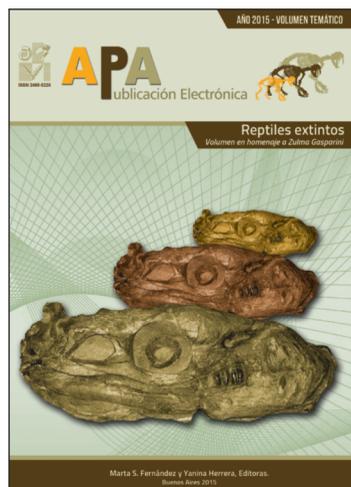
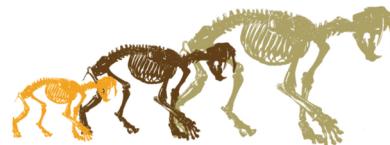




ISSN 2469-0228

www.peapaleontologica.org.ar

APA
Publicación Electrónica



MICROESTRUCTURA ÓSEA Y SUMINISTRO SANGUÍNEO DE UNA VÉRTEBRA CAUDAL DE UN ELASMOSÁURIDO (PLESIOSAURIA, ELASMOSAURIDAE) DEL MAASTRICHTIENSE (CRETÁCICO TARDÍO) DE LA ANTÁRTIDA

MARIANELLA TALEVI

CONICET - Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología Universidad Nacional de Río Negro, Av. Roca 1242, R8332EXZ General Roca, Río Negro, Argentina.

Recibido: 1 de Junio de 2015 - Aceptado: 11 de Septiembre de 2015

Para citar este artículo: Marianella Talevi (2015). Microestructura ósea y suministro sanguíneo de una vértebra caudal de un elasmosáurido (Plesiosauria, Elasmosauridae) del Maastrichtiense (Cretácico Tardío) de la Antártida. En: M. Fernández y Y. Herrera (Eds.) *Reptiles Extintos - Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 15(1): 196–203.

Link a este artículo: <http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.01.06.2015.106>

DESPLAZARSE HACIA ABAJO PARA ACCEDER AL ARTÍCULO

Asociación Paleontológica Argentina
Maipú 645 1° piso, C1006ACG, Buenos Aires
República Argentina
Tel/Fax (54-11) 4326-7563
Web: www.apaleontologica.org.ar

Otros artículos en Publicación Electrónica de la APA 15(1):

de la Fuente & Sterli

Paulina Carabajal

Pol & Leardi

ESTADO DEL CONOCIMIENTO DE LAS TORTUGAS EXTINTAS DEL TERRITORIO ARGENTINO: UNA PERSPECTIVA HISTÓRICA.

GUIA PARA EL ESTUDIO DE LA NEUROANATOMÍA DE DINOSAURIOS SAURISCHIA, CON ENFASIS EN FORMAS SUDAMERICANAS.

DIVERSITY PATTERNS OF NOTOSUCHIA (CROCODYLIFORMES, MESOEUCROCODYLIA) DURING THE CRETACEOUS OF GONDWANA.

MICROESTRUCTURA ÓSEA Y SUMINISTRO SANGUÍNEO DE UNA VÉRTEBRA CAUDAL DE UN ELASMOSÁURIDO (PLESIOSAURIA, ELASMOSAURIDAE) DEL MAASTRICHTIENSE (CRETÁCICO TARDÍO) DE LA ANTÁRTIDA

MARIANELLA TALEVI

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

Resumen. Los plesiosaurios son reptiles reconocidos como un clado derivado de eosauropterigios, cuyo biocrón se extiende desde el Triásico Tardío hasta el Cretácico Tardío. Su registro fósil los ubica en sedimentos marinos de todos los continentes incluyendo la Antártida. En este grupo, el grado de compactación y la organización del tejido óseo han sido utilizados para determinar estadios ontogenéticos relativos según los cuales un patrón típicamente denso (paquiostiótico) indicaría un estadio juvenil y un patrón de tejido liviano (osteoporótico) indicaría un estadio adulto. En esta contribución se analizan diferentes secciones transversales realizadas a un cuerpo vertebral caudal perteneciente a un plesiosaurio recuperado de la Formación Snow Hill Island (Maastrichtiense inferior), Isla Vega, Antártida, con el objetivo de examinar como varía el grado de compactación y de remodelación. Los resultados muestran que las características externas (fusión del arco neural al cuerpo vertebral) e internas (tejido ampliamente remodelado) son consistentes y sugieren que el elemento analizado presenta características adultas. El elemento analizado muestra una estructura interna compacta y esto indicaría que, contrariamente a lo supuesto previamente, el grado de compactación de un hueso no sería un buen indicador del estadio madurativo de un individuo, al menos en plesiosaurios. El cuerpo vertebral presenta un gran foramen nutricio en su región ventral que se continúa en el interior del cuerpo vertebral con un gran canal conectado con senos sanguíneos, que permiten inferir un flujo conspicuo dentro del cuerpo vertebral.

Palabras clave. Histología ósea. Foramen nutricio. Cuerpo vertebral. Plesiosaurio.

Abstract. BONE MICROSTRUCTURE AND BLOOD SUPPLY OF A CAUDAL VERTEBRA OF AN ELASMOSAURID (PLESIOSAURIA, ELASMOSAURIDAE) FROM THE MAASTRICHTIAN (LATE CRETACEOUS) OF ANTARCTICA. Plesiosaurs were reptiles recognized as a derivative from eosauropterygians clade, whose biochron extends from the Late Triassic to the Late Cretaceous. Plesiosaurs are recorded in marine sediments from all continents, including Antarctica. Within this group, the degree of compaction and organization of bone tissue are characters that have been used to determine ontogenetic stages from which it differs a typical juvenile pattern (dense tissue=paquiostotic), adult pattern (light=osteoporotic tissue). In this contribution, different cross sections were made to caudal vertebrae from a plesiosaur recovered from the Snow Hill Island Formation (Lower Maastrichtian), Vega Island, Antarctica, with the aim of analyzing how the degree of compaction and remodeling varies. The results show that the external (fusion of the neural arch to the vertebral body) and the internal ones (extensively remodelled tissue) are consistent, and suggest that the analyzed element has adult characteristics. The element analyzed shows a compact internal structure and this suggest that (contrary to what previous course) the degree of compaction of a bone would not be a good indicator of the maturation stage of the individual at least in plesiosaurs. There is a variation of bone tissues within the vertebral body. The caudal vertebrae has a large nutrient foramen in the ventral region that continues inside the vertebral body with a large channel connected with sinus that allows us to infer a conspicuous blood supply inside the vertebral body.

Key words. Bone histology. Nutrient foramen. Vertebral body. Plesiosaur.

Los plesiosaurios fueron reptiles reconocidos como un clado derivado de eosauropterigios, cuyo biocrón se extiende desde el Triásico Tardío hasta el Cretácico Tardío (Rieppel, 2000; Sennikov y Arkhangelsky, 2010). Su registro fósil los ubica en sedimentos marinos de todos los continentes, in-

cluyendo Antártida (e.g., Gasparini y Goñi, 1985; Gasparini *et al.*, 2003). Los cambios en la morfología macroesqueletaria que acompañaron la adaptación a la vida marina de los plesiosaurios han sido objeto de varios estudios (Massare, 1988; O'Keefe, 2001, 2002; O'Keefe y Carrano, 2005). Uno

de los criterios más ampliamente utilizado para determinar la edad relativa en plesiosaurios es el grado de fusión de los arcos neurales al centro vertebral (Brown, 1981). Otro criterio empleado como indicador de estadios ontogenéticos es la microestructura ósea. Sobre la propuesta original de Wiffen *et al.* (1995), tradicionalmente se ha sugerido que el grado de compactación de los huesos variaba a lo largo de la ontogenia de los plesiosaurios, diferenciando un patrón típicamente juvenil, caracterizado por una compactación de la estructura interna y un incremento de la masa ósea (tejido denso=paquiostótico *sensu* Houssaye, 2009, 2013), de un patrón adulto muy esponjoso y remodelado (tejido liviano=osteoporótico) (*e.g.*, Cruickshank *et al.*, 1996; Gasparini y Salgado, 2000; Fostowicz-Frelik y Gaździcki, 2001; Salgado *et al.*, 2007). A su vez, estos cambios a través de la ontogenia, también han sido correlacionados con distintas estrategias de vida: mientras que los individuos juveniles con esqueletos pesados y compactos han sido asumidos como nadadores poco veloces, con poca maniobrabilidad y habitantes de ambientes más someros (costeros), los adultos han sido interpretados como nadadores más veloces y habitantes de ambientes pelágicos (Wiffen *et al.*, 1995). No obstante, trabajos posteriores sugirieron que el grado de compactación no sería un buen indicador de la edad relativa del individuo (Street y O'Keefe, 2010; Liebe y Hurum, 2012; Talevi y Fernández, 2015). Otro factor a tener

en cuenta es que el conocimiento que se tiene sobre la secuencia en que se remodelan los distintos elementos del esqueleto es prácticamente inexistente. Este hecho es altamente significativo dado que puede llevar a interpretaciones erróneas en cuanto a la determinación de los estadios ontogenéticos de los ejemplares. En este contexto, Talevi y Fernández (2015) analizaron diferentes elementos óseos de un plesiosaurio proveniente de Patagonia, encontrando histovariabilidad entre diferentes elementos de un mismo esqueleto y dentro de un mismo elemento.

Un aspecto interesante con respecto al tejido óseo de los plesiosaurios es la presunta ausencia de necrosis avascular en la columna vertebral. Esta paleopatología ha sido vinculada con presumibles hábitos de buceo en vertebrados marinos (Rothschild y Storrs, 2003). La necrosis avascular es la muerte del tejido óseo que puede deberse al síndrome de descompresión. Este síndrome se manifiesta en humanos y en otros vertebrados luego de profundas, repetitivas y prolongadas inmersiones seguidas de una mala descompresión por cambios abruptos en la profundidad (Rothschild, 1982; Rothschild y Storrs, 2003). Rothschild y Storrs (2003), sobre la base de los grandes forámenes nutricios, han propuesto que en plesiosaurios una anastomosis vascular interna en los centros vertebrales fue funcionalmente adaptativa. Esta anastomosis vascular habría evitado este tipo de trauma, ya que estos elementos no son propensos a

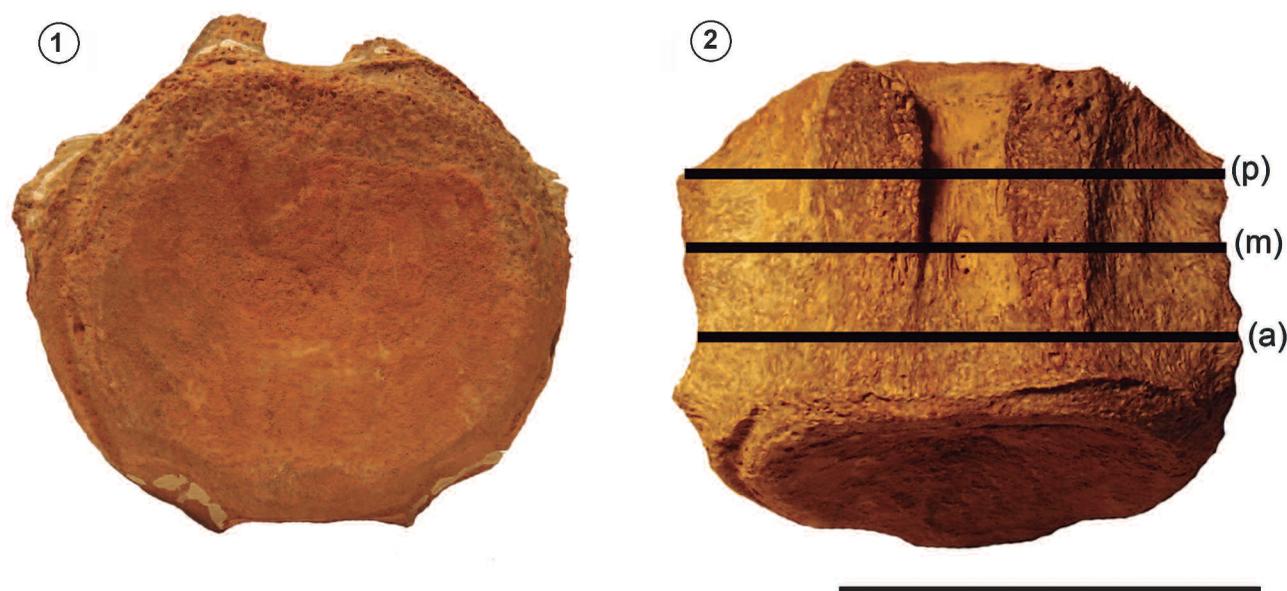


Figura 1. Aspecto general del cuerpo vertebral caudal. 1, vista anterior; 2, vista dorsal con los planos de las secciones transversales. Abreviaturas: a, anterior; m, medio; p, posterior. Escala= 5 cm.

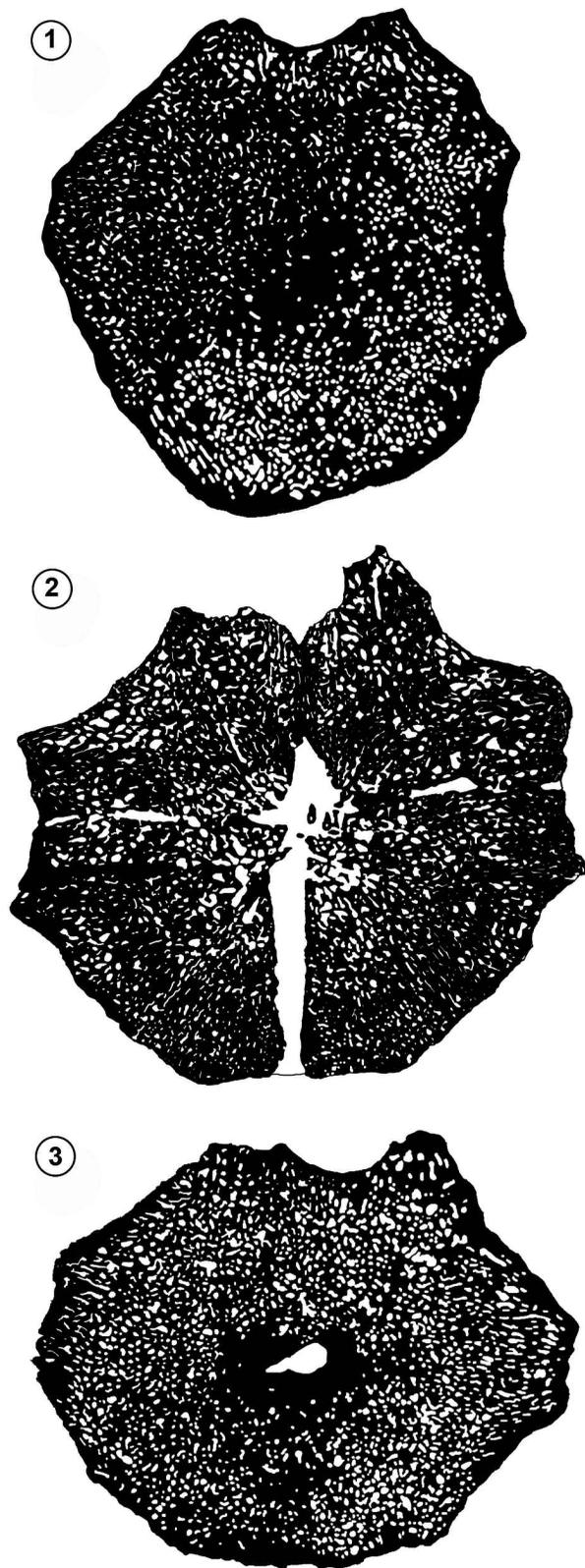


Figura 2. Vista general y microanatomía de las secciones transversales. 1, sección anterior, IC 83%; 2, sección media, IC 78%; 3, sección posterior IC, 78.36%. IC, índice de compactación. Escala= 3 cm.

presentar necrosis avascular.

En esta contribución se analizan diferentes secciones transversales realizadas en un mismo elemento perteneciente a un plesiosaurio recuperado de Antártida, con el objetivo de analizar como varía el grado de compactación y de remodelación en un mismo elemento, así como analizar la estructura interna de los centros vertebrales y del sistema vascular interno.

Abreviaturas institucionales. MLP, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; MLP-Ph, colección de paleohistología del Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; MUC Pv, colección de Paleontología de Vertebrados del Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para analizar los patrones microestructurales dentro de un mismo elemento se seleccionó un cuerpo vertebral caudal de un espécimen de plesiosaurio elasmosaurido (MLP S/N°), que conserva la base del pedicelo del arco neural fusionado al cuerpo. El material procede del Miembro Cape Lamb de la Formación Snow Hill Island (Maastrichtiense inferior), Isla Vega, Antártida. Se hicieron secciones transversales a nivel anterior, posterior y parte media del cuerpo vertebral (Fig. 1). El análisis de los cortes incluyó una detallada descripción de los tejidos así como el cálculo del índice de compactación (expresado como el porcentaje ocupado realmente por tejido óseo en un área determinada). Las imágenes obtenidas fueron procesadas mediante el programa ImageJ (Rasband, 2003).

RESULTADOS

Índice de compactación

A nivel macroscópico en las tres secciones analizadas se observa tejido esponjoso trabecular (Fig. 2). El grado de compactación del cuerpo vertebral es elevado sin que existan diferencias significativas en los valores del índice de compactación (IC) entre las secciones anterior, media y posterior. Así el IC es del 83%, 78 % y 78, 36% en las secciones MLP-Ph 118, 119 y 120 que corresponden a la región anterior (Fig. 2.1), media (Fig. 2.2) y posterior (Fig. 2.3) respectivamente.

Descripción histológica

El corte transversal MLP-Ph 119 fue realizado a nivel de la parte media del cuerpo vertebral comprendiendo parte del arco neural. El tejido óseo que compone el cuerpo está constituido por tejido esponjoso de origen secundario con abundantes espacios internos (bahías de erosión) delimitados por trabéculas óseas. Dentro de las trabéculas se aprecian numerosas generaciones de tejido lamelar superpuestas entre sí y delimitadas por conspicuas líneas de cemento. Se distinguen numerosas osteonas secundarias (osteonas de Havers) de primera y segunda generación, conectadas con canales de Volkmann (Fig. 3.1–3). Las osteonas secundarias están compuestas por numerosas capas de hueso lamelar, con diversas lagunas de osteocitos de forma alargada y con escaso desarrollo de *canaliculi*. En algunos espacios intersticiales pueden apreciarse restos de hueso primario, con presencia de abundantes fibras colágenas (Fig. 3.4). Esta matriz fibrosa de hueso primario se hace más notoria hacia la región periférica. Embebidos en la matriz fibrosa, en la zona más periférica, se desarrollan osteonas primarias. Se diferencian de las osteonas secundarias por su menor tamaño, un número inferior de lamelas de hueso, y ausencia de línea de cemento (Fig. 3.4). En la región ventral se distingue un amplio canal que penetra hasta la región medular, el mismo se conecta con amplias cavidades conformando un seno. No se observa hueso periosteal ni líneas de crecimiento detenido.

En las secciones transversales correspondientes a las regiones anterior (MLP-Ph 118) y posterior (MPL-Ph 120) del cuerpo vertebral, el grado de remodelación es similar al descrito en la parte media, no obstante cabe destacar que en ninguna de las dos regiones se observan canales y/o cavidades conspicuas excepto por un pequeño remanente de la cavidad central observable en la sección posterior (Fig. 2.3), en su lugar se observa un tejido esponjoso compactado secundariamente (Fig. 3.5). Por último, se distingue en la región cortical de todo el cuerpo vertebral en las secciones anterior y posterior, la presencia de una cantidad significativa de fibras de Sharpey (Fig. 3.6).

De acuerdo con los criterios histológicos el cuerpo vertebral analizado se corresponde con un elemento de carácter adulto.

DISCUSIÓN

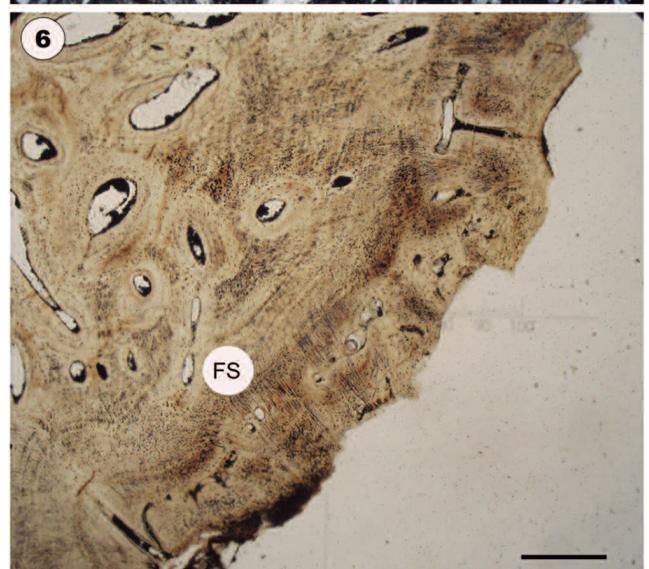
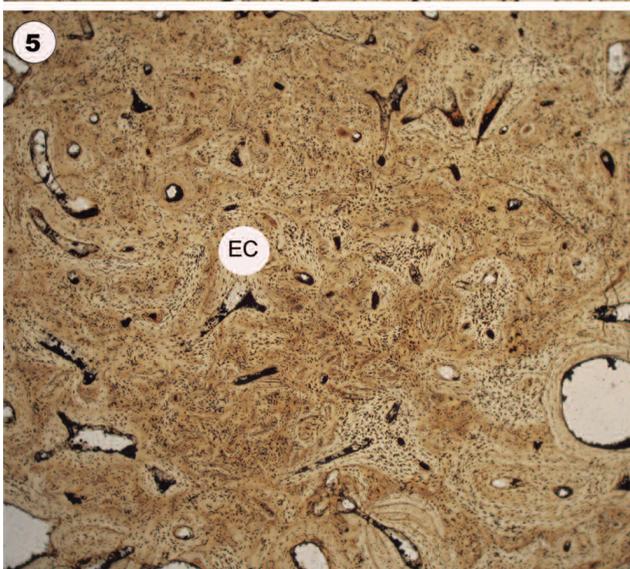
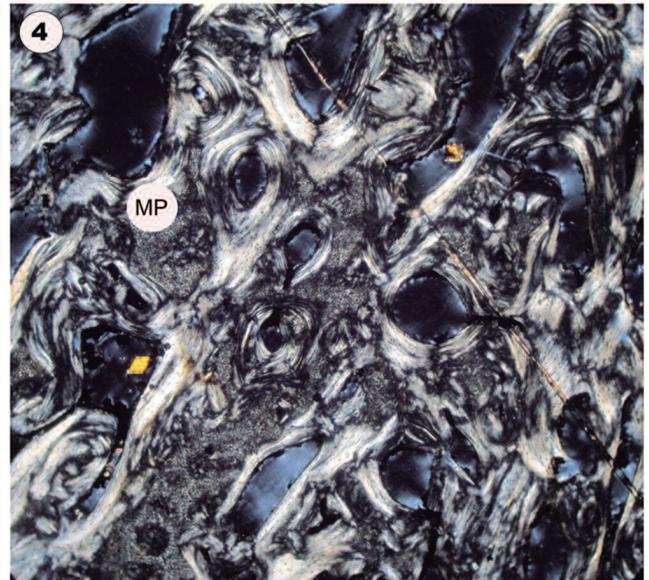
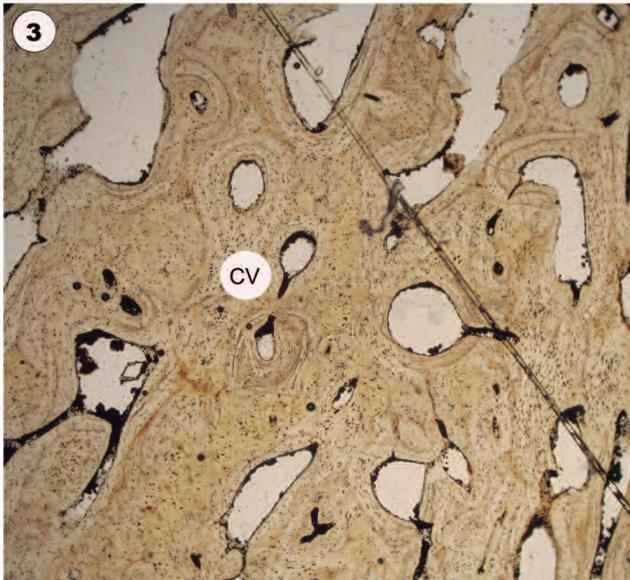
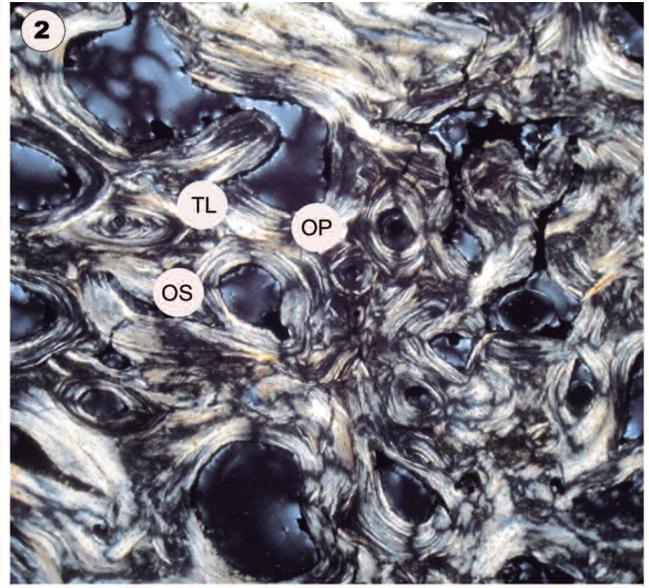
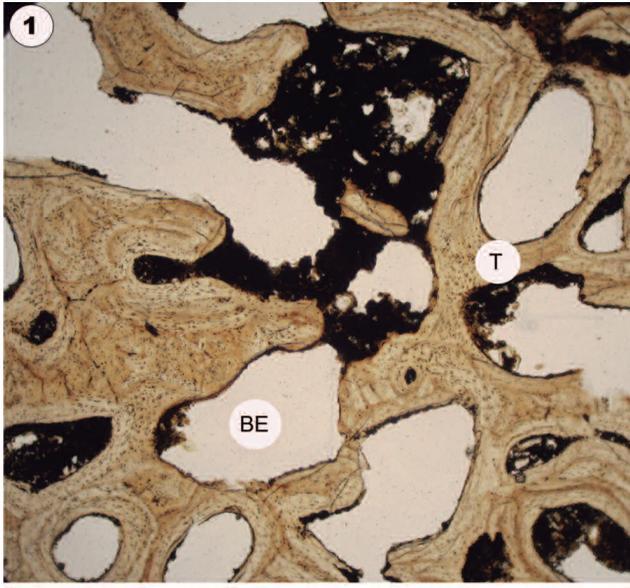
Estadio ontogenético y remodelación ósea

El establecimiento de criterios para la determinación de estadios ontogenéticos, en reptiles marinos, es dificultoso. Uno de los principales inconvenientes radica en el hecho de que la pedomorfosis es muy frecuente entre estos reptiles (Rieppel, 1989; Carroll, 1997; O'Keefe, 2006). En el caso particular de los plesiosaurios, Brown (1981) ha propuesto una serie de criterios anatómicos/osteológicos para la determinación de la edad relativa de los individuos, tales como el grado de fusión del arco neural al centro vertebral. De acuerdo con lo propuesto por este autor, en los individuos adultos, el arco neural se encuentra fusionado al cuerpo vertebral.

A su vez, la microestructura ósea también ha sido propuesta como una herramienta útil para determinar edades relativas. Así, en individuos adultos cabría esperar un mayor grado de remodelación ósea que en estadios juveniles (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Chinsamy-Turan, 2005).

En el caso del ejemplar que aquí se analiza, las características morfológicas externas y las características histológicas internas son consistentes. La fusión del arco neural al cuerpo vertebral y los patrones de remodelación ósea observados sugieren que se trata de un elemento con características adultas. Los restos de tejido primario, observados en la región cortical y algunos espacios intersticiales, así como la ausencia de un sistema fundamental externo (EFS) en el cortex más externo, indicarían que al momento de morir el individuo no había terminado de crecer, por lo que probablemente, correspondería a un individuo adulto, no senil.

Si bien el grado de remodelación es uniforme en las tres secciones analizadas, los tejidos presentan cierta variación. La sección media, presenta un tejido esponjoso remodelado, restos de tejido primario y amplios canales y cavidades internas. En la sección anterior y posterior del cuerpo vertebral, a diferencia de la sección media, se observa la presencia de tejido esponjoso compactado secundariamente a nivel de la región central, y un mayor desarrollo de fibras de Sharpey en la región cortical. Comúnmente las fibras de Sharpey son utilizadas como indicadores histológicos de la inserción de músculos y tejido conectivo (Petermann y Sander, 2013). La disposición de las



fibras indicaría que las áreas de inserción muscular estarían concentradas en la región anterior y posterior de la vértebra.

Índice de compactación

Talevi y Fernández (2015) analizaron, entre otros parámetros, el grado de compactación entre distintos elementos de un mismo esqueleto de un plesiosaurio elasmosáurido (MUC Ph 92) y en el caso de la cintura pélvica analizaron dos secciones diferentes. Sus resultados demostraron que el índice de compactación varía notoriamente de acuerdo con el hueso analizado, y aun dentro de un mismo elemento. En el caso de la cintura pélvica encontraron que el grado de compactación variaba entre 87,5% a 69,3% dependiendo de la sección analizada. A diferencia de esta situación, las secciones analizadas sugieren que el grado de compactación no varía significativamente a lo largo del cuerpo vertebral, al menos en las vértebras caudales. Tanto la región anterior, media y posterior presentan una compactación similar que varía entre el 78 y 83% evidenciando, en conjunto, un elemento compacto.

Como se ha mencionado anteriormente, se ha propuesto que el grado de compactación puede resultar un buen *proxy* del estadio ontogenético en los plesiosaurios (Wiffen *et al.*, 1995; Fostowicz-Frelik y Gaździcki, 2001).

No obstante, Street y O'Keefe (2010) encuentran un incremento en el tamaño de las gastralias y una distribución particular del tejido compacto (paquiostosis) en un ejemplar adulto de un plesiosaurio criptoclidido, *Tatenectes laramiensis*. Estos autores concluyen que en este caso la estructura ósea es un indicativo del ambiente más que el estadio ontogenético. En el mismo sentido que Street y O'Keefe (2010), Liebe y Hurum (2012) analizaron la estructura interna de huesos del miembro de cuatro plesiosaurios jurásicos y observaron que no todos siguen la trayectoria ontogenética planteada y no logran encontrar una correlación directa entre el estadio ontogenético y el grado de compactación.

Si bien en este trabajo se analiza un solo elemento, los resultados que aquí se presentan indican que, contrariamente a lo propuesto tradicionalmente, se observa un elemento con un alto índice de compactación, pero con características histológicas (alto grado de remodelación) y anatómicas (fusión del arco neural al cuerpo vertebral) adultas.

Foramen ventral (*foramina subcentralia*)

El tamaño de los vasos sanguíneos es dinámicamente variable en respuesta a los requerimientos del flujo de sangre y presión arterial que corre a través de ellos. Esta sensibilidad regula el crecimiento y la remodelación de las arterias durante el desarrollo. Así, órganos con tasas metabólicas más altas requieren caudales sanguíneos mayores y por lo tanto necesitan vasos sanguíneos más grandes. Esto se logra aumentando la circunferencia de los vasos (Langille, 1996; Seymour *et al.*, 2012). Seymour *et al.* (2012) estudiando el tamaño del foramen nutricio en fémures de mamíferos actuales y reptiles actuales y extintos, encuentran que el tamaño del área, en sección transversal, de estos forámenes está relacionado con los requisitos de flujo sanguíneo que necesitan las células óseas internas, esenciales para la dinámica de remodelación ósea. Estos autores proponen que en los amniotas el tamaño de los forámenes nutricios presentes en huesos largos está relacionado con el flujo sanguíneo. Así tamaños más grandes de forámenes implican un flujo sanguíneo mayor.

Un carácter común en los plesiosaurios es la presencia de grandes forámenes nutricios (*foramina subcentralia*) en la superficie ventral de las vértebras, cuyo número y posición pueden variar (Rothschild y Storrs, 2003). Dado que el diámetro de los forámenes nutricios está correlacionado con el volumen del flujo sanguíneo (Seymour *et al.*, 2012), cabría esperar que el flujo sanguíneo hacia las vértebras de los plesiosaurios fuera importante. En forma coincidente, en la sección transversal a nivel de la parte media del cuerpo

Figura 3. Plesiosaurio (MLP S/N^o). Secciones del cuerpo vertebral caudal. 1-2, MLP-Ph 119 región medular; 3-4, MLP-Ph 120 región cortical; 5, MLP-Ph 118 región medular; 6, MLP-Ph 120 región cortical. 1, 3, 5 y 6 bajo luz normal; 2, 4 bajo luz polarizada. Abreviaturas: BE, bahías de erosión; CV, canal de Volkman; EC, esponjoso compactado; FS, fibras de Sharpey; MP, matriz primaria; OP, osteón primario; OS, osteón secundario; TL, tejido lamelar. Escala= 500 µm.

vertebral (MLP-Ph 119) del elemento analizado se observa que la presencia del foramen nutricio presente en la superficie ventral se continúa hacia la región interna del cuerpo vertebral a través de un canal. Este canal no disminuye su diámetro y se comunica en la región medular con amplias cavidades que corresponderían a senos sanguíneos (Fig. 2.2). Esto indica que una significativa cantidad de sangre se encontraba dentro de las vértebras de los plesiosaurios.

La presencia de este importante suministro vascular interno en las vértebras de los plesiosaurios ha sido interpretada por Rothschild y Storrs (2003) como una ventaja en estos organismos para no sufrir necrosis avascular. Se ha planteado que los vertebrados marinos con capacidad de buceo son propensos a sufrir del síndrome de descompresión por necrosis avascular Rothschild y Storrs (2003). Rothschild y Storrs (2003) propusieron que este suministro vascular en las vértebras de los plesiosaurios les brindaba una gran provisión de sangre, de manera tal que la oclusión de un vaso no comprometería la nutrición en estos huesos. Por lo tanto, las vértebras de los plesiosaurios no evidencian signos de necrosis avascular. El foramen nutricio (*foramina subcentralia*) y los senos venosos en las vértebras de plesiosaurios serían relevantes para no ser susceptibles a esta enfermedad, a su vez esto indicaría una mayor adaptación a hábitos de buceo.

CONCLUSIÓN

Los resultados encontrados en la vértebra caudal muestran que el índice de compactación no varía significativamente dentro del cuerpo vertebral. El grado de compactación arroja valores que, de acuerdo con trabajos tradicionales, corresponderían a un elemento con características juveniles. Las características externas e internas, por el contrario, son consistentes entre sí e indican que el elemento analizado tendría rasgos de adulto no senil. Se sugiere que el índice de compactación, por sí solo, no sería un carácter válido para indicar si un individuo es juvenil o adulto.

Dentro del cuerpo vertebral hay variación de los tejidos desarrollados. Las regiones anterior y posterior del cuerpo presentan un tejido esponjoso compactado secundariamente y mayor cantidad de fibras de Sharpey en la región cortical. La disposición de las fibras indicaría que las áreas

de inserción muscular estarían concentradas en la región anterior y posterior de la vértebra.

El elemento analizado presenta un gran foramen nutricio en su región ventral que se continúa en el interior del cuerpo vertebral con un gran canal conectado con senos. En consistencia con lo propuesto por Rothschild y Storrs (2003), las vértebras de los plesiosaurios tendrían un gran suministro vascular.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por los siguientes proyectos: Agencia de Promoción Científica y Tecnológica PICT 0663/2013; PICT 2012-0748; PICTO 0093/2010; Universidad Nacional de Río Negro PI UNRN 40-A-404. Asimismo la autora agradece a M. Fernández por la lectura de una versión preliminar del manuscrito, a los revisores que ofrecieron sugerencias que han mejorado este trabajo, al Instituto Antártico Argentino por la financiación de la campaña Antártica de verano y a M. Reguero (MLP) por permitir el acceso al material para su estudio.

REFERENCIAS

- Brown, D.S. 1981. The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia) and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauroidea. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Geology* 35: 253–347.
- Carroll, R.L. 1997. Mesozoic marine reptiles as models of long-term, large-scale evolutionary phenomena. En: J.M. Callaway y E.L. Nicholls (Eds.), *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego, p. 467–489.
- Chinsamy-Turan, A. 2005. *The microstructure of dinosaur bone. Deciphering Biology with Fine-Scale Techniques*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 224 p.
- Cruickshank, A.R.I., Martill, D.M. y Noé, L.F. 1996. A plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia) exhibiting pachyostosis from the Middle Jurassic of England. *Journal of the Geological Society* 153: 873–879.
- Fostowicz-Freluk, L. y Gaździcki, A. 2001. Anatomy and histology of plesiosaur bones from the Late Cretaceous of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeontologia Polonica* 60: 7–32.
- Franchillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F.J., Sire, J.Y., Zylberberg, L. y de Ricqlès, A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En: J.G. Carter (Ed.), *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*. Van Nostrand Reinhold, New York, p. 471–530.
- Gasparini, Z. y Goñi, R. 1985. Los plesiosaurios Cretácicos de América del Sur y del continente Antártico. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos. Serie Geologia* 27: 55–63.
- Gasparini, Z. y Salgado, L. 2000. Elasmosáuridos (Plesiosauria) del Cretácico tardío del Norte de Patagonia. *Revista Española de Paleontología* 15: 13–21.
- Gasparini, Z., Salgado, L. y Casadío, S. 2003. Maastrichtian plesiosaurs from northern Patagonia. *Cretaceous Research* 24: 157–170.
- Houssaye, A. 2009. "Pachyostosis" in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology* 4: 325–340.
- Houssaye, A. 2013. Palaeoecological and morphofunctional inter-

- pretation of bone mass increase: an example in Late Cretaceous shallow marine squamates. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 88: 117–139.
- Langille, B.L. 1996. Arterial remodeling: relation to hemodynamics. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology* 74: 834–841.
- Liebe, L. y Hurum, J.H. 2012. Gross internal structure and microstructure of plesiosaur limb bones from the Late Jurassic, central Spitsbergen. *Norwegian Journal of Geology* 92: 285–309.
- Massare, J.A. 1988. Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for method of predation. *Paleobiology* 14: 187–205.
- O'Keefe, F.R. 2001. Ecomorphology of plesiosaur flipper geometry. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 987–991.
- O'Keefe, F.R. 2002. The evolution of plesiosaur and pliosaur morphotypes in the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia). *Paleobiology* 28: 101–112.
- O'Keefe, R. 2006. Neoteny and the plesiomorphic condition of the plesiosaur basicranium. En: M.T. Carrano, T.J. Gaudin, R.W. Blob y J.R. Wible (Eds.), *Amniote Paleobiology*. University of Chicago Press, Chicago, p. 391–409.
- O'Keefe, F.R. y Carrano, M.T. 2005. Correlated trends in the evolution of the plesiosaur locomotor system. *Paleobiology* 31: 656–675.
- Petermann, H. y Sander, M. 2013. Histological evidence for muscle insertion in extant amniote femora: implications for muscle reconstruction in fossils. *Journal of Anatomy* 222: 419–436.
- Rasband, W. 2003. *Image J. Image Processing and Analysis in Java*. National Institutes of Health, Bethesda, MD. World Wide Web: <http://rsb.info.nih.gov/ij>
- Rieppel, O. 1989. A new pachypleurosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 323: 1–73.
- Rieppel, O. 2000. Sauropterygia I. *Handbuch der Paläoherpetologie* 12A. Dr. Friedrich Pfeil, München, 134 p.
- Rothschild, B.M. 1982. *Rheumatology: A Primary Care Approach*. Yorke Medical Press, New York, 416 p.
- Rothschild, B.M. y Storrs, W. 2003. Decompression syndrome in plesiosaurs (sauropterygia: reptilia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 324–328.
- Salgado, L., Fernández, M. y Talevi, M. 2007. Observaciones histológicas en reptiles marinos (Elasmosauridae y Mosasauridae) del Cretácico Tardío de Patagonia y Antártida. *Ameghiniana* 44: 513–523.
- Sennikov, A.G. y Arkhangel'sky, M.S. 2010. On a typical Jurassic sauropterygian from the Upper Triassic of Wilczek Land (Franz Josef Land, Arctic Russia). *Paleontological Journal* 44: 567–572.
- Seymour, R.S., Smith, S.L., White, C.R., Henderson, D.M. y Schwarz-Wings, D. 2012. Blood flow to long bones indicates activity metabolism in mammals, reptiles and dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 451–456.
- Street, H.P. y O'Keefe, F.R. 2010. Evidence of pachyostosis in the cryptocleoid plesiosaur *Tatenectes laramiensis* from the Sundance Formation of Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1279–1282.
- Talevi, M. y Fernández, M. 2015. Remodeling bone and structural specializations in a elasmosaurid (Sauropterygia: Plesiosauroidea) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Historical Biology* 27: 60–67.
- Wiffen, J., de Buffrénil, V., de Ricqlès, A. y Mazin, J.M. 1995. Ontogenetic evolution of bone structure in late Cretaceous plesiosauria from New Zealand. *Geobios* 28: 625–640.

Recibido: 1 de junio de 2015

Aceptado: 11 de septiembre de 2015