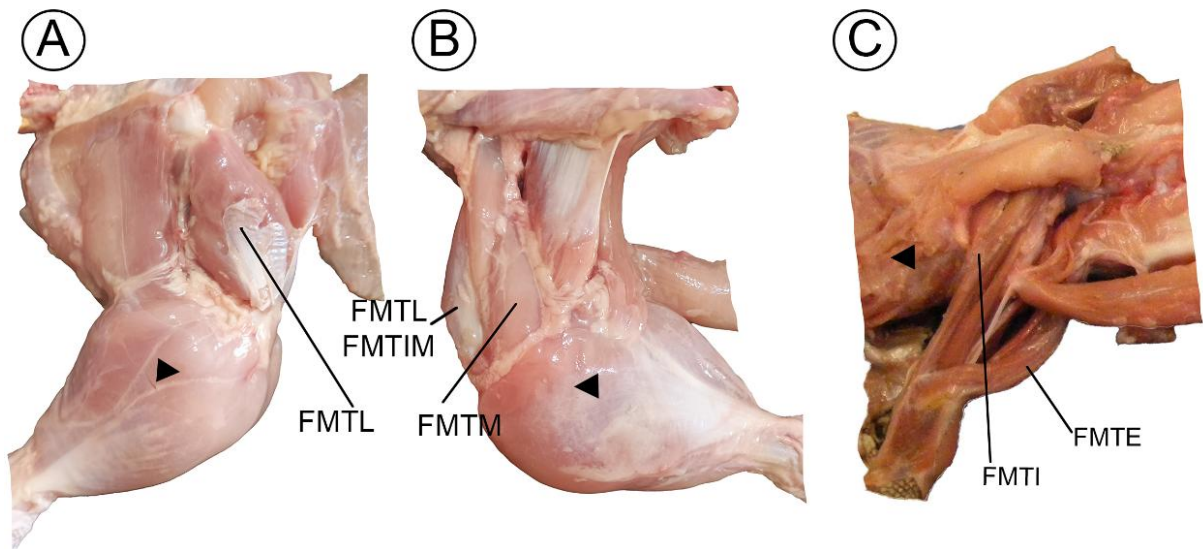
Tanto en cocodrilos como en aves, este musculo presenta varias divisiones, en su origen presenta dos cabezas (Fechner, 2009 y referencias allí citadas). En cocodrilo se origina posteriormente en el cóndilo lateral del fémur y en el extremo proximal de la superficie posterior de la fíbula. Por otro lado, en aves se origina en el extremo proximal de la superficie posterior en tibia y fíbula (Fig. 42C). En ambos casos se insertan mediante un tendón común que pasa por el surco ventral de los metatarsianos, para insertarse de manera proximoventral en los tubérculos flexores de las falanges ungueales de los dedos II, III y IV. Aunque puede haber diferencias entre ambos grupos con respecto a la vinculación de este musculo con otros tendones y como se posiciona a lo largo de su recorrido o donde se trifurca (Cerroni *et al.*, 2024 y referencias allí citadas)



**Figura 43.** A) Vista lateral y B) vista posterior, del extremo distal del miembro posterior de *Gallus domesticus*. Modificado de Köning *et al.* (2016).

- *Musculi femorotibialis* (FTME y FTMI)

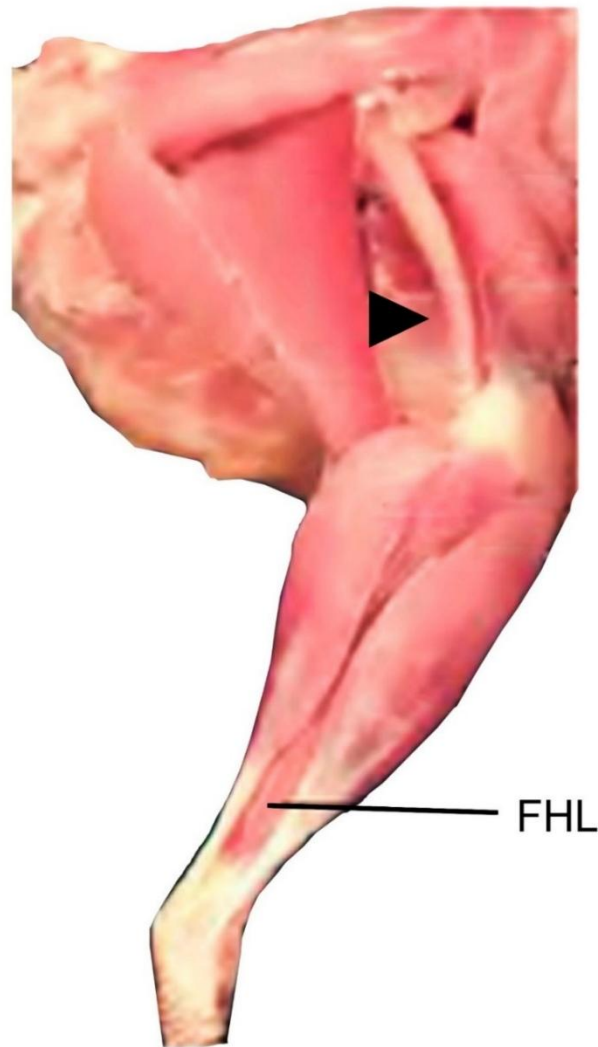
Estos músculos ocupan gran parte de la diáfisis femoral, en ambos grupos. En cocodrilos, existen el *femorotibialis externus* (FTME) y el *femorotibialis internus* (FTMI). El primero surge de la cara posterolateral y se inserta con el tendón extensor común en la cara anterior de la tibia en el extremo proximal. Mientras que el FTMI, se origina en la diáfisis sobre las superficies lateral, posterior y medial del fémur (Fig. 44C) (Fechner, 2009). En las aves, este grupo muscular consta de tres partes, el músculo *femorotibialis lateralis* (FTML) equivalente al FTME, el cual surge de la cara anterolateral de la diáfisis femoral, y los músculos *femorotibialis intermedius* (FMTIM) y *femorotibialis meddiales* (FMTM) que equivalen a FTMI. Estos músculos surgen lateral y anteromedialmente al eje del fémur, y del trocánter mayor para insertarse en crestas cnemial laterales y craneales, cresta patelar (Fig. 44A y B) (König *et al.*, 2016).



**Figura 44.** Miembro posterior de *Gallus domesticus* en A) vista lateral donde IT I-III fueron retirados. B) vista medial. C) Vista ventral de cintura pélvica y parte del miembro posterior de aligátor.

- *Musculus flexor hallucis longus* (FHL)

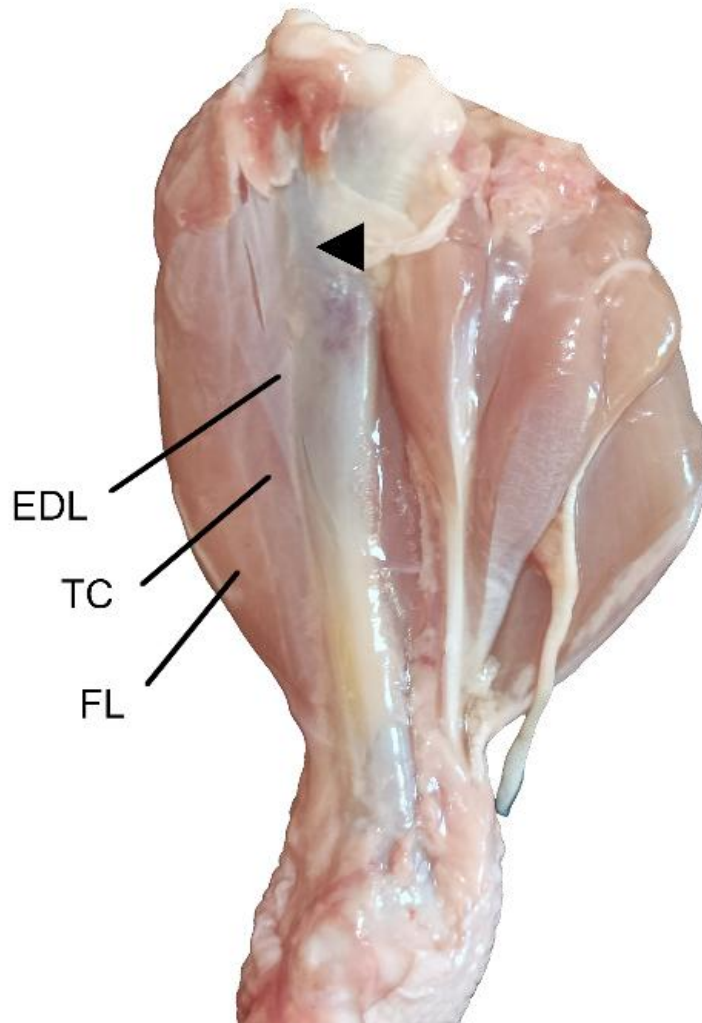
En cocodrilos, su origen corresponde al cóndilo lateral del fémur y según Cerroni (2021) puede tener un origen secundario en la fíbula proximal, por lo menos en *Caiman*; para luego insertarse ventralmente en la falange del dedo I. Mientras que en las aves (Fig. 45) surge de dos cabezas sobre el fémur, una tiene origen en la *fossa poplitea* y la otra por encima del *condylus femoralis externus* (Picasso, 2010). Se inserta a través del cartílago tibial e *hypotarsus* hacia el aspecto plantar de la falange distal del dedo I (König *et al.*, 2016)



**Figura 45.** Vista lateral del miembro posterior de *Gallus domesticus*, donde puede observarse FHL.  
Imagen modificada de Köning *et al.* (2016)

- *Musculus extensor digitorum longus* (EDL)

Este músculo en general se encuentra entre el *m. tibialis anterior* o *caranialis* (TC, ver abajo) y los demás extensores. En cocodrilos, se origina de la superficie anterior del cóndilo lateral del fémur, y se inserta en la zona próximodorsal de los metatarsos (Fechner, 2009). En aves, este musculo es el más interno en vista anterior (Fig. 46), tiene un origen carnoso ubicado anteriormente sobre la *cresta cnemialis lateralis*; al llegar al extremo distal del tarsometatarso se divide en tres ramas, cada una de ellas se dirige a todas las falanges con inserción próximodorsal en las últimas y ungueales de los dedos II-IV (König *et al.*, 2016).



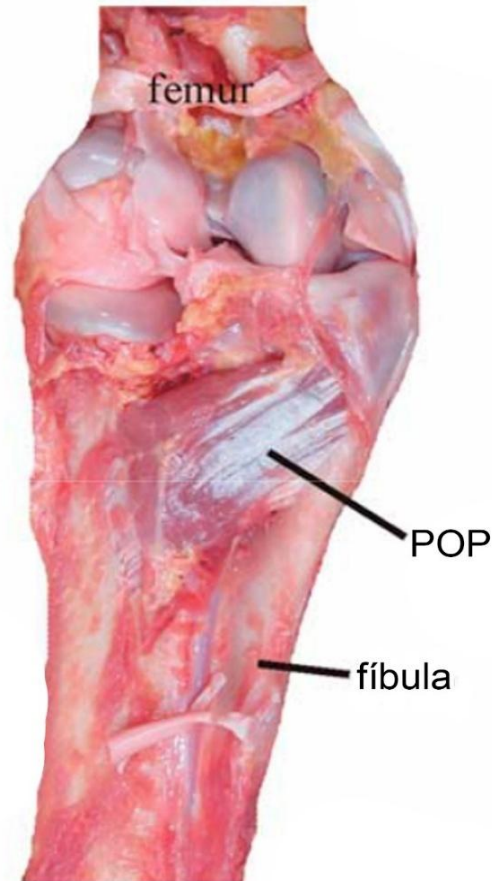
**Figura 46.** Vista medial del tibiotarso de *Gallus domesticus* donde se ha extraído *mm. gastronemii*, para poder observar a EDL cubierto por TC y FL.

- *Musculus tibialis anterior* (TA)

Este músculo es parte del grupo extensor y en cocodrilos tiene un origen carnosamente sobre la superficie anterior de la diáfisis de la tibia, mientras que la inserción es proximodorsal sobre los metatarsianos I-IV (Fechner, 2009). En *A. mississippiensis*, surge de la cara anterior y distal en fémur. También, de la tibia y fíbula proximal, para insertarse en los metatarsos. En aves, este músculo es el *tibialis cranialis* (TC; Fig. 46) presenta dos cabezas, una se ubica tendinosa y luego carnosamente en el cóndilo lateral del fémur y por otro, del borde proximal de la fíbula, insertándose en la superficie proximodorsal del tarsometatarso en una prominencia denominada *tuberositas m. tibialis cranialis* (Picasso, 2010)

- *Musculus popliteus* (POP)

En cocodrilos, el origen ocurre en el sector proximolateral de la tibia y se inserta sobre la fosa medial de la fíbula posteromedialmente. En aves, (Fig. 47) el origen es proximoposterior sobre el tibiotarso y se inserta en el área posteromedial de la fíbula (Fechner, 2009).



**Figura 47.** Vista posterior del extremo proximal del tibiotarso de *Rhea americana*. Imagen tomada de Picasso (2010)

- *Musculus extensor hallucis longus* (EHL)

En cocodrilos su origen es anterior y distal en la fíbula, y se inserta mediante un tendón dorsal al metatarso y las falanges del dígito I (Fechner, 2009). En aves existe un origen carnoso proximodorsal en el tarsometatarso y se inserta en el tubérculo extensor de la falange ungueal (Carrano y Hutchinson, 2002).

- *Musculus fibularis longus* (FL)

Este musculo en cocodrilos está ubicado anterolateralmente en la diáfisis fibular más específicamente en los dos tercios distales, y se inserta ventralmente en el calcáneo y proximalmente en el metatarso V (Fechner, 2009). En aves (Fig. 46) es lateral sobre la

cresta cnemial del tibiotarso, y su inserción ocurre en dos partes, una en el tarsometatarso junto al tendón del flexor perforatus III y IV; la segunda se inserta en el *cartilago tibialis* (Picasso, 2010).

- *Musculus fibularis brevis* (FB)

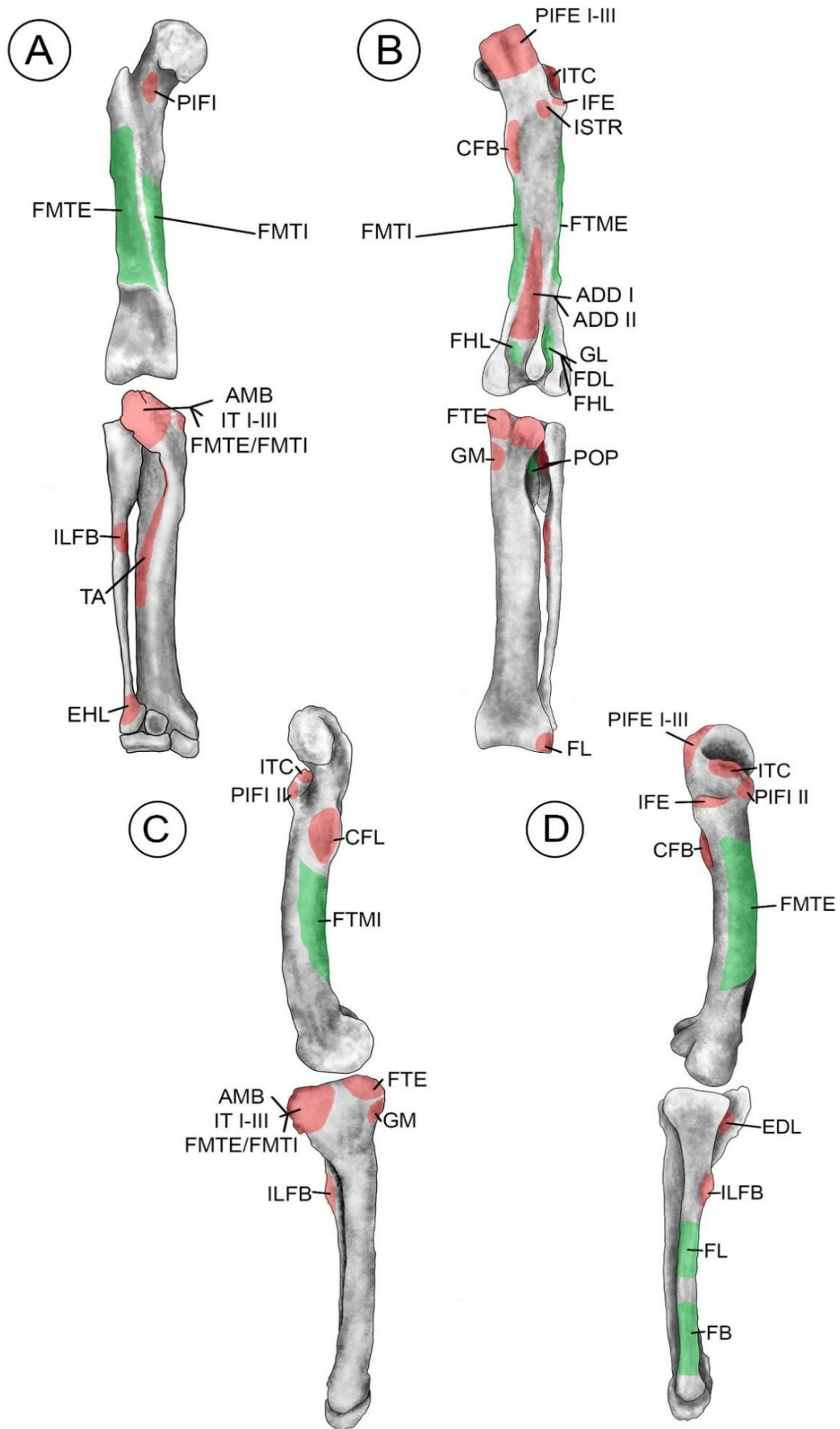
Este musculo en cocodrilos, se origina en el lateral de la fíbula en el extremo distal, justo debajo de la inserción de *mm. iliofibularis*, y se inserta en el lateral del tarso. En aves, debido a la reducción de la fíbula distalmente, el origen se desplazó hacia la diáfisis tibiotarsal, donde se inserta proximal y posterolateralmente en el tarsometatarso (Hutchinson, 2002)

### **Niveles de inferencia**

La identificación de los músculos en ambos dinosaurios, junto con sus posibles orígenes e inserciones, se resume en las Tablas 9 y 10. Estas tablas reflejan el nivel de inferencia asignado a cada músculo, basado en los resultados previamente descritos. Además, las inferencias musculares se han representado gráficamente mediante esquemas coloreados de los huesos estudiados, lo que facilita la visualización de las áreas de inserción y origen de los músculos reconstruidos (Figs. 48 y 49).

**Tabla 9.** Inferencias musculares para la extremidad posterior de *Xenotarsosaurus bonapartei*. El símbolo (\*) se asigna a aquellos correlatos que no son visible por falta de preservación, ya sea por ausencia del hueso en su totalidad o de una parte de este.

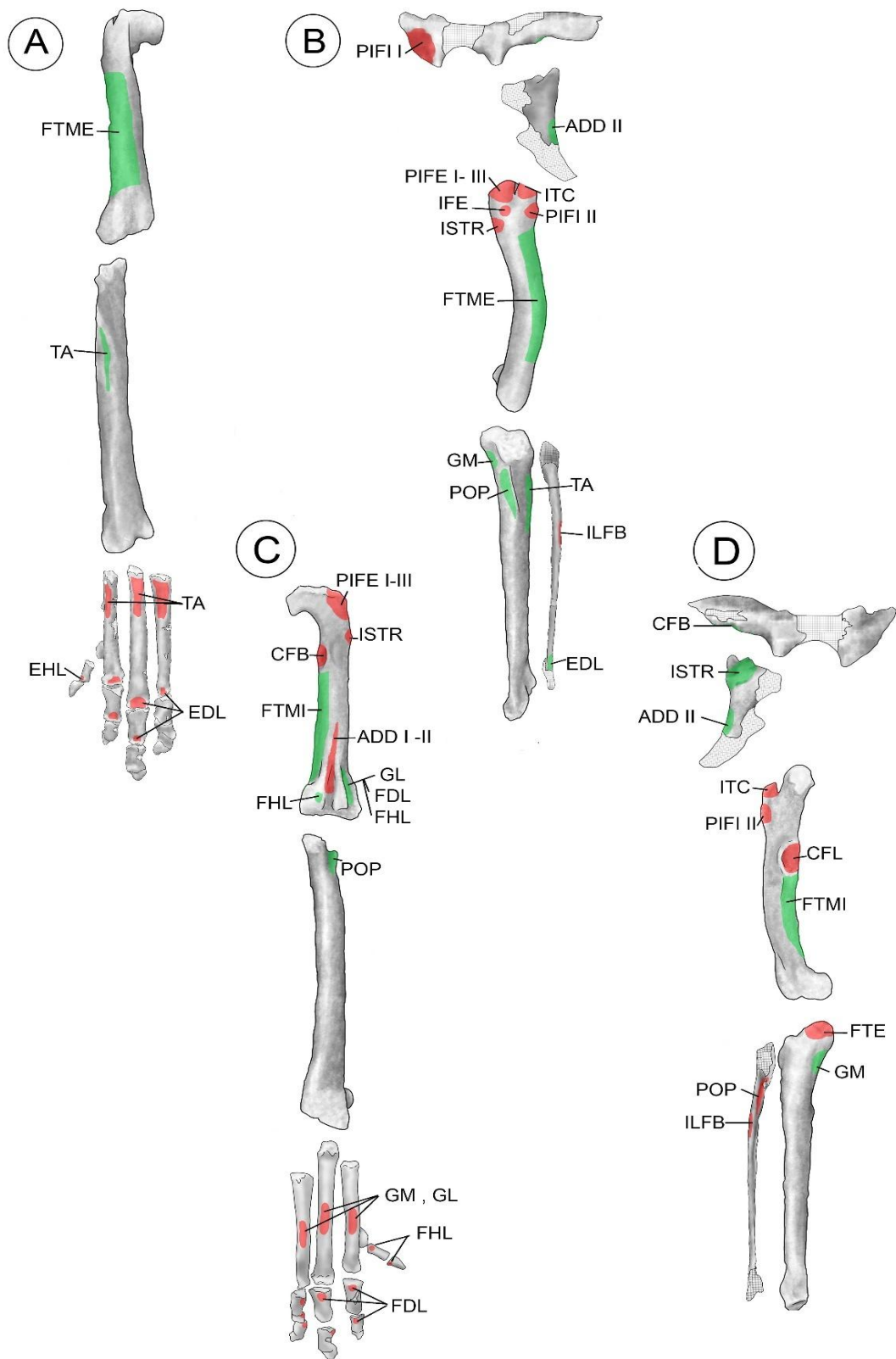
ABREVIATURA	ORIGEN	INSERCIÓN
<b>CFL</b>	Centros de vértebras caudales 1-15 (I*)	Superficie medial del 4to trocánter (I)
<b>CFB</b>	Fosa <i>brevis</i> , últimas vértebras sacras y las primeras caudales (II*)	Superficie lateral del 4to trocánter (I)
<b>IT I</b>	Margen anteroventral del ilion (I*)	Cresta cnemial (I*)
<b>IT II</b>	Borde dorsal de la lámina iliaca preacetabular (I*)	Cresta cnemial (I*)
<b>IT I III</b>	Borde dorsal de la lámina iliaca postacetabular (I*)	Cresta cnemial (I*)
<b>AMB</b>	Margen anterolateral del pubis (I*) / tubérculo púbico (I*)	Cresta cnemial (I) , y tendón secundario a los flexores digitales o <i>gastrocnemi</i> (I*)
<b>ILFB</b>	Lámina iliaca, entre IFE e ITC (I*)	Tubérculo fibular (I)
<b>(PIFI I) IFI</b>	Fosa <i>cuppediticus</i> (II*)	Trocánter accesorio (I)
<b>(PIFI II) ITM + ITCR</b>	Superficie lateroventral al ilion (II*)	Distal al trocánter mayor, sobre trocánter accesorio (II)
<b>IFE</b>	Lámina iliaca preacetabular (I*)	Repisa trocantérica (II)
<b>ITC</b>	Lámina iliaca preacetabular anterior al IFE (I*)	Trocánter menor (II)
<b>FTE</b>	Lateral en lámina postacetabular del ilion (I*)	Tibia proximal medial (I) junto a FTI III.
<b>PIFE I</b>	Superficie anterior de la diáfisis del pubis (II*)	Trocánter mayor del fémur (I) posterolateralmente
<b>PIFE II</b>	Superficie posteromedial de la diáfisis del pubis (II*)	Trocánter mayor del fémur (I) junto a los otros PIFE
<b>PIFE III</b>	Proceso obturador del isquion (II*)	Trocánter mayor del fémur (II) junto a los otros PIFE
<b>ISTR</b>	Posteromedial en isquion (I*)	Extremo proximolateral, por debajo del trocánter mayor, muy marcada (I)
<b>ADD I</b>	Superficie proximal anterolateral en isquion (I*)	Posterior en diáfisis femoral (I)
<b>ADD II</b>	Superficie posterodorsal del isquion (I*)	Lateral a la inserción del ADD I en diáfisis femoral (I)
<b>FMTE</b>	Superficie anterolateral del fémur (I)	Cresta cnemial tibial (I)
<b>FMTI</b>	Superficie medioposterior del fémur (I)	Cresta cnemial tibial (I)
<b>GL</b>	Extremo distal del fémur entre cresta tibiofibular y cóndilo fibular (I)	Superficie plantar de los metatarsos II-IV (I)
<b>GM</b>	Superficie medial de la tibia en el extremo proximal (I)	Misma inserción que GL II-IV (I)
<b>FDL</b>	Extremo distal del fémur, en cóndilo lateral. Cerca del origen de GL, distal al ADD II (I)	Proximovernal en falanges (I*)
<b>FHL</b>	Extremo distal del fémur, en cóndilo lateral. Cerca del origen de GL, distal al ADD II (I)	Falanges de dedo I (I*)
<b>TA</b>	Anterior en diáfisis tibial (I)	Proximodorsal en diáfisis de los metatarsos II-IV (I*)
<b>EDL</b>	Fosa lateral de la tibia (II*)	Fosas extensoras distales en metatarsos y falanges II-IV (II*)
<b>POP</b>	Extremo proximal de la tibia sobre la superficie lateral (I)	Fosa medial de la fíbula (I)
<b>EHL</b>	Fíbula distal (II*)	Dorsal de la garra del hallux (II*)
<b>FL</b>	Fíbula anterolateral, debajo del ILFB (I)	Superficie ventral del calcáneo (II) y metatarso proximal V (II*)
<b>FB</b>	Fíbula anterolateral, debajo del ILFB (I)	Metatarso proximal V (II*)



**Figura 48.** Reconstrucción muscular en la extremidad posterior de *X. bonapartei*. En verde orígenes musculares, en rojo inserciones. A) vista anterior, B) posterior, C) lateral y D) medial.

**Tabla 10.** Inferencias musculares para la extremidad posterior de *Aniksosaurus darwini*. El símbolo (\*) se asigna a aquellos correlatos que no son visible por falta de preservación, ya sea por ausencia del hueso en su totalidad o de una parte de este.

ABREVIATURA	ORIGEN	INSERCIÓN
<b>CFL</b>	Centros de vértebras caudales 1-15 (I*)	Superficie medial del 4to trocánter (I)
<b>CFB</b>	Fosa <i>brevis</i> , últimas vértebras sacras y las primeras caudales (II)	Superficie lateral del 4to trocánter (I)
<b>IT I</b>	Margen anteroventral del ilion (I*)	Cresta cnemial (I*)
<b>IT II</b>	Borde dorsal de la lámina iliaca preacetabular (I*)	Cresta cnemial (I*)
<b>IT I III</b>	Borde dorsal de la lámina iliaca postacetabular (I*)	Cresta cnemial (I*)
<b>AMB</b>	Margen anterolateral del pubis (I*) / tubérculo púbico (I')	Cresta cnemial (I*) , y tendón secundario a los flexores digitales o <i>gastrocnemi</i> (I')
<b>ILFB</b>	Lámina iliaca, entre IFE e ITC (I*)	Tubérculo fibular (I)
<b>(PIFI I) IFI</b>	Fosa <i>cuppedicus</i> (II)	Estrías sobre la superficie proximal anterior del fémur (I)
<b>(PIFI II) ITM + ITCR</b>	Superficie lateroventral al ilion (II*)	Distal al trocánter mayor, sobre trocánter accesorio (II)
<b>IFE</b>	Lámina iliaca preacetabular (I*)	Repisa trocantérica (II)
<b>ITC</b>	Lámina iliaca preacetabular anterior al IFE (I*)	Trocánter menor (II)
<b>FTE</b>	Lateral en lámina postacetabular del ilion (I*)	Tibia proximal medial (I) junto a FTI III.
<b>PIFE I</b>	Superficie anterior de la diáfisis del pubis (II*)	Trocánter mayor del fémur (I) posterolateralmente
<b>PIFE II</b>	Superficie posteromedial de la diáfisis del pubis (II*)	Trocánter mayor del fémur (I) junto a los otros PIFE
<b>PIFE III</b>	Proceso obturador del isquion (II*)	Trocánter mayor del fémur (II) junto a los otros PIFE
<b>ISTR</b>	Posteromedial en isquion (I)	Extremo proximolateral, por debajo del trocánter mayor (I)
<b>ADD I</b>	Superficie proximal anterolateral en isquion (I*)	Posterior en diáfisis femoral (I)
<b>ADD II</b>	Superficie posterodorsal del isquion (I')	Lateral a la inserción del ADD I en la superficie posterior de la diáfisis femoral (I)
<b>FMTE</b>	Superficie anterolateral del fémur (I)	Cresta cnemial tibial (I*)
<b>FMTI</b>	Superficie medioposterior del fémur (I)	Cresta cnemial tibial (I*)
<b>GL</b>	Extremo distal del fémur entre cresta tibiofibular y cóndilo fibular (I*)	Superficie plantar de los metatarsos II-IV (I)
<b>GM</b>	Superficie medial de la tibia en el extremo proximal (I*)	Misma inserción que GL, en metatarsos II-IV (I)
<b>FDL</b>	Extremo distal del fémur, en cóndilo lateral. Cerca del origen de GL, distal al ADD II (I)	Proximoventral en falanges no ungueales (I)
<b>FHL</b>	Extremo distal del fémur, en cóndilo lateral. Cerca del origen de GL, distal al ADD II (I)	Falanges de dedo I (I')
<b>TA</b>	Anterior en diáfisis tibial (I)	Proximodorsal en diáfisis de los metatarsos II-IV (I)
<b>EDL</b>	Fosa lateral de la tibia (II')	Fosas extensoras distales en metatarsos II-IV y falanges no ungueales (II)
<b>POP</b>	Extremo proximal de la tibia sobre la superficie lateral (I)	Fosa medial de la fíbula (I)
<b>EHL</b>	Fíbula distal (II')	Dorsal de la garra del hallux (II')



**Figura 49.** Reconstrucción muscular de *A. darwini*. En verde orígenes musculares, en rojo inserciones.  
 A) vista anterior, B) lateral, C) posterior y D) medial.

## 5. DISCUSIÓN

### A. CONSIDERACIONES METODOLÓGICAS Y LIMITACIONES

Para poder realizar las inferencias, una de las principales limitaciones radicó en la preservación incompleta de los restos fósiles analizados. Tanto la ausencia de huesos completos o en muchos de los casos parcialmente preservados, impidieron determinar con certeza la presencia de ciertos correlatos óseos y, por ende, la inserción u origen de los músculos relacionados. En *Xenotarsosaurus bonapartei* y en *Aniksosaurus darwini* existieron estos inconvenientes por la ausencia total o parcial de algunos de los huesos analizados en estos especímenes. Por ejemplo, músculos como los *iliotibialis* no pudieron inferirse en su origen debido a la ausencia del ilion en su totalidad para *X. bonapartei*, y a la falta de preservación de la lámina iliaca de *A. darwini*.

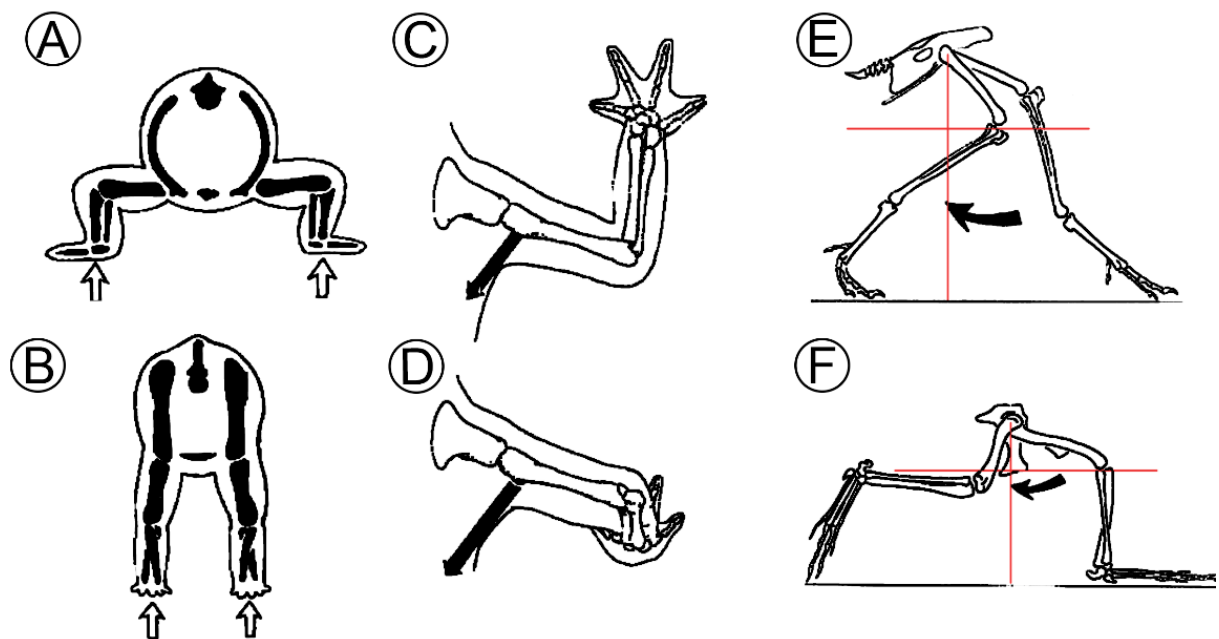
Además, se debe tener en cuenta que el método planteado (EPB) acarrea incertidumbres propias de la metodología. Esto se debe a que las inferencias musculares se basan en correlatos óseos fósiles y comparaciones con especies actuales, dado que los tejidos blandos raramente se conservan en el registro fósil (Witmer, 1995). Esto puede enmascarar varios tipos de problemas, uno de ellos es la variabilidad entre el origen o inserción de un mismo musculo dentro de distintas especies actuales. Otra situación ocurre, por ejemplo, con músculos como el *gastrocnemius*, o el *iliotibialis cranialis* en aves, que no dejan marcas en alguno de sus contactos óseos, a pesar de tener una masa relativamente grande (Picasso, 2010). Incluso algunos correlatos, como las rugosidades presentes en ciertos huesos, no siempre corresponden a musculatura, sino que pueden estar asociados a la inserción de cartílagos o ligamentos. Un ejemplo claro son los forámenes colaterales en las falanges, que suelen estar relacionados con la inserción de ligamentos o las rugosidades de las epífisis relacionadas a articulaciones que suelen estar cubiertas de cartílago (König y Liebich, 2009; Cerroni, 2021).

### B. CAMBIOS EVOLUTIVOS: de cocodrilos a aves y su relación con los dinosaurios estudiados (diferencias musculares y funcionales)

Desde su divergencia a partir de un ancestro arcosaurio común, los linajes que condujeron a los cocodrilos y a las aves actuales siguieron trayectorias evolutivas diferentes.

Los cocodrilos poseen una anatomía conservativa con una postura pronógrada (posición horizontal del tronco) y extendida (Fig. 50A) que se diferencia con la postura erecta de los dinosaurios terópodos y aves (Fig. 50B). El andar de los cocodrilos es pausado, y alternando una extremidad delantera y la opuesta trasera. La única variación a este andar

ocurre en casos donde deben defender sus huevos o ante un desnivel del suelo, cuando las extremidades posteriores impulsan el cuerpo hacia delante mientras se deja caer con las anteriores (Antelo *et al.*, 2008). Es decir, tanto la marcha como la postura presentan características propias en comparación con los demás grupos mencionados, lo que implica diferencias en la acción de sus músculos. Por ejemplo, en los cocodrilos, el CFL (*caudofemoralis longus*) retrae el fémur y lo rota, impulsando al animal hacia adelante (Fig. 50C y D; Kardong, 2007). En las aves, sin embargo, el CFL ha sufrido una reducción significativa, e incluso se ha perdido en algunas especies en consecuencia de adoptar una nueva postura con el fin de ajustar su centro de masa, producto de reducir su cola y brindar más espacio abdominal a los sacos aéreos. Estos cambios implicados hacia la evolución del vuelo modificaron el impulso principal que dirigía las aves hacia adelante, como ocurre en terópodos tardíamente divergentes, donde esta acción ya no depende del CFL principalmente, sino de la flexión de la articulación femorotibial (Fig. 50E y F; Gatesy, 1990)



**Figura 50.** A) Postura extendida, característica de cocodrilos, B) postura erecta, característica de dinosaurios. C-D) Retracción femoral de cocodrilo, la flecha señala la fuerza ejercida por el CFL. E) Postura aviar, la flecha muestra la principal fuerza impulsora. F) Principal fuerza impulsora en reptiles.

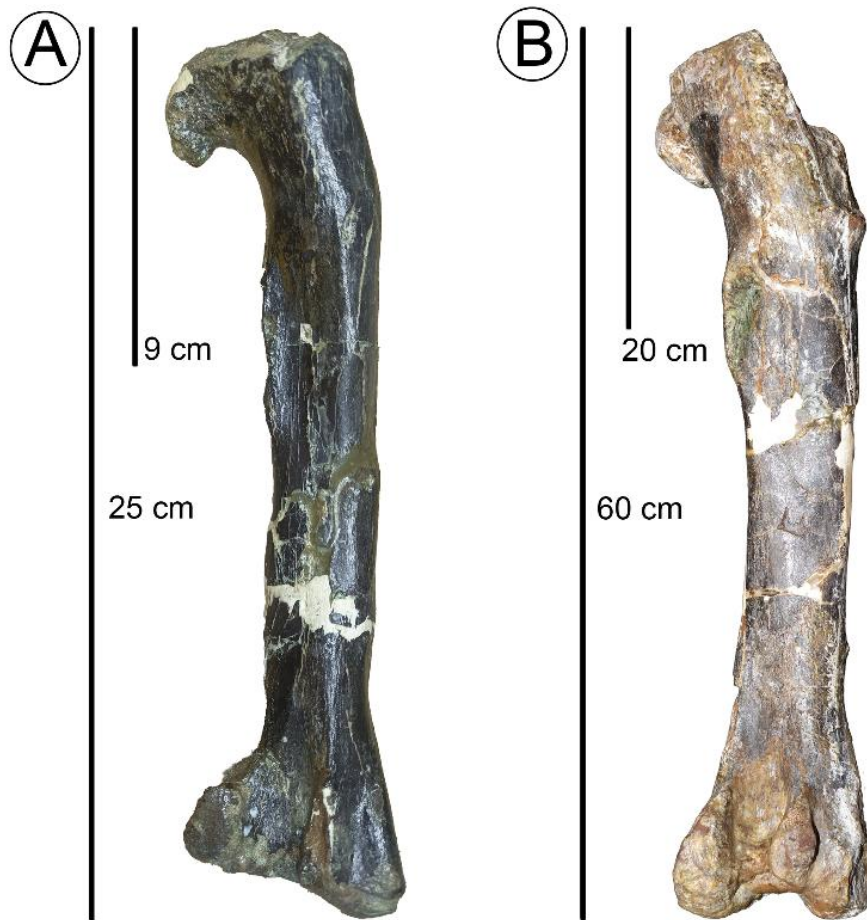
Imágenes tomadas y modificadas de Gatesy (1990) y Kardong (2007).

Entonces, al comparar la anatomía de estos grupos, con los dinosaurios terópodos de la Formación Bajo Barreal estudiados, se encontraron similitudes con cocodrilos como la presencia de un CFL bien desarrollado, pero una postura más erecta como en aves. Esto sugiere que la función del músculo mencionado en dinosaurios era importante para el

desplazamiento, brindando información sobre su fuerza impulsora y centro de masa. Por lo tanto, aunque la estructura de los músculos en general puede ser homóloga entre estos grupos, sus funciones no necesariamente sean iguales, demostrando adaptaciones locomotoras específicas de cada linaje y la importancia de realizar una comparación con ambos representantes actuales para una mejor interpretación de la miología de estos terópodos.

A partir de esta información, se pueden analizar diferencias funcionales relacionadas con el CFL entre los dos terópodos estudiados. Según Ibricu *et al.* (2018) y referencias allí citadas, la ubicación del cuarto trocánter a lo largo del eje femoral puede haber influido en el rango de retracción del fémur y en la capacidad de generar torque o rotación. Específicamente, un cuarto trocánter ubicado más proximalmente incrementa el rango de retracción del fémur, pero reduce el torque ejercido sobre la cabeza femoral.

En este contexto, las diferencias entre estos dinosaurios revelan que a pesar de que ambos presentan un cuarto trocánter bien marcado, el holotipo de *Aniksosaurus darwini* tiene una longitud femoral media total de 25 cm, con el punto medio proximodistal del cuarto trocánter ubicado a 9 cm del extremo proximal del fémur, lo que representa el 36% de su longitud femoral. En *Xenotarsosaurus*, la longitud total del fémur es de 60 cm, con el cuarto trocánter situado a 20 cm del extremo proximal, equivalente al 33.33% de su longitud femoral, es decir que se encuentra más cercano a la cabeza femoral (Fig. 51). Estos datos reflejarían un mayor rango de retracción del fémur para *Xenotarsosaurus bonapartei*, que puede estar asociado a una mayor longitud de zancada. Esto le permitiría cubrir mayores distancias sin demasiado esfuerzo en cada paso. En contraste *Aniksosaurus darwini* tendría un mayor rango de torque ejercido sobre su cabeza femoral lo que le confiere estabilidad en la cadera y potencia de zancada. Útil para movimientos rápidos o cambios de dirección que podrían estar implicados a adaptaciones a la caza, a la huida o para moverse en terrenos más dificultosos.



**Figura 51.** Comparación de la posición del cuarto trocánter con respecto a la cabeza femoral *versus* longitud total próximo distal. A) *Aniksosaurus darwini*, B) *Xenotarsosaurus bonapartei*.

Por otro lado, la musculatura aductora (que acerca la extremidad hacia la línea media del cuerpo) también presenta diferencias entre cocodrilos y aves. En la postura extendida los músculos aductores deben ser macizos con el fin de subir y sostener el cuerpo en una posición de empuje hacia arriba. Mientras que a medida que la postura se vuelve más erecta y las patas se desplazan hacia abajo del cuerpo esta musculatura se reduce (Kardong, 2007). En este sentido, tanto *Xenotarsosaurus* como *Aniksosaurus*, no presentan grandes diferencias entre sí. Pero ciertos correlatos son destacables en cada especie por su tamaño y buena definición.

En *Xenotarsosaurus bonapartei*, los correlatos óseos más destacados son aquellos relacionados con los músculos ISTR, IFE, PIFE, CFB, CFL e ILFB (Fig. 48) que en general favorecen la extensión de la pierna y su estabilidad. En particular se destaca la inserción del ISTR en comparación con *Aniksosaurus* y el ILFB. El primero ejerce la rotación y extensión femoral, mientras que el ILFB que está bien desarrollado en aves y flexiona la articulación femorotibial, además extiende y abduce la cadera (Picasso, 2010).

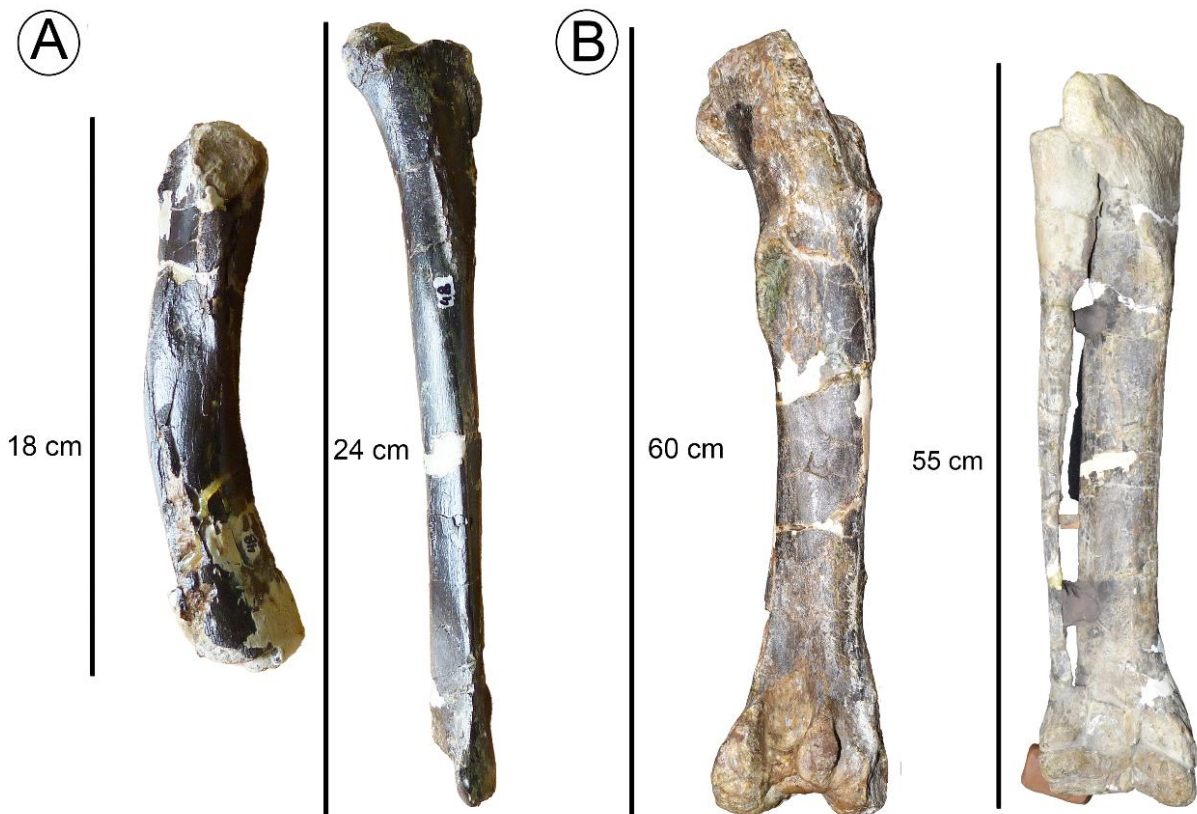
Por otro lado, *Aniksosaurus* presenta un mayor desarrollo de los correlatos óseos relacionados a los músculos PIFI II e ITC (Fig. 49) que *Xenotarsosaurus*. Los PIFI en arcosaurios protruyen el fémur y contribuyen a su aducción (Fechner, 2009), mientras que el ITC junto a otros músculos abduce el miembro y estabiliza el fémur en el acetábulo (Cerroni *et al.*, 2024). En general, se observa que en *Xenotarsosaurus* la musculatura parece ser más robusta que en *Aniksosaurus*.

Por lo tanto, según el desarrollo muscular que exhibe cada dinosaurio, *Xenotarsosaurus* presentaría mayor estabilidad y extensión de la pierna para movimientos controlados y fuertes, ideal para un entorno donde se requieran pasos largos o un movimiento sostenido. Sin embargo, podría tener menos agilidad o flexibilidad en movimientos rápidos de cambio de dirección. Por otro lado, en *Aniksosaurus* la musculatura tendría una mayor implicancia en protruir el fémur y mantener una postura balanceada y estable, aunque presenta músculos menos desarrollados para la extensión y los movimientos potentes que exhibe *Xenotarsosaurus*. Esto refuerza lo propuesto a partir del análisis de la ubicación del cuarto trocánter con respecto al extremo proximal para ambos dinosaurios.

La última consideración, se relaciona al menor tamaño del extremo distal de fíbula y tibia de *Aniksosaurus* respecto a *Xenotarsosaurus*. Esto puede deberse a la existencia de un afinamiento de las inserciones musculares más distales, convertidas en finos tendones, lo que está directamente relacionado a distintos tipos de locomoción terrestre. Entre ellas Kardong (2007) menciona a la locomoción cursorial especializada en la rapidez.

Para establecer si estos animales presentaban una locomoción cursora, se señalan algunas características:

- Buena longitud de zancada, que está dada por el alargamiento de los huesos distales de la pata como por ejemplo presentar un zeugopodio (tibia) más largo que estilopodio (fémur); o así como posturas digitígradas.
- Alto ritmo de zancada, que aumenta por músculos más alargados, los cuales ayudan a mover las patas más rápido. Esto se vuelve más eficiente si la pata tiene una posición normalmente más flexionada que evita que el estiramiento excesivo ralentice el movimiento. Por otro lado, otra manera de aumentar este ritmo es haciendo que la parte más distal de la pata sea más liviana, lo que facilita moverla más rápido. Los músculos más fuertes de las patas suelen estar cerca del cuerpo, y transmiten su fuerza hacia la punta de las extremidades mediante tendones ligeros que reducen la inercia.



**Figura 52.** A) Fémur y tibia del holotipo de *Aniksosaurus*. B) Fémur y tibia del holotipo de *Xenotarsosaurus*. Nótese que la tibia de *Xenotarsosaurus* no supera la longitud proximodistal del fémur, en contraste con *Aniksosaurus*.

De acuerdo con la Figura 52 y lo anteriormente descrito, *Aniksosaurus* presenta las características mencionadas, alineándose con lo propuesto por Martínez y Novas (2006). Sin embargo, es importante señalar que el fémur del holotipo está incompleto en sus epífisis. Al comparar todos los restos encontrados, se observa que ningún fémur es más largo que las tibias recuperadas para esta especie, lo que sugiere la posibilidad de que *Aniksosaurus* tenía habilidades cursoriales mucho más desarrolladas que las de *Xenotarsosaurus*.

## 6. CONCLUSIÓN

La presente tesis ha permitido realizar una reconstrucción preliminar y por primera vez, de la musculatura del miembro posterior de *Aniksosaurus darwini* y de *Xenotarsosaurus bonapartei*. Se ha logrado identificar múltiples correlatos óseos en ambos dinosaurios y relacionarlos con su musculatura blanda, pudiendo identificar 28 músculos para *Aniksosaurus* y 30 para *Xenotarsosaurus*. Este último presentaba una mejor preservación y correlatos más fácilmente identificables.

Aunque no fue uno de los objetivos analizar, los aspectos biomecánicos a nivel funcional en *Aniksosaurus* y *Xenotarsosaurus* presentan diferencias. En este sentido, preliminarmente *Aniksosaurus* muestra características que pueden ser interpretadas tanto como un paso hacia la evolución aviar, como a un modo de vida específico. Sus adaptaciones muestran indicios de una mayor velocidad y agilidad, reflejadas en sus correlatos óseos y la musculatura relacionada con estos, orientada hacia una locomoción posiblemente con mayores habilidades cursoriales. En contraste, *Xenotarsosaurus*, basados en el análisis de sus correlatos óseos y sus músculos asociados, sugiere que habría sido un terópodo menos ágil. Asimismo, esto evidenciaría una diferenciación en el modo de vida entre ambos terópodos.

*Aniksosaurus* podría haber dependido de la velocidad para cazar o escapar de depredadores, mientras que *Xenotarsosaurus* parece haber desarrollado una musculatura que favorecía ataques breves y potentes, con una biomecánica menos centrada en la velocidad, pero sí en la fuerza. La comparación de estos dos terópodos ofrece una visión de la diversidad y ecología dentro de los dinosaurios que compartieron hábitat en la Formación Bajo Barreal.

Sin embargo, estos resultados deben tomarse con cierto resguardo ya que, las inferencias realizadas se han basado en una metodología que puede presentar varias limitaciones, al realizar extrapolaciones de especies actuales sobre especies que jamás veremos en vida. Pero se espera, que la continuación de estudios en esta área, incluyendo la posibilidad de nuevos hallazgos fósiles y el uso de tecnologías avanzadas, sea más favorable para una comprensión de mayor profundidad de la anatomía, diversidad, comportamiento y evolución de los dinosaurios terópodos en Sudamérica.

Finalmente, la información obtenida en esta tesis principalmente relacionada con la identificación y morfología de los correlatos óseos y los posibles músculos relacionados a estos constituye una importante fuente de conocimiento para extrapolar estos resultados a otros representantes de Abelisauridae y Coelurosauria.

## **7. AGRADECIMIENTOS**

Quiero expresar mis más sinceros agradecimientos a mis directores, Lucio Manuel Ibircu y Gabriel Andrés Casal, quienes me recibieron y guiaron con paciencia y dedicación. Su experiencia y sabiduría han sido fundamentales en este proceso, y sus enseñanzas tienen un gran valor para mí.

Extiendo también un agradecimiento al equipo del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados “Dr. Rubén Darío Martínez”, quienes han demostrado ser excelentes

personas, compañeros, guías y profesionales. Mi gratitud a Marcelo Luna, Bruno N. Álvarez, y Noelia V. Cardozo. Al igual que Andrea de Sosa Tomás, miembro del Laboratorio de Bioestratigrafía “Dr. Eduardo Musacchio”.

Deseo hacer una mención especial al Doctor y Profesor Rubén Darío Martínez, a quien recordaré con mucho cariño. Ya que fue mucho más que un docente; fue un guía y un ejemplo a seguir. Me incentivó a continuar mis estudios y me condujo al fascinante mundo de la paleontología, que hoy forma el eje central de esta tesis y de mi recién iniciado doctorado. Aunque su partida nos dejó un gran vacío, su influencia sigue viva, y su memoria será siempre una inspiración.

Agradezco a la universidad pública y de calidad, a la UNMDP, donde comencé mis estudios, y a la UNPSJB, donde finalicé y transcurrió la mayor parte de mis carreras. Destaco y agradezco la excelencia y amabilidad de casi todos los profesores que tuve el gusto de conocer.

También se agradece a los miembros del jurado de esta tesis por el tiempo y la dedicación invertida en evaluar mi trabajo.

En el ámbito más personal, tengo que agradecer profundamente a mi esposo, Emanuel López, quien ha estado a mi lado durante casi quince años. Emanuel, gracias por motivarme a estudiar desde el primer día, por ayudarme a ir más allá de lo que creía posible, dando todo de vos para que alcance mis metas y sueños, las noches y fines de semanas enteros de estudio, cada sacrificio hecho en silencio. No tengo palabras suficientes para agradecer tu esfuerzo como compañero. Esta carrera es tanto tu logro como el mío.

Quiero expresar mi inmenso agradecimiento a mi familia que nunca dudó de mí, y en especial a mis padres por darme la libertad de elegir mi propio camino. Cada uno de ustedes, Claudia A. González, Roberto S. Caglianone, Romina P. Caglianone, Gianfranco Caglianone y Sharon Y. Caglianone, han estado presentes de alguna manera en los momentos clave de mi vida, recordándome cuánto vale tenerlos. Me siento muy afortunada de contar con una familia tan maravillosa. Han sido una fuente inagotable de apoyo y amor.

Y a mis amigos, muchas gracias, por ser esa red de apoyo, risas, motivaciones, tardes de estudios, y por preocuparse por mí y festejar mis logros, han hecho de este viaje algo mucho más especial. Que hubiera sido sin ustedes, Virginia Sequeira, Matías Vallejos, Roció Haro, Carolina Marquez Castañeira, Nicolás Fuentes y Dalila Sainz. Y todas esas personas que saben que estuvieron, gracias.

## 8. BIBLIOGRAFÍA

- Alvarez, B. N., Casal, G. A., Ibiricu, L. M., Luna, M., & Martínez, R. D. (2019). Dientes de Sauropoda de la Formación Bajo Barreal (Cretácico Superior), Chubut, Argentina. Publicación electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina. PE-APA 20 (1), Suplemento Resúmenes, R57. <https://doi.org/10.5710/PEAPA.16.06.2020.324>
- Alvarez, B. N., Casal, G. A., Ibiricu, L. M., Tomas, A. D. S., & Suarez, C. A. (2022). Insights into paleoecology of the Bajo Barreal Formation (Upper Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 116, 103854.
- Antelo, R., Ayar Zagüen, J., Hernández, O., & Castroviejo, J. (2008). Biología del cocodrilo o caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*) en la Estación Biológica El Frío, Estado Apure (Venezuela). Instituto de Estudios Orinocenses. Publicaciones de la Asociación Amigos de Doñana. 332pp.
- Apesteuguía, S., & Ares, R. (2010). Vida en evolución: la historia natural vista desde Sudamérica. Vázquez Mazzini, 384 pp.
- Benson, R. B. J., Carrano, M. T., & Brusatte, S. L. (2010). A new clade of archaic large-bodied predatory dinosaurs (Theropoda: Allosauroidae) that survived to the latest Mesozoic. *Naturwissenschaften*, 97(1), 71-78. <https://doi.org/10.1007/s00114-009-0614-x>
- Bonaparte, J. F. (1985). Un carnosaurio del Cretácico con cuernos de la Patagonia. *Investigación Geográfica Nacional*, 1, 149–151.
- Bonaparte, J. F., & Novas, F. E. (1985). *Abelisaurus comahuensis*, ng, n sp, Carnosauria from the Late Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana*, 21(2-4), 259-265.
- Canale, J. I., Scanferla, C. A., Agnolin, F. L., & Novas, F. E. (2009). New carnivorous dinosaur from the Late Cretaceous of NW Patagonia and the evolution of abelisaurid theropods. *Naturwissenschaften*, 96, 409-414.
- Carrano, M. T., & Hutchinson, J. R. (2002). Pelvic and hindlimb musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Morphology*, 253(3), 207-228.
- Carrano, M. T., Benson, R. B. J., & Sampson, S. D. (2012). The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, 10(2), 211-300. <https://doi.org/10.1080/14772019.2011.630927>
- Casal, G., Candeiro, C. R. A., Martínez, R., Ivany, E., & Ibiricu, L. (2009). Dientes de Theropoda (Dinosauria: Saurischia) de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior, Provincia del Chubut, Argentina. *Geobios*, 42(5), 553-560.

- Casal, G. A., Martínez, R. D., Ibiricu, L. M., González-Riga, B., & Foix, N. (2013). Tafonomía del dinosaurio terópodo *Aniksosaurus darwini*, Formación Bajo Barreal, Cretácico tardío de Patagonia (Argentina). *Ameghiniana*, 50(6), 571-592.
- Casal, G. A., Ibiricu, L. M., Allard, J. O., Martínez, R. D., Luna, M., & González Riga, B. J. (2014). Tafonomía del titanosaurio *Aeolosaurus colhuehuapensis*, Cretácico Superior, Patagonia central, Argentina: un ejemplo de preservación en facies fluviales de desbordamiento. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 31(2), 163-173.
- Casal, G. A., Allard, J. O., & Foix, N. (2015). Análisis estratigráfico y paleontológico del Cretácico superior en la Cuenca del Golfo San Jorge: Nueva unidad litoestratigráfica para el Grupo Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 72(1), 77-95. Recuperado de <https://revista.geologica.org.ar/raga/article/view/375>
- Casal, G., Martínez, R. D., Luna, C. M., & Ibiricu, L. M. (2016). Ordenamiento y caracterización faunística del Cretácico Superior del Grupo Chubut, Cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 19(1):53-70. DOI:10.4072/rbp.2016.1.05
- Casal, G. A., Foix, N., Ibiricu, L. M., Martínez, R. D., & Luna, M. (2017). Tafonomía de un saurópodo (Dinosauria) de la Formación Bajo Barreal (Cretácico Superior). Análisis de atributos bioestratinómicos y sedimentológicos. *Resúmenes V Jornadas de las Ciencias de la Tierra "Dr. Eduardo Musacchio*, 31-33.
- Casal, G. A., Ibiricu, L. M., & Martínez, R. D. F. (2022). Vertebrados continentales cretácicos. En *Relatorio del XXI Congreso Geológico Argentino, Geología y recursos naturales de la Provincia de Chubut, XX-XX p.* Compilado por Raúl Giacosa. 1a ed. – Buenos Aires. Asociación Geológica Argentina. ISBN 978-987-48319-0-3. <https://www.researchgate.net/publication/356537611>
- Casal, G., Ibiricu, L. M., Alvarez, B. N., Cardozo, N. V., Caglianone, J. L., Luna, M., & Foix, N. (2023). Procesos bioestratinómicos actuantes en *Katepensaurus goicoecheai*: Análisis de factores intrínsecos y extrínsecos. Formación Bajo Barreal (Cretácico Superior), Patagonia, Argentina.
- Castaño, X. E., Casal, G. A., & Ibiricu, L. M. (2024). Bioerosion trace fossils on dinosaur bones from the Lago Colhué Huapi Formation, Upper Cretaceous of Central Patagonia, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 27.
- Cerroni, M. A., Motta, M. J., Agnolín, F. L., Rolando, A. A., Egli, F. B., & Novas, F. E. (2020). A new abelisaurid from the Huincul formation (Cenomanian-Turonian; Upper Cretaceous) of Río Negro province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 98, 102445.

- Cerroni, M. A. (2021). Estudio paleobiológico del abelisaurido *Skorpiovenator bustingorryi* (Dinosauria: Theropoda); paleohistología, reconstrucción muscular y neumaticidad (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de La Plata).
- Cerroni, M. A., Otero, A., & Novas, F. E. (2024). Appendicular myology of *Skorpiovenator bustingorryi*: A first attempt to reconstruct pelvic and hindlimb musculature in an abelisaurid theropod. *American association for anatomy. The Anatomical Record*, 308(1) 114-162. <https://doi.org/10.1002/ar.25532C>
- Coria, R. A., & Salgado, L. (1998). A Basal Abelisauria Novas, 1992 (Theropoda-Ceratosauria) from the Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Gaia*, 15, 89-102.
- Cuesta, E., Díaz-Martínez, I., Ortega, F., & Sanz, J. L. (2015). Did all theropods have chicken-like feet? First evidence of a non-avian dinosaur podotheca. *Cretaceous Research*, 56, 53-59.
- Currie, P. J. (2005). *Dinosaur Provincial Park: A Spectacular Ancient Ecosystem Revealed*. Indiana University Press.
- Demuth, O. E., Wiseman, A. L., van Beesel, J., Mallison, H., & Hutchinson, J. R. (2022). Three-dimensional polygonal muscle modelling and line of action estimation in living and extinct taxa. *Scientific Reports*, 12(1), 3358.
- Dyce, K. M., Sack, W. O., & Wensing, C. J. G. (2017). *Tratado de anatomía veterinaria* (5ta ed.). Elsevier.
- Ezcurra, M. D. & Novas, F. E. (2016). Theropod dinosaurs from Argentina. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat. Contribuciones del MACN*; 6, 139-156
- Fechner, R. (2009). Morphofunctional evolution of the pelvic girdle and hindlimb of Dinosauromorpha on the lineage to Sauropoda (Tesis doctoral, Ludwig Maximilian University of Munich). Fakultät für Geowissenschaften, Ludwig Maximilian University of Munich.
- Figari, E. G., Strelkov, E., Laffitte, G., Cid de La Paz, M. S., Courtade, S. F., Celaya, J., Vottero, A., Lafourcade, P., Martínez, R., y Villar, H. J. (1999). Los Sistema petroleros de la Cuenca del Golfo San Jorge: síntesis estructural, estratigráfica y geoquímica. *Actas del 4° Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos* (pp.197–237) Mar del Plata, Argentina.
- Gatesy, S. M. (1990). Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology*, 16(2), 170-186.
- Gatesy, S. M., & Middleton, K. M. (1997). Bipedalism, flight, and the evolution of theropod locomotor diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(2), 308-329.

- Greppi, C. D., Alvarez, B., Pujana, R. R., Ibiricu, L. M., & Casal, G. A. (2022). Fossil woods with evidence of wood-decay by fungi from the Upper Cretaceous (Bajo Barreal Formation) of central Argentinean Patagonia. *Cretaceous Research*, 136, 105229. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2022.105229>
- Grillo, O. N., & Delcourt, R. (2016). Allometry and body length of abelisauroid theropods: *Pycnonemosaurus nevesi* is the new king. *Cretaceous Research*, 69, 71-89. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2016.09.001>
- Holtz, T. R. Jr., Molnar, R. E. & Currie, P. J. (2004). "Basal Tetanurae". En: *The Dinosauria* Edited by: Weisampel, D. B., Dodson, P. and Osmolska, H. 71110 Berkeley, California. University of California Press.
- Hutchinson, J. R. (2001). The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 131(2), 123-168.
- Hutchinson, J. R. (2002). The evolution of hindlimb tendons and muscles on the line to crown-group birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A Molecular & Integrative Physiology*, 133(4), 1051-1086. [https://doi.org/10.1016/s1095-6433\(02\)00158-7](https://doi.org/10.1016/s1095-6433(02)00158-7)
- Hutchinson, J. R. (2006). The evolution of locomotion in archosaurs. *Comptes Rendus Palevol*, 5, 519-530. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2005.09.002>
- Ibiricu, L. M., Martínez, R. D., Casal, G. A., & Cerda, I. A. (2013a). The behavioral implications of a multi-individual bonebed of a small theropod dinosaur. *PLoS One*, 8(5), e64253.
- Ibiricu, L. M., Lamanna, M., & Lacovara, K. J. (2013b). The influence of caudofemoral musculature on the titanosaurian (Saurischia: Sauropoda) tail skeleton: morphological and phylogenetic implications. *Historical Biology: A Journal of Paleobiology*, 26(4), 569–585. <https://doi.org/10.1080/08912963.2013.787069>
- Ibiricu, L. M., Martínez, R. D., Luna, M., & Casal, G. A. (2014). A reappraisal of *Notohypshilophodon comodorensis* (Ornithischia: Ornithopoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 3786(4):401-22
- Ibiricu, L. M., Casal, G. A., Martínez, R. D., Lamanna, M. C., Luna, M., & Salgado, L. (2015). New material of *Katepensaurus goicoecheai* (Sauropoda: Diplodocoidea) and its significance for the morphology and evolution of Rebbachisauridae. *Ameghiniana*, 52(4), 430-446.
- Ibiricu, L. M., Martínez, R. D., & Casal, G. A. (2018). The pelvic and hindlimb myology of the basal titanosaur *Epachthosaurus sciuttoi* (Sauropoda: Titanosauria). *Historical Biology*. <https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1535598>

- Ibiricu, L. M., Casal, G. A., Martínez, R. D., Alvarez, B. N., & Poropat, S. F. (2020). New materials and an overview of Cretaceous vertebrates from the Chubut Group of the Golfo San Jorge Basin, central Patagonia, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 98, 102460.
- Ibiricu, L. M., Baiano, M. A., Martínez, R. D., Alvarez, B. N., Lamanna, M. C., & Casal, G. A. (2021a). A detailed osteological description of *Xenotarsosaurus bonapartei* (Theropoda: Abelisauridae): implications for abelisauroid phylogeny. *Cretaceous Research*, 124, 104829.
- Ibiricu, L. M., Casal, G. A., Álvarez, B. N., Tomás, A. D. S., Lamanna, M. C., & Cruzado-Caballero, P. (2021b). New hadrosaurid (Dinosauria: Ornithopoda) fossils from the uppermost Cretaceous of central Patagonia and the influence of paleoenvironment on South American hadrosaur distribution. *Journal of South American Earth Sciences*, 110, 103369.
- Kardong, K. V. (2007). *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution*. 4th ed. McGraw-Hill.
- Klinkhamer, A. J., Wilhite, D. R., White, M. A., & Wroe, S. (2017). Digital dissection and three-dimensional interactive models of limb musculature in the Australian estuarine crocodile (*Crocodylus porosus*). *PLoS One*, 12(4), e0175079.
- König, H. E., & Liebich, H. G. (2009). *Anatomía de los animales domésticos: órganos, sistema circulatorio y sistema nervioso*. Panamericana.
- König, H. E., Korbel, R. & Liebich, H. G. (2016). *Avian Anatomy: Textbook and Colour Atlas*. Schattauer Verlag.
- Lacerda, M. B. S., Bittencourt, J. S., & Hutchinson, J. R. (2023). Reconstrucción de la cintura pélvica y la musculatura de las extremidades posteriores de los primeros tetanuros Piatnitzkysauridae (Theropoda, Megalosauroidea). *Journal of Anatomy*. <https://doi.org/10.1111/joa.13983>
- Lesta, P., Ferello, R., & Chebli, G. (1980). Chubut extraandino. En J. C. Turner (Ed.), *Segundo Simposio de Geología Regional Argentina* (Vol. 2, pp. 1307-1388).
- Lamanna, M. C., Martínez, R. D., & Smith, J. (2002). A definitive abelisaurid theropod dinosaur from the Early Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(1), 58-69.
- Lamanna, M. C., Casal, G. A., & Martínez, R. D. (2011). A new Abelisaurid specimen, including a partial skull, from the "middle" Cretaceous of central Patagonia. In *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados* (p. R117). San Juan, Argentina.

- Lamanna, M. C., Casal, G. A., & Martínez, R. D. (2012). A new Abelisaurid (Theropoda: Ceratosauria) skeleton from the Upper Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(1), 124.
- Lamanna, M. C., Casal, G. A., Martínez, R. D., & Ibiricu, L. M. (2020). Megaraptorid (Theropoda: Tetanurae) partial skeletons from the Upper Cretaceous Bajo Barreal Formation of central Patagonia, Argentina: implications for the evolution of large body size in Gondwanan megaraptorans. *Annals of Carnegie Museum*, 86(3), 255-294.
- Lapparent de Broin, F., & de la Fuente, M. S. (2001). Oldest world Chelidae (Chelonii, Pleurodira), from the Cretaceous of Patagonia. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 333, 463-470.
- Martínez, R. D., Gimenez, O., Rodríguez, J., & Bochaty, G. (1986). *Xenotarsosaurus bonapartei* nov. gen. et sp. (Carnosauria, Abelisauridae), un nuevo Theropoda de la Formación Bajo Barreal, Chubut, Argentina. En IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Vol. 2, pp. 23-31).
- Martínez, R. D., Maure, A., Oliva, M., & Luna, M. (1993). Un maxilar de Theropoda (Abelisauria) de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Tardío, Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 30(1), 109-110.
- Martínez, R. D. (1998). *Notohypsilophodon comodorensis* gen. et sp. nov., un Hypsilophodontidae (Ornithischia: Ornithopoda) del Cretácico Superior de Chubut, Patagonia central, Argentina. *Acta Geologica Leopoldensia*, 21, 119-135.
- Martínez, R. D., Novas, F., & Ambrosio, A. (2004). Abelisaurid remains (Theropoda, Ceratosauria) from southern Patagonia. *Ameghiniana*, 41, 577-585.
- Martínez, R., & Novas, F. (2006). *Aniksosaurus darwini* gen. et sp. nov., a new coelurosaurian theropod from the early Late Cretaceous of central Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 8(2), 243-259
- Martínez, R. D., Lamanna, M. C., Novas, F. E., Ridgely, R. C., Casal, G. A., Martínez, J. E., Vita, J. R., & Witmer, L. M. (2016). A basal lithostrotian titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) with a complete skull: implications for the evolution and paleobiology of Titanosauria. *PLOS ONE*, 11, e0151661. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151661>
- Martínez, R. N., Sereno, P. C., Alcober, O. A., Colombi, C. E., Renne, P. R., Montañez, I. P., & Currie, B. S. (2011). A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. *Science*, 331(6014), 206-210.
- Meso, J. G., Hendrickx, C., Baiano, M. A., Canale, J. I., Salgado, L., & Díaz Martínez, I. (2021). Isolated theropod teeth associated with a sauropod skeleton from the Late

- Cretaceous Allen Formation of Río Negro, Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 66, 409-423.
- Molina-Pérez, R., & Larramendi, A. (2016). *Récords y curiosidades de los dinosaurios terópodos y otros dinosauriomorfos*. Larousse. 288pp.
- Moore, K. L., Dalley, A. F., & Agur, A. M. R. (2018). *Clinically Oriented Anatomy* (8th ed.). Lippincott Williams & Wilkins. Vol 1. 1168pp.
- Mosto, M. C., Carril, J., & Picasso, M. B. J. (2013). The hindlimb myology of *Milvago chimango* (Polyborinae, Falconidae). *Journal of Morphology*, 274(10), 1191-1201.
- Novas, F. E. (2009). *The age of dinosaurs in South America*. Indiana University Press.
- Novas, FE, Agnolín, FL, Ezcurra, MD, Porfiri, J., & Canale, JI (2013). Evolución de los dinosaurios carnívoros durante el Cretácico: la evidencia de la Patagonia. *Investigación del Cretácico* , 45 , 174-215.
- Novas, F. E., Egli, F. B., Agnolin, F. L., Gianechini, F. A., & Cerda, I. (2018). Postcranial osteology of a new specimen of *Buitreraptor gonzalezorum* (Theropoda, Unenlagiidae). *Cretaceous Research*, 83, 127-167.
- Naish, D. (2011). *The inner bird: anatomy and evolution*.
- Ostrom, J. H. (1973). The ancestry of birds. *Nature*, Vol. 242, 136
- Ostrom, J. H. (1976). *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 8(2), 91-182.
- Otero, A. (2010). *Saurópodos Saltasaurinae del territorio argentino: Reconstrucción de la musculatura y función del esqueleto apendicular* (Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata). Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo.
- Paredes, J. M., Foix, N., & Allard, J. O. (2016). Sedimentology and alluvial architecture of the Bajo Barreal Formation (Upper Cretaceous), in the Golfo San Jorge Basin: Outcrop analogues of the richest oil-bearing fluvial succession in Argentina. *Marine and Petroleum Geology*, 72, 317–335.
- Paredes, J. M., Giordano, S. R., Valle, M. N., Olazábal, S. X., Allard, J. O., Foix, N., & Tunik, M. A. (2020). Climatic control on stacking de-n sity of fluvial successions: Upper Cretaceous Bajo Barreal Formation of the Golfo San Jorge Basin, Patagonia. *Marine and Petroleum Geology*, 113, 104116. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2019.104116>
- Paredes, J. M., Ocampo, S. M., Foix, N., Olazábal, S. X., Valle, M. N., Montes, A., & Allard, J. O. (2021). Geomorphic and Sedimentological Impact of the 2017 Flash Flood Event in the City of Comodoro Rivadavia (Central Patagonia, Argentina). En: *Advances in Geomorphology and Quaternary Studies in Argentina: Proceedings of the Seventh*

- Argentine Geomorphology and Quaternary Studies Congress (pp. 3-29). Springer International Publishing.
- Picasso, M. B. J. (2010). Crecimiento y desarrollo de los componentes musculares y óseos asociados a la locomoción durante la vida postnatal de *Rhea americana* (Aves: Palaeognathae) (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de La Plata).
- Pol, D., & Rauhut, O. W. M. (2012). A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the early diversification of theropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1741), 3170-3175. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0660>
- Proctor, N. S., & Lynch, P. J. (1993). *Manual of ornithology: avian structure & function*. Yale University Press.
- Pujana, R., Umazano, A., & Bellosi, E. (2007). Maderas fósiles afines a Araucariaceae de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Tardío de Patagonia central (Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 9, 161–167.
- Reilly, S. M., & Blob, R. W. (2003). Motor control of locomotor hindlimb posture in the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Experimental Biology*, 206(23), 4327-4340.
- Reilly, S. M., Willey, J. S., Biknevičius, A. R., & Blob, R. W. (2005). Hindlimb function in the *Alligator*: Integrating movements, motor patterns, ground reaction forces, and bone strain of terrestrial locomotion. *Journal of Experimental Biology*, 208(6), 993-1009. <https://doi.org/10.1242/jeb.01473>
- Rodríguez, J. F. R. (1992). Interpretación paleoambiental de la Formación Bajo Barreal (Cretácico Tardío) en estancia Ocho Hermanos, Chubut. *Actas de la 4° Reunión de Sedimentología* (pp. 81–88). La Plata.
- Samathi, A., Chanthasit, P., & Sander, P. M. (2019). Dos nuevos dinosaurios terópodos celurosaurios basales de la Formación Sao Khua del Cretácico Inferior de Tailandia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 64(2), 239–260.
- Schweitzer, M. H. (2011). Soft tissue preservation in terrestrial Mesozoic vertebrates. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 39(1), 187-216.
- Sereno, P. C. (1998). A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, 210(1), 41-83.
- Sereno, P. C., Wilson, J. A., & Conrad, J. L. (2004). New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1546), 1325-1330.

- Smith, N. C., Wilson, A. M., Jespers, K. J., & Payne, R. C. (2006). Muscle architecture and functional anatomy of the pelvic limb of the ostrich (*Struthio camelus*). *Journal of Anatomy*, 209(6), 765-779.
- Smith, D. K. (2021). Hind limb muscle reconstruction in the incipiently opisthopubic large therizinosaur *Nothronychus* (Theropoda; Maniraptora). *Journal of Anatomy*, 238(6), 1404-1424.
- Smith, D. K. (2023). Hindlimb musculature of the lower cretaceous (Barremian) Therizinosaur *Falcarius utahensis* (Maniraptora, Theropoda) with implications for evolution, stance, and stride. *Cretaceous Research*, 149, 105557.
- Spalletti, L. A., & Franzese, J. R. (2007). Mesozoic paleogeography and paleoenvironmental evolution of Patagonia (Southern South America). En Z. Gasparini, L. Salgado, & R. A. Coria (Eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles* (pp. 29-49). Indiana University Press.
- Umazano, A. M., Bellosi, E. S., Visconti, G., & Melchor, R. N. (2008). Mechanisms of aggradation in fluvial systems influenced by explosive volcanism: an example from the Late Cretaceous Bajo Barreal Formation, San Jorge Basin, Argentina. *Sedimentary Geology*, 203(3-4), 213-228.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Cassini, G. H., & Toledo, N. (2016). Forma y función en paleobiología de vertebrados. Universidad Nacional de La Plata, 268pp.
- Weishampel, D. B., Dodson, P., & Osmólska, H. (2004). *The Dinosauria* (2da ed.). University of California Press.
- Witmer, L. M. (1995). The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. En J. J. Thomason (Ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology* (pp. 19-33). Cambridge University Press.
- Woodward, H. N., & Farlow, J. O. (2023). *Ruling Reptiles: Crocodylian Biology and Archosaur Paleobiology*. Indiana University Press. <https://doi.org/10.2307/jj.6047951>