

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ciencias Geológicas

Tesis de Licenciatura en Paleontología

Variabilidad morfológica del oído interno de los dinosaurios  
terópodos (Dinosauria; Theropoda) de Argentina

Tesista: Mauro Nicolás Nieto

Directores: Dr. Juan Martín Leardi  
Dra. Ariana Paulina Carabajal

Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Departamento de  
Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,  
Universidad de Buenos Aires



Febrero, 2019



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ciencias Geológicas

Tesis de Licenciatura en Paleontología

Variabilidad morfológica del oído interno de los dinosaurios  
terópodos (Dinosauria; Theropoda) de Argentina

Tesista:

Mauro Nicolás Nieto

Directores:

Dr. Juan Martín Leardi

Dra. Ariana Paulina Carabajal

Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Departamento de  
Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,  
Universidad de Buenos Aires



Febrero, 2019



Jurados:

Dra. Claudia A. Marsicano

Dr. Pablo A. Gallina

Dra. Paula Bona

## ÍNDICE

<b>1. RESUMEN.....</b>	<b>3</b>
<b>2. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>5</b>
<b>2.1. Los terópodos de Argentina.....</b>	<b>5</b>
<b>2.2. Paleoneurología.....</b>	<b>8</b>
<b>2.3. Oído interno.....</b>	<b>9</b>
<b>2.4. Antecedentes en Argentina.....</b>	<b>11</b>
<b>2.5. Objetivos.....</b>	<b>12</b>
2.5.1. Objetivo general.....	12
2.5.2. Objetivos específicos.....	12
<b>2.6. Hipótesis de trabajo.....</b>	<b>13</b>
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>14</b>
<b>3.1. Materiales estudiados.....</b>	<b>14</b>
<b>3.2. Reconstrucción tridimensional del oído interno.....</b>	<b>17</b>
<b>3.3. Medidas de los canales semicirculares.....</b>	<b>18</b>
3.3.1. Calculo de agilidad.....	19
3.3.2. Orientación de la cabeza.....	20
3.3.3. Diámetro interno CSA vs. Volumen Encefálico.....	21
<b>3.4. Medidas de la lagena.....</b>	<b>21</b>
<b>4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....</b>	<b>23</b>
<b>4.1. Metodología descriptiva.....</b>	<b>23</b>
4.1.1. Descripciones.....	23
4.1.1.1. <i>Zupaysaurus rougieri</i> .....	24
4.1.1.2. <i>Sinosaurus triassicus</i> .....	24
4.1.1.3. <i>Ceratopsaurus nasicornis</i> .....	25
4.1.1.4. <i>Majungasaurus crenatissimus</i> .....	26
4.1.1.5. <i>Aucasaurus garridoi</i> .....	27
4.1.1.6. <i>Viavenator exxoni</i> .....	28
4.1.1.7. <i>Sinraptor dongi</i> .....	29
4.1.1.8. <i>Allosaurus fragilis</i> .....	30
4.1.1.9. <i>Giganotosaurus carolinii</i> .....	32
4.1.1.10. <i>Murusraptor barrosaensis</i> .....	33
4.1.1.11. <i>Tyrannosaurus rex</i> .....	34
4.1.1.12. <i>Daspletosaurus</i> sp. ....	35
4.1.1.13. <i>Falcarius utahensis</i> .....	36
4.1.1.14. <i>Erlikosaurus andrewsi</i> .....	37
4.1.1.15. <i>Nothronychus mckinleyi</i> .....	38
4.1.1.16. <i>Struthiomimus altus</i> .....	39
4.1.2. Caracterización morfológica del oído interno de los diferentes clados estudiados.....	40
4.1.2.1. Neoterópodos basales.....	41
4.1.2.2. Abelisauroides.....	41
4.1.2.3. Allosauridae.....	42
4.1.2.4. Carcharodontosauridae.....	43

4.1.2.5. Tyrannosauroida.....	43
4.1.2.6. Therizinosauria.....	44
4.1.2.7. Consideraciones finales.....	44
<b>4.2. Cálculo de índices e Inferencias Paleobiológicas.....</b>	<b>45</b>
4.2.1. Masa Corporal vs Radios de Curvatura de los Canales Semicirculares.....	45
4.2.2. Índice AGIL.....	48
4.2.3. Audición.....	51
4.2.4. Orientación de la cabeza.....	55
4.2.5. Diámetro interno del Canal Semicircular Anterior versus Volumen Encefálico.....	58
<b>5. CONCLUSIONES.....</b>	<b>62</b>
<b>6. AGRADECIMIENTOS.....</b>	<b>64</b>
<b>7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>66</b>

## 1. RESUMEN

La rama de la paleontología encargada del estudio del encéfalo y los órganos de los sentidos se denomina paleoneurología. En la presente Tesis, se probaron diversos enfoques con el fin de estudiar el oído interno de los terópodos de Argentina (representados por neoterópodos basales, abelisáuridos, megaraptóridos y carcarodontosáuridos) y compararlo por primera vez con diversos taxones de distintos lugares a nivel mundial, comprendiendo el rango temporal Triásico-Cretácico. Se describió por primera vez el oído interno de *Giganotosaurus carolinii*, se re-describieron los oídos internos de 15 taxones y se caracterizaron los grandes grupos representados en la muestra en base a su morfología. El canal semicircular posterior (CSP) de los terópodos presenta un radio de curvatura menor con respecto al canal semicircular anterior (CSA) desde el Triásico. Se determinó que el CSP, no presenta diferencias sustanciales en el radio de curvatura entre los distintos grupos de terópodos, independientemente de su tamaño corporal. Esto indicaría que el CSP, desde temprano en el linaje de los terópodos, no habría sufrido fuertes modificaciones. De este modo dicho parámetro no sería un buen estimador para realizar interpretaciones paleobiológicas. En base a estudios previamente realizados en mamíferos, se probó el índice AGIL para intentar determinar si el oído interno permite diferenciar qué taxones eran más veloces. Se determinó que aquellos taxones que presentan mayor masa corporal serían los más lentos como *G. carolinii* y *T. rex*, y aquellos con una menor masa corporal a estos como los abelisáuridos serían más ágiles, resultados que coinciden con los de trabajos previamente publicados y con una de las hipótesis de trabajo. Aun así, no se observa que los que presentan mayor agilidad tengan un canal semicircular anterior de mayor diámetro, la cual era una de las hipótesis de trabajo, sino que son los animales de mayor masa corporal los que presentan canales de mayor diámetro. Otro objetivo planteado fue evaluar la “postura de alerta” de la cabeza en los taxones estudiados, mediante el alineamiento del canal semicircular lateral con el plano horizontal. Se pudo determinar que la inclinación de la cabeza en los taxones basales, como *Z. rougieri*, con respecto a la horizontal sería cercana a 0°, y que en los taxones más derivados dentro de Theropoda como los coelurosaurios, esto cambiaría

presentando un ángulo de inclinación hacia abajo. Se planteó evaluar la capacidad auditiva de los terópodos analizados haciendo uso del tamaño de la lagena, cuya correlación ha sido probada en arcosaurios actuales. Como resultado, se observó que los terópodos estudiados presentan su mejor frecuencia de audición alrededor de  $\sim 1$  kHz, con límite máximo rondando los  $\sim 3$  kHz, resultado que condice con los análisis previos para otros terópodos. Estos niveles muestran una mayor similitud con los cocodrilos que con las aves actuales. Por último, se contrastó el diámetro interno del CSA con el volumen encefálico de cada taxón. A manera de estandarización, se calculó el índice entre el diámetro del CSA y el volumen encefálico (DICSA/EV), y el resultado obtenido se contrastó con el Índice AGIL. El objetivo de la siguiente comparación fue evaluar si en los taxones analizados existe una correlación con aquellos terópodos que presentan un índice de agilidad mayor. Se observa que a medida que el animal presenta un diámetro del canal semicircular mayor, también presenta un volumen encefálico mayor. Es decir, que los taxones que a priori tienen un índice AGIL mayor, no tendrían un canal semicircular mayor según su volumen encefálico.

## 2. INTRODUCCIÓN

### 2.1. Los terópodos de Argentina

Los terópodos (Fig. 1) son un clado de dinosaurios que incluye a todos aquellos dinosaurios más cercanamente relacionados a las aves que a los sauropodomorfos (dinosaurios de cuello largo) y ornithisquios (dinosaurios herbívoros con cadera tetraradiada) (Gauthier, 1986). Los miembros conocidos más antiguos del grupo son del Triásico Tardío bajo (ca. 231 Ma), mientras que los terópodos no-avianos florecieron durante el resto del Mesozoico hasta su desaparición en el evento de extinción masiva del Cretácico-Paleógeno (ca. 66 Ma), a partir del cual solo sobrevive actualmente el clado de las aves, que alcanza aproximadamente unas 10000 especies (Ezcurra y Novas, 2016). La mayoría de los terópodos no-avianos eran carnívoros, pero secundariamente algunos grupos más derivados fueron herbívoros, como los ornitomimosaurios y terizinosaurios (Zanno y Makovicky 2010). Si bien se conocen varias formas basales (ej., Nesbitt et al., 2009), los terópodos radiaron en dos linajes principales los cuales están muy bien representados en las rocas cretácicas de Argentina: Ceratosauria y Tetanurae (Fig. 1) (Ezcurra y Novas, 2016).

Los ceratosaurios (Fig. 1) tienen sus primeros registros desde el Jurásico Inferior. Esto les permitió alcanzar una gran diversidad morfológica llegando a ser los predadores dominantes en Gondwana durante el Cretácico (Delcourt, 2018), con formas que incluyen especies de pequeño a gran tamaño, entre los cuales se encuentra por ejemplo *Carnotaurus sastrei* (Bonaparte, 1985) (Ezcurra y Novas, 2016). Algunos rasgos que caracterizan a este grupo son un cráneo robusto que muestra un incremento de su ornamentación (ej. una cresta nasal distintiva junto a crestas lacrimales), así como el acortamiento de brazos y manos (Pol y Rauhut, 2012). Los ceratosaurios presentan también fusión de huesos de la cadera y del pie (Tykoski y Rowe, 2004). Dentro de este clado se encuentran a los abelisáuridos (Abelisauridae) (Fig. 1), los cuales presentaban una gran disparidad morfológica y diversidad taxonómica, siendo su registro casi exclusivo del hemisferio sur (ver Tabla 1) (Novas et al., 2013). Algunos autores han propuesto que

los abelisáuridos no habrían poseído la habilidad de agarre (Agnolín y Chiarelli, 2010), por llevar al extremo el acortamiento de sus extremidades anteriores (ej. *Aucasaurus garridoi* [Coria et al. 2002]). A pesar de esto, se distinguen por tener unas extremidades posteriores robustas. Finalmente, es característico de Abelisauridae un mayor acortamiento y ornamentación del cráneo, a diferencia de los ceratosaurios basales, con la presencia de estructuras tipo cuerno en el techo craneano (Novas et al., 2013).

El otro gran clado dentro de los Theropoda, son los tetanuros (Fig. 1). Sus primeros registros son conocidos del Jurásico Temprano y representan la mayor diversidad de los dinosaurios predadores del Mesozoico y el linaje en donde se encuentran las aves modernas. La evolución del grupo se caracterizó por la repetida adquisición de un gran tamaño corporal y, al menos, dos morfologías craneanas generalizadas que van desde un diseño más primitivo con mayor desarrollo del techo craneano (típico de allosauroideos) a formas más elongadas con la ausencia de dicho desarrollo (típico de megalosauroideos) (Carrano et al., 2012). A su vez, los tetanuros parecen exhibir una serie de “olas” de diversificación, en donde podemos encontrar la siguiente sucesión de grupos (Fig. 1): Megalosauridae, Piatnitzkysauridae y Metriacanthosauridae (Jurásico medio); Allosauridae, Megalosauridae y Metriacanthosauridae (Jurásico tardío); Spinosauridae, Carcharodontosauridae y Neovenatoridae (Cretácico temprano y medio) (Carrano et al., 2012). Para el Cretácico tardío encontramos, mayormente en el Hemisferio Norte, ecosistemas dominados por tetanuros de gran tamaño como por ejemplo los tiranosáuridos (Carrano et al., 2012). En Argentina (ver Tabla 1), los tetanuros se encuentran bien representados por diversos linajes, hallándose restos fósiles de carcarodontosáuridos, megaraptores y especies de pequeño a mediano tamaño muy cercanamente relacionadas a las aves (Ezcurra y Novas, 2016 y citas allí).

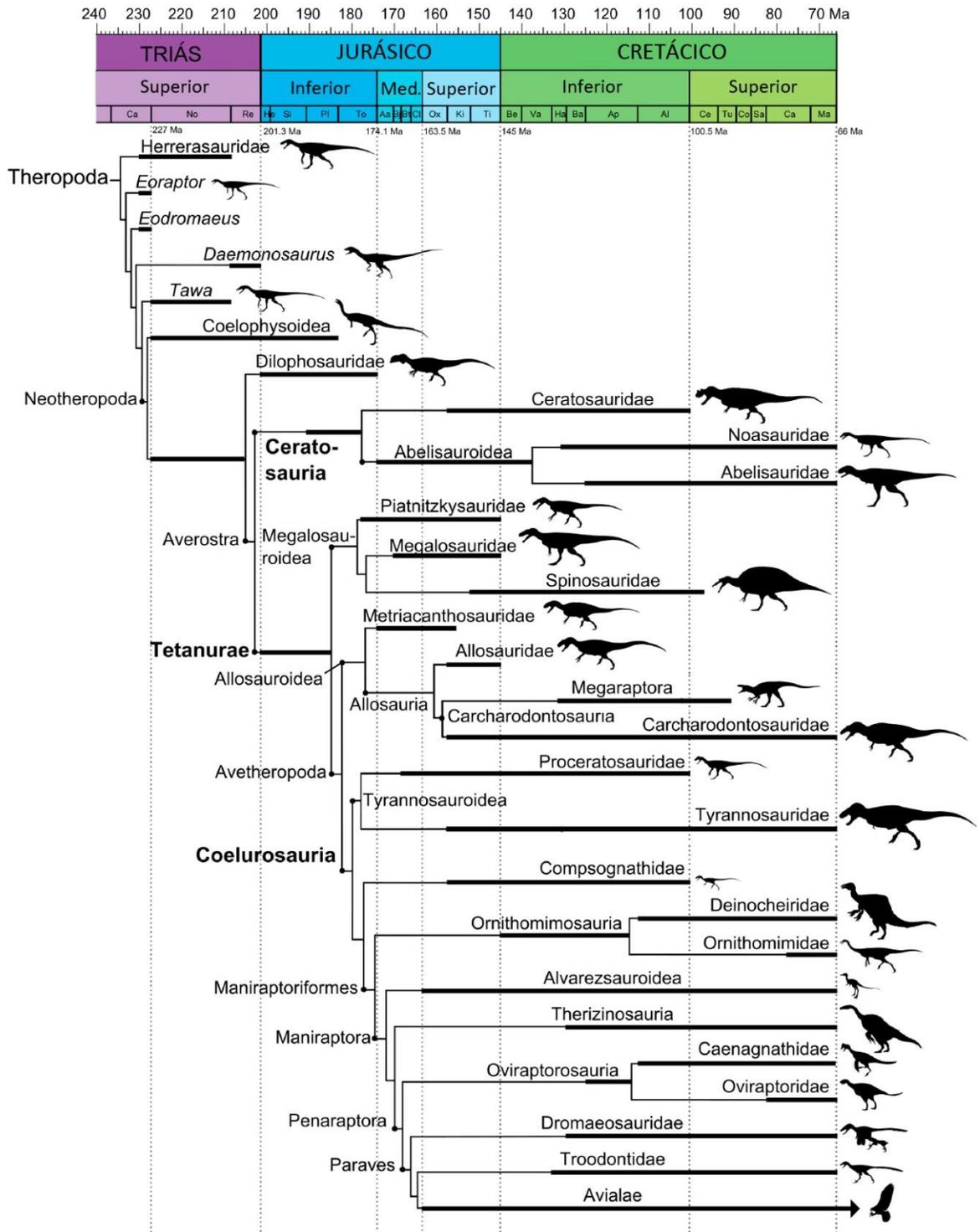


Figura 1. Filogenia y distribución estratigráfica de los diferentes clados de Theropoda (Modificado de Hendrickx et al., 2015).

## 2.2. Paleoneurología

En las últimas décadas debido al advenimiento tecnológico, el uso de las tomografías computadas para el escaneo y estudio de diversos fósiles, ha permitido realizar trabajos novedosos y conocer nuevos aspectos de la anatomía y diversidad morfológica en los dinosaurios, facilitando el estudio de fósiles de difícil preparación o, por ejemplo, el escaneo de huevos fósiles (ej. Balanoff et al., 2008; Schilling et al., 2013; Racicot, 2017). La paleoneurología es la rama de la paleontología que más se ha beneficiado de estas técnicas, ya que la misma se ocupa del estudio del encéfalo y los órganos de los sentidos, que son estructuras blandas las cuales no se preservan (salvo en casos excepcionales en forma de relleno natural a modo de molde, ej. Paulina Carabajal et al., 2018). Su morfología, en general, es poco conocida debido al difícil acceso a la cavidad endocraneana en cráneos completos o cubiertos por sedimento. Los primeros estudios paleoneurológicos han sido hechos mediante el relleno “físico” del endocráneo (ej. látex, yeso), permitiendo tomar el molde del espacio ocupado por el encéfalo, nervios, vasos sanguíneos, entre otras estructuras (ej. Marsh, 1880; Osborn, 1916; Edinger, 1925, 1951, 1975; Rogers, 1998; Paulina Carabajal y Canale, 2010). Aún así esta técnica presenta sus limitaciones ya que además de ser una técnica invasiva que puede dañar el fósil, dependiendo en gran parte del preparado mecánico del mismo. Además muchas regiones de la cavidad endocraneana pueden quedar rellenas de sedimento y así el calco puede no representar completamente todas las estructuras, sobre todo las zonas pequeñas como los pasajes de los nervios y vasos sanguíneos. Las tomografías computadas han permitido incrementar enormemente esta clase de estudios y, a su vez, han proveído caracteres neurocraneanos de relevancia filogenética (ej. Coria y Currie, 2002; Rauhut, 2007; Paulina Carabajal, 2008; Witmer y Ridgely 2008, 2009).

La tomografía computada comenzó a ser utilizada para el estudio de los terópodos hacia fines de la década del noventa (ej., Rogers, 1998; Knoll et al., 1999) permitiendo la “extracción” virtual de las estructuras internas (ej. Coria y Currie, 2002; Sampson y Witmer, 2007; Witmer y Ridgely, 2009; Paulina Carabajal, 2012; Paulina Carabajal y Currie, 2012; Paulina Carabajal y Succar, 2015). Dentro de estas reconstrucciones virtuales en tres

dimensiones de las cavidades internas, un componente importante es el oído interno (Fig. 2). Este presenta una gran relevancia en el control neural de la locomoción, mediante la transmisión de movimientos lineares y rotacionales de la cabeza, que permiten la estabilización de los ojos, la cabeza y el tronco (Georgi, 2008), así como también de la recepción de las vibraciones provenientes del exterior que luego son enviadas al cerebro, mediante impulsos nervios, para su interpretación. En consecuencia, el conocimiento de la anatomía de esta estructura/órgano de los sentidos (equilibrio y audición) puede ser de gran utilidad para análisis paleobiológicos.

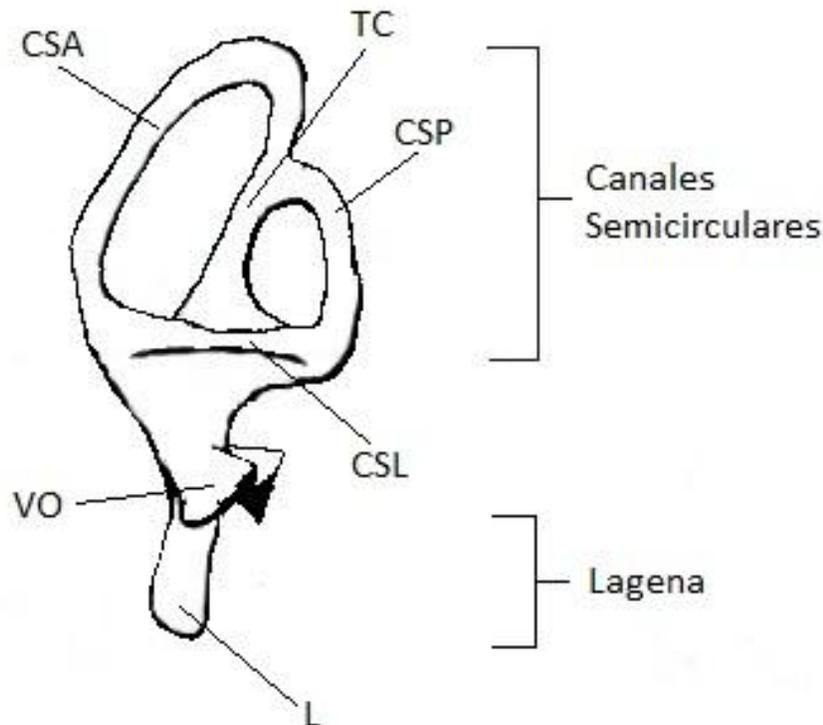
### **2.3. Oído interno**

El oído de los tetrápodos es una estructura que puede ser dividida en dos sectores: medio e interno. En mamíferos, y algunos reptiles, este se puede subdividir en tres secciones externo, medio e interno (Braun, 1988). El oído externo está formado por el meato auditivo externo (ej. mamíferos) y es el encargado de la captación de las vibraciones externas. Estas las conduce hacia el oído medio, el cual se encuentra conformado por el tímpano, la columela en tetrápodos no mamíferos y por tres huesecillos en los mamíferos (martillo, yunque y estribo), actuando como un dispositivo de transmisión de las ondas sonoras hacia el oído interno mediante la ventana oval. Finalmente el oído interno (Fig. 2) es una estructura muy conservativa a lo largo de todos los grupos de vertebrados gnatostomados (Georgi, 2008). Se encuentra alojado en la parte posterior del neurocráneo, más precisamente dentro de los huesos que forman la cápsula ótica, el proótico, el opistótico y epiótico, generando así un correlato óseo (David et al., 2010). Se trata de una estructura que puede ser considerada como dos órganos, los cuales cumplen funciones distintas, por lo que es llamado órgano estato-acústico (Urroz, 1991). La parte superior, el sistema de canales semicirculares y el vestíbulo (Fig. 2), es la encargada del balance y el equilibrio. La sección inferior, la lagena (= cóclea en mamíferos) (Fig. 2), es la parte auditiva del oído. El sistema vestibular detecta los movimientos lineares de la cabeza y mantiene la estabilidad visual y postural, a su vez el sistema de

canales semicirculares es responsable de registrar los movimientos rotacionales de la cabeza (Rabbitt et al., 2004).

El sistema de canales semicirculares consiste de tres pares de canales circulares funcionales que retienen relaciones angulares específicas entre ellos y con los planos de referencia de la cabeza (David et al., 2010) (Fig. 2). Este sistema básicamente funciona con dos grupos de tres ductos semicirculares interconectados que se encuentran llenos de endolinfa, un fluido con densidad similar al agua. Cada uno de estos ductos se origina en la ámpula de un lado y termina en el tronco común o el utrículo del otro lado. Cada ámpula se encuentra rellena por la cúpula que es una estructura gelatinosa rodeada de tejido conectivo (Rabbit et al., 2004).

La sección ventral del oído interno es la lagena, (Fig. 2) la cual aloja en su interior a la macula lagenar, ocupando un tercio del largo total, en su vértice inferior y a la membrana basilar, que posee unas células sensitivas (papilas basilares) que son los receptores auditivos. Las vibraciones provenientes desde el exterior mediante el oído externo y medio activan las papilas basilares. Estas se encuentran conectadas con el nervio auditivo y traducen esta señal como impulsos eléctricos que se envían al cerebro, donde se traduce en sonidos que el animal puede comprender (Guzmán, 2010). En los dinosaurios y en la mayoría de los arcosaurios vivientes es una estructura simple y tubular que se proyecta ventralmente, a diferencia de los mamíferos, en los cuales está se encuentra alargada y enrollada sobre sí misma y se la llama cóclea.



**Figura 2. Esquema de oído interno generalizado (Modificado de Knoll et al. 2012). Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena; VO, Ventana Oval.**

#### 2.4. Antecedentes en Argentina

Los primeros oídos internos de dinosaurios estudiados en Argentina, corresponden a dos saurópodos titanosaurios del Cretácico de Patagonia, a partir de moldes realizados en látex (Paulina Carabajal y Salgado, 2007; Paulina Carabajal et al., 2008). Posteriormente, con la mejora tecnológica y la posibilidad de acceder a tomógrafos médicos se pudo realizar el estudio de varias especies más de saurópodos (Paulina Carabajal, 2012; Paulina Carabajal et al., 2014) y de 5 especies de terópodos (ver Tabla 1) representando 4 clados diferentes registrados en un amplio rango temporal que va del Triásico Superior al Cretácico Superior (Paulina Carabajal y Succar, 2015; Paulina Carabajal et al., 2015a,b; Paulina Carabajal y Currie, 2017; Paulina Carabajal y Filippi, 2018; Paulina Carabajal et al., en prensa; Paulina Carabajal y Nieto, en prensa). Estos estudios, sin embargo, estuvieron siempre enfocados en la anatomía encefálica y hasta la fecha no se ha realizado un análisis comparativo de la variación morfológica del oído interno de los terópodos sudamericanos, ni una interpretación integral de las implicancias

paleobiológicas. Más aún, en los pocos estudios estadísticos realizados en base a la morfología del oído interno de dinosaurios (particularmente de los canales semicirculares y en relación al tamaño corporal) los terópodos argentinos no han sido incluidos en la muestra (ej. Georgi et al., 2013) debido a la reciente publicación de los mismos.

La importancia del estudio de la morfología del oído interno radica en que permite inferir el comportamiento del animal, pudiendo determinar cómo es su fisiología y cómo influye esta en el equilibrio, las frecuencias de audición, la postura de la cabeza, entre otras (Hullar, 2006; Georgi, 2008; Witmer et al 2008; Witmer y Ridgely, 2009; David et al., 2010). A su vez, en diferentes trabajos sobre primates y otros grupos de mamíferos, se ha observado que existe una correlación entre el radio de curvatura de los canales semicirculares con la agilidad locomotora. Aquellos animales que presentan canales más grandes respecto a su tamaño corporal son más ágiles, mientras que aquellos más lentos tienen canales más pequeños con respecto a su tamaño corporal (Spoor, 2007).

## **2.5. Objetivos**

### **2.5.1. Objetivo general**

Caracterizar la morfología del oído interno de los distintos clados de terópodos de Argentina y analizar la variabilidad morfológica presente con un enfoque evolutivo y paleobiológico.

### **2.5.2. Objetivos específicos**

**a)** Analizar la variabilidad morfológica del oído interno de los dinosaurios terópodos de la Argentina (*Zupaysaurus rougieri* [Arcucci y Coria, 2003], *Aucasaurus garridoi* [Coria, Chiappe y Dingus, 2002], *Viavenator exxoni* [Filippi et al., 2016], *Giganotosaurus carolinii* [Coria y Salgado, 1995] y *Murusraptor barroaensis* [Coria y Currie, 2016]), mediante su descripción y comparación con otros terópodos estudiados alrededor del mundo.

**b)** Caracterizar la morfología y las posibles adaptaciones paleobiológicas de los grupos principales (Neotheropoda basal, Abelisauridae, Carcharodontosauridae, Tyrannosauridae y Therizinosauria).

c) Analizar la relación entre tamaño del canal semicircular anterior y volumen de la cavidad endocraneana de los distintos clados de terópodos estudiados.

d) Confrontar la morfología del oído interno de los terópodos estudiados con sus posibles hábitos de vida y realizar inferencias paleoecológicas preliminares.

## **2.6. Hipótesis de trabajo**

En la presente Tesis de Licenciatura se pondrán a prueba las siguientes hipótesis:

1) El mayor radio de curvatura del canal semicircular anterior es un indicador de agilidad/velocidad del animal.

2) Los terópodos más ágiles presentarán un canal semicircular anterior mayor en relación al volumen encefálico.

3) El grado de agilidad es dependiente del tamaño corporal.

4) Los distintos clados de terópodos presentan patrones morfológicos característicos en su oído interno.

5) Los distintos grupos de terópodos muestran relativas diferencias en la posición de la cabeza, aunque mostrando escasas variaciones internas dentro de los clados más pequeños (Abelisauridae, en este caso).

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### Abreviaturas institucionales

**PULR**, Paleontología, Universidad Nacional de La Rioja, La Rioja, Argentina; **MCF**, Museo Carmen Funes, Plaza Huincul, Argentina; **MAU**, Museo Municipal Argentino Urquiza, Rincón de los Sauces, Argentina; **MUCPv-CH**, Museo de la Universidad Nacional del Comahue, colección del Museo Ernesto Bachmann, Villa El Chocón, Argentina; **ZLJ**, Lufeng World Dinosaur Valley Park, Yunnan, China; **IVPP**, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing, China; **UMNH**, University of Utah Museum of Natural History, Salt Lake City, Utah, Estados Unidos; **AZMNH**, Arizona Museum of Natural History, Mesa, Estados Unidos; **IGM**, Geological Institute of the Mongolian Academy of Sciences, Ulaan Bataar, Mongolia; **AMNH**, American Museum of Natural History, New York City, Estados Unidos; **TMP**, Royal Tyrrell Museum of Palaeontology, Drumheller, Canadá.

#### 3. 1. Materiales estudiados

El estudio del oído interno de terópodos analizados en esta tesis se basa en reconstrucciones digitales tridimensionales, algunas de ellas realizadas por el Tesista y otras tomadas de la literatura. Para la obtención de estas reconstrucciones digitales se utilizaron tomografías computadas, tanto de alta resolución (microCT) así como de resolución “médica” (tomógrafos hospitalarios). En esta Tesis se analizó un total de 16 taxones de dinosaurios terópodos (Archosauria; Dinosauria; Theropoda), representantes de 10 familias y de un rango temporal que abarca todo el Mesozoico (Tabla 1). Para obtener esta muestra de oídos internos en 3D, el Tesista utilizó cinco tomografías de los siguientes terópodos de Argentina (las cuales fueron provistas por uno de los directores (APC)) y tres modelos tridimensionales en archivo .STL del oído interno de tres especies del hemisferio norte, los cuales fueron gentilmente provistos por el Dr. L. Witmer (Universidad de Ohio, <https://people.ohio.edu/witmer/lab.htm>):

- a- Taxones estudiados en primera mano (oídos internos re-reconstruidos en base a CT):

Taxones argentinos

- *Zupaysaurus rougieri* (PULR 076) (Paulina Carabajal et al., 2015, en prensa) del Triásico Superior de La Rioja;
- Abelisauridae:
  - *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH 236) (Paulina Carabajal y Succar, 2015) del Cretácico Superior de Patagonia;
  - *Viavenator exxoni* (MAU-Pv-LI-530) (Paulina Carabajal y Filippi, 2018) del Cretácico Superior de Patagonia;
- *Giganotosaurus carolinii* (MUCPv-CH 1) (Paulina Carabajal et al. 2015- estudio preliminar; Paulina Carabajal y Nieto, en prensa) del Cretácico Superior de Patagonia;
- *Murusraptor barrosaensis* (MCF-PVPH 411) (Paulina Carabajal y Currie, 2017) del Cretácico Superior de Patagonia.

Taxones no argentinos:

- *Sinosaurus triassicus* (ZLJT01) (Xing et al., 2014) del Jurásico Superior de China.
- *Sinraptor dongi* (IVPP V 10600) (Paulina Carabajal y Currie, 2012) del Jurásico Superior de China.
- *Daspletosaurus sp.* (TMP 2001.36.01) (Paulina Carabajal et al. 2018- estudio preliminar).
- Reconstrucciones en 3D en formato .STL:
  - *Allosaurus fragilis* (UMNH VP 18050) del Jurásico Superior de Norteamérica.
  - *Tyrannosaurus rex* (AMNH FR 5029) del Cretácico Superior de Norteamérica.
  - *Struthiomimus altus* (AMNH FR 5355) del Cretácico Superior de Norteamérica.

b- Taxones estudiados a partir de la bibliografía (ilustraciones publicadas):

- Los therizinosaurios:
  - *Erlikosaurus andrewsi* (IGM 100/111) (Lautenschlager et al., 2012).
  - *Falcarius utahensis* (UMNH VP 15000) (Lautenschlager et al., 2012).
  - *Nothronychus mckinleyi* (AZMNH-2117) (Lautenschlager et al., 2012).
- El abelisáurido africano *Majungasaurus crenatissimus* (FMNH PR 2100) y *Ceratosaurus nasicornis* (MWC 1.1) (Sampson y Witmer, 2007), un ceratosáurido basal (Carrano y Sampson, 2008).

**Tabla 1. Lista de taxones y materiales estudiados.**

Edad	Taxón	Espécimen	Grupo	Fuente	Procedencia	Oído interno
Triásico	<i>Zupaysaurus rougieri</i>	PULR 076	Neotheropoda basal	CT (APC)	Argentina	Derecho
Jurásico	<i>Sinosaurus triassicus</i>	ZLJT01	Dilophosauridae	CT (APC)	China	Derecho
	<i>Sinraptor dongi</i>	IVPP 10600	Metriacanthosauridae	CT (APC)	China	-
	<i>Allosaurus fragilis</i>	UMNH VP 18050	Allosauridae	STL (L. Witmer)	EEUU	Izquierdo
	<i>Ceratosaurus nasicornis</i>	MWC 1.1	Ceratosauridae	Sampson y Witmer, 2007	EEUU	Izquierdo
Cretácico	<i>Aucasaurus garridoi</i>	MCF-PVPH 236	Abelisauridae	CT (APC)	Argentina	Derecho
	<i>Viavenator exxoni</i>	MAU-Pv-LI-530	Abelisauridae	CT (APC)	Argentina	Izquierdo
	<i>Majungasaurus crenatinissimus</i>	FMNH PR 2100	Abelisauridae	CT – Sampson y Witmer, 2007	Madagascar	Izquierdo
	<i>Giganotosaurus carolinii</i>	MUCPv-CH 1	Carcharodontosauridae	CT (APC)	Argentina	Izquierdo
	<i>Murusraptor barrosaensis</i>	MCF-PVPH 411	Megaraptora	CT (APC)	Argentina	Izquierdo
	<i>Tyrannosaurus rex</i>	AMNH FR 5029	Tyrannosauridae	STL (L. Witmer)	EEUU	Izquierdo

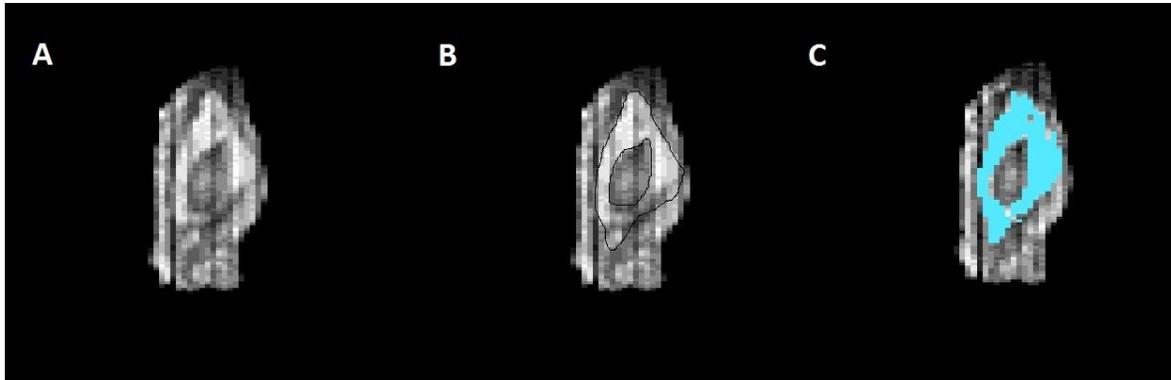
	<i>Daspletosaurus sp.</i>	TMP 2001.36.01	Tyrannosauridae	CT (APC)	Canadá	Izquierdo
	<i>Struthiomimus altus</i>	AMNH FR 5355	Ornithomimidae	STL (L. Witmer)	EEUU	Derecho
	<i>Falcarius utahensis</i>	UMNH VP 15000	Therizinosauria	Lautenschlager et al. 2012	EEUU	Derecho
	<i>Erlikosaurus andrewsi</i>	IGM 100/111	Therizinosauridae		Mongolia	Derecho
	<i>Nothronychus mckinleyi</i>	AZMNH- 2117	Therizinosauridae		EEUU	Izquierdo

**Referencias:** CT, tomografía computada original; STL, archivo de reconstrucción 3D; APC, Ariana Paulina Carabajal.

### 3.2. Reconstrucción tridimensional del oído interno

La reconstrucción digital en 3D se hizo utilizando el programa Materialise Mimics 18.0, utilizando tomografías computadas. A su vez, se utilizó una tabla y lápiz digital Wacom, que permite realizar las reconstrucciones de forma más precisa. El método consiste en “dibujar” en una capa de determinado color, cada una de las “rodajas” generadas por la tomografía (Fig. 3) (ya sea en corte coronal (frontal), sagital o transversal) que afecten la estructura a ser reconstruida. Una vez concluida esta etapa, el programa genera un volumen que puede ser girado en cualquier dirección. Luego se utilizan las herramientas de medición incluidas en el programa Mimics como la medición de distancias en 3D y la medición de ángulos en 3D.

Las imágenes finales de la presente Tesis fueron realizadas y modificadas en Adobe Photoshop CS5.



**Figura 3.** A. Reconstrucción de tomografía computada (CT) del oído interno derecho de *Aucasaurus garridoi* en vista coronal. B. Demarcación del oído interno derecho de *Aucasaurus garridoi* en vista coronal. C. Oído interno derecho de *Aucasaurus garridoi* en vista coronal demarcado mediante Materialise Mimics 18.0 con una capa de color celeste “dibujada”.

### 3.3. Medidas de los canales semicirculares

Para el análisis de la morfología del oído interno se tomaron las siguientes medidas y/o se calcularon las siguientes relaciones (Fig. 4):

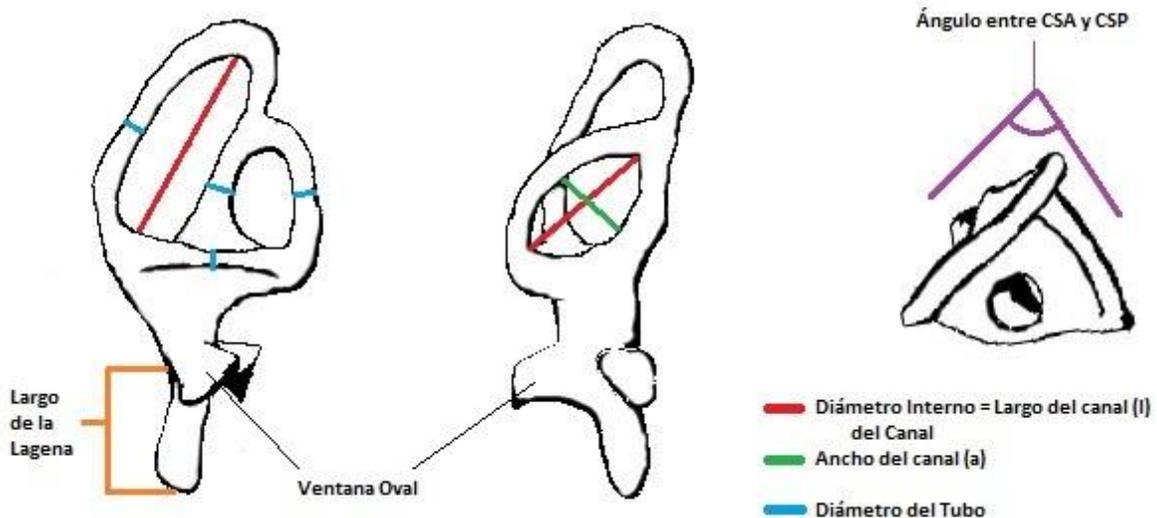
- Diámetro (interno) del canal semicircular
- Radio de curvatura del canal semicircular
- Diámetro del tubo
- Ángulo formado entre los canales semicirculares anterior y posterior en vista dorsal
- Largo de la lagena

Para tomar las medidas de los canales semicirculares anterior (CSA) y posterior (CSP) en el modelo 3D, se orientó el canal semicircular lateral (CSL) en el plano horizontal (Fig. 4); para obtener medidas del CSL se orientó el CSA horizontalmente (Schmelzle et al., 2007; Spoor et al., 2007).

La **altura** de los canales semicirculares se define como la mayor distancia del arco desde el vestíbulo y, el **ancho** es perpendicular a la altura, independientemente de la orientación del canal en el cráneo (Spoor y Zoonneveld, 1998). Se midió el **largo** del arco desde el borde interno de los canales hacia el vestíbulo en la zona donde la longitud es

mayor y el **ancho** del arco será tomado perpendicularmente a esta medida (Fig. 4) (Schmelzle et al., 2007).

El **radio de curvatura (R)** es calculado usando la siguiente ecuación  $(0,5 [l+a]/2)$  donde  $l$ =largo del canal y  $a$ =ancho del canal (Spoor y Zoonneveld, 1998).



**Figura 4.** Esquema generalizado del oído interno izquierdo de un dinosaurio donde se indican en distintos colores las mediciones tomadas en el presente trabajo. Vistas lateral, posterior y dorsal, respectivamente (Modificado de Knoll et al., 2012).

A partir de los datos previamente recolectados, se realizaron una serie de estimaciones paleobiológicas acerca del comportamiento y capacidades motrices o sensoriales de los animales.

### 3.3.1. Cálculo de agilidad

El **Índice de agilidad (AGIL)**, es utilizado en mamíferos (Silcox et al. 2009) y se testea aquí por primera vez para dinosaurios. El mismo se calcula con las siguientes fórmulas:

- RCSA:  $\log_{10} \text{AGIL} = 0,850 - 0,153 (\log_{10} M) + 0,706 (\log_{10} \text{RCSA})$
- RCSP:  $\log_{10} \text{AGIL} = 0,881 - 0,151 (\log_{10} M) + 0,667 (\log_{10} \text{RCSP})$
- RCSL:  $\log_{10} \text{AGIL} = 0,959 - 0,167 (\log_{10} M) + 0,854 (\log_{10} \text{RCSL})$
- RCS:  $\log_{10} \text{AGIL} = 0,948 - 0,188 (\log_{10} M) + 0,962 (\log_{10} \text{RCS})$

Donde M= masa corporal en gramos; RCSA, RCSP, RCL: radio del canal semicircular anterior, posterior y lateral respectivamente; RCS: promedio del radio de los canales semicirculares.

Para cada espécimen (ver Tabla 1) se obtuvieron 4 valores de AGIL, uno para cada canal semicircular y uno que se calculó tomando el promedio de los radios de curvatura de los tres canales semicirculares. Este último es el que se utiliza como valor de agilidad del taxón. Ejemplos de resultados en estas estimaciones han sido publicados en taxones de primates fósiles por Silcox et al. (2009), y en osos fósiles por Arnaudo (2017). Este índice aún no ha sido puesto a prueba en reptiles y, debe recordarse que los resultados obtenidos en la presente tesis son una aproximación y su conclusión final debe ser cuidadosamente analizada como indicativa de las capacidades generales del animal estudiado.

Las estimaciones de los **tamaños corporales (MC)** de cada individuo fueron realizadas haciendo uso de ecuaciones publicadas en otros estudios. La ecuación utilizada en el presente estudio es aquella realizada por Christiansen y Fariña (2004) utilizando el largo del fémur como estimador. En el caso de que dicho elemento se encontrase ausente en el ejemplar se aplicó la estimación publicada por Therrien (2007), donde la estimación de tamaño corporal se realiza en base al largo del cráneo. A continuación se detallan las ecuaciones utilizadas:

- $\log_{10} MC = -6.288 \pm 0.500 + 3.222 \pm 0.181 * \log_{10} FL$ , (Christiansen y Fariña, 2004) FL = largo del fémur.
- $MC = 1.00419 * 10^{(3.6022 * \log(SL) + 3.4426)}$ , (Therrien, 2007) SL = largo del cráneo, en ausencia del fémur.

### 3.3.2. Orientación de la cabeza

Para determinar el **ángulo** de inclinación de la cabeza, se orientó el canal semicircular lateral paralelo al plano horizontal correspondiente a la llamada “postura de alerta” (Taylor et al., 2009). Una vez orientados los canales semicirculares laterales, se procedió a medir el ángulo de inclinación que presenta el cráneo, desde la articulación de

la mandíbula hasta el borde anterior del premaxilar (a lo largo de la hilera dentaria). Esta metodología ha sido cuestionada por Marugán-Lobón et al. (2013) debido a resultados poco usuales como en *Nigersaurus* (Serenó et al. 2007). A su vez se observa, sobretodo en mamíferos, que la variación entre el canal semicircular lateral izquierdo y el derecho se desvían de la coplanaridad por más de 20° (Berlin et al., 2013). Para esto, en mamíferos se ha utilizado la llamada línea de Reid, la cual estimaría de mejor manera la inclinación de la cabeza (Arnaudo, 2017). Sin embargo, esta metodología utiliza una línea recta trazada desde el borde inferior de la órbita al centro de la apertura del meato auditivo externo. En reptiles, y más precisamente en dinosaurios, no se cuenta con una medida exacta de la ubicación del límite lateral del oído medio, a su vez que en la mayoría de los casos la preservación para determinar esta posible ubicación no es buena o en muchos casos, nula.

Análisis posteriores con otras herramientas (Procrustes) demostraron que para los terópodos analizados la variación estimada en el ángulo es muy pequeña con respecto a la estimada por medio de los canales semicirculares. Esta metodología es usualmente utilizada en trabajos de paleontología (ej., Rogers, 1998; Sampson y Witmer, 2007; Sereno et al., 2007; Witmer y Ridgely, 2009; Witmer et al., 2008), y en base a esto, en el presente estudio se tomará como una buena aproximación la orientación paralela al plano del CSL.

### 3.3.3. Diámetro interno CSA vs. Volumen Encefálico

Por último, se testeó el **diámetro interno** del CSA contra el **volumen encefálico** de cada taxón. A manera de estandarización, se calculó el índice entre diámetro del CSA y el volumen encefálico (DICA/EV). Este último resultado se contrastó con el **Índice AGIL**. Esta comparación se realizó para evaluar si en los taxones analizados existe una correlación con aquellos terópodos que presentan un índice de agilidad mayor (Observación personal).

### 3.4. Medidas de la lagena

El **largo** de la lagena fue medido, en aquellos casos que fue posible, desde el margen ventral de la ventana oval hasta el extremo distal de la misma (Fig. 4). Con esta

medición, y según lo establecido en Gleich et al. (2005), se estimó el largo de las papilas basilares como dos tercios del largo total de la lagena, debido a que el resto del espacio es ocupado por la macula lagenar. A partir de las siguientes fórmulas, calculadas con datos en diversas especies de aves vivientes (Gleich et al., 2005), se estableció la mejor frecuencia de audición (kHz) y el límite de audición de alta frecuencia (kHz):

- $y = 2,2582x - 0,1016$ , para la mejor frecuencia de audición a partir de la masa corporal;
- $y = 5,7705e^{-0,25x}$ , para la mejor frecuencia de audición a partir del largo de las papilas basilares;
- $y = 1,8436x + 1,0426$ , para el límite de audición de alta frecuencia en función de la mejor frecuencia de audición;

## 4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 4.1. Metodología descriptiva

Como se mencionó anteriormente (ver Introducción), tanto el oído interno derecho como el izquierdo se encuentran alojados en el interior del cráneo, más precisamente en las capsulas óticas. Puede ser dividido en dos secciones principales con distinta función: una superior y otra inferior (Fig. 2).

La sección superior se encuentra formada por tres canales semicirculares, dos verticales y uno horizontal, las ámpulas en donde estos últimos se originan, el tronco común, y el vestíbulo (David et al., 2010). Los canales verticales, de acuerdo a su orientación, se definen como canal semicircular anterior y posterior (CSA y CSP, respectivamente). El canal semicircular horizontal se define aquí como canal semicircular lateral (CSL), según Witmer y Ridgely (2009). Los CSA y CSP confluyen en una estructura llamada tronco común (TC). A su vez, en vista dorsal, estos dos canales conforman un ángulo variable en los distintos taxones. La región inferior está formada principalmente por la lagena (L), la cual se encuentra mayormente elongada dorsoventralmente y es la que se encarga de la audición. La lagena contacta con el oído medio mediante la ventana oval (Braun, 1988).

A continuación se describen las reconstrucciones tridimensionales del espacio (laberinto óseo) ocupado por las partes blandas no preservadas del oído interno. Se considera que estas reconstrucciones representan en un alto porcentaje el tamaño/volumen real de las mismas (Georgi, 2008).

#### 4.1.1. Descripciones

**Dinosauria** Owen, 1842

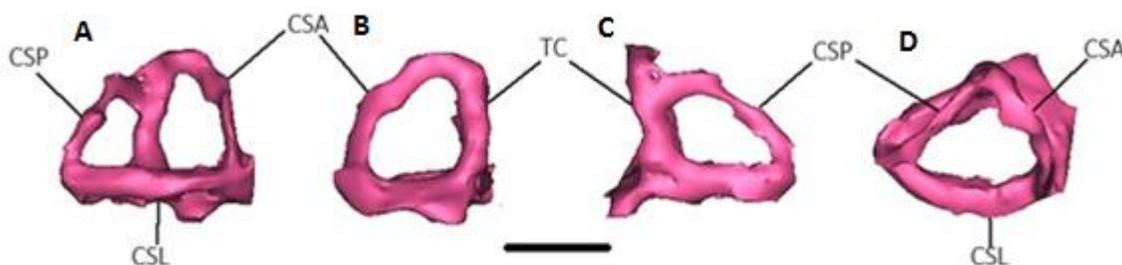
**Saurischia** Seeley, 1887

**Theropoda** Marsh, 1881

**Neotheropoda basal** Bakker 1986

#### 4.1.1.1. *Zupaysaurus rougieri* Arcucci y Coria, 2003

Debido a la calidad de contraste de las tomografías computadas realizadas a este ejemplar (Paulina Carabajal et al., en revisión) solo pudo ser reconstruido parcialmente el oído interno derecho de *Zupaysaurus* (Fig. 5A-D). Este tiene 13,8 mm de largo dorsoventral, sin contar con la porción de la lagena que no fue posible reconstruir, y 17,9 mm de largo anteroposterior en la porción más ancha de los canales semicirculares (Fig. 5A). El diámetro de los tubos de cada uno de los canales semicirculares es de 2,3 mm para el CSA, 2 mm para el CSP y 2,8 mm para el CSL. El tronco común de 2,6 mm. A su vez el canal semicircular anterior tiene un diámetro interno de 11,1 mm, el canal semicircular posterior de 10,7 mm y el canal semicircular lateral de 10,9 mm. Los tres canales semicirculares son de forma sub-ovalada, siendo el eje mayor aproximadamente un tercio más grande que el eje menor. El canal semicircular anterior es más alto que el posterior y se eleva sobre el tronco común. El ángulo formado por el CSA y el CSP es de 85° en vista dorsal (Fig. 5D).



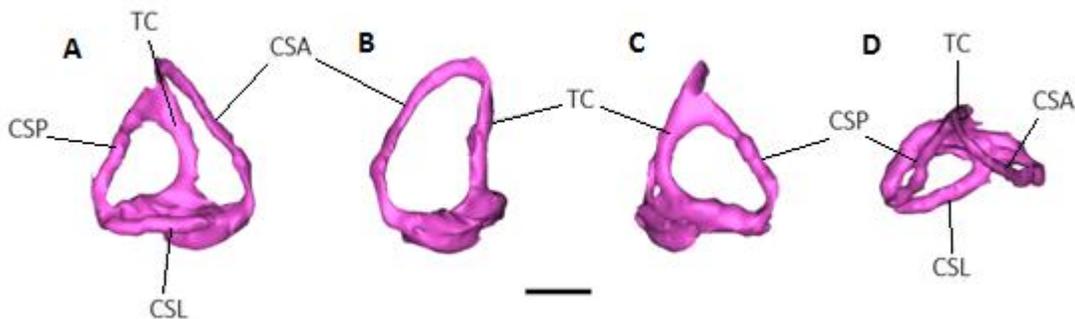
**Figura 5.** Oído interno derecho de *Zupaysaurus rougieri* (Después de Paulina Carabajal, Ezcurra y Novas, en revisión) en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común. Escala 1 cm.

#### Dilophosauridae Charig y Milner, 1990

##### 4.1.1.2. *Sinosaurus triassicus* Young, 1948

El oído interno (Fig. 6A-D) de este taxón fue previamente descrito por Xing et al. (2014). No fue posible observar la lagena debido al poco contraste de las tomografías computadas. El oído interno reconstruido presenta un largo dorsoventral de 26,3 mm y un largo anteroposterior máximo de 24,6 mm anteroposteriormente. Los diámetros internos

de los canales semicirculares son 19,9 mm para el CSA, 10,6 mm para el CSP, y 13,4 mm para el CSL. Los canales semicirculares presentan forma sub-ovalada a ovalada, donde en el CSA y el CSL el eje mayor llega a ser casi el doble del eje menor. Los canales semicirculares son delgados, con un diámetro del tubo que varía de 2,2 mm hasta 3,0 mm. El tronco común tiene un ancho de 3,1 mm y se encuentra curvado posteriormente (Fig. 6A). El CSA junto con el CSP forma un ángulo de aproximadamente 90°, en vista dorsal (Fig. 6D).



**Figura 6. Oído interno derecho de *Sinosaurus triassicus* (Después de Xing et al. 2014) en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena. Escala 1 cm.**

#### **Ceratosauria** Marsh, 1884

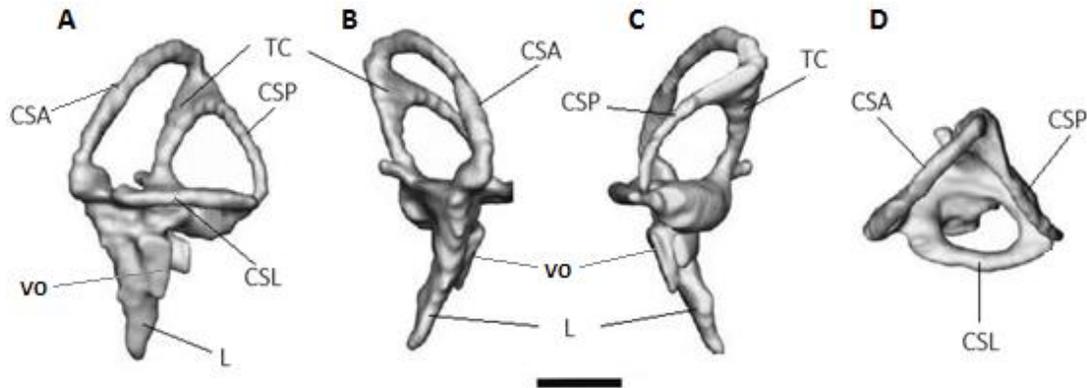
#### **Ceratosauridae** Marsh, 1884

#### **4.1.1.3 *Ceratosaurus nasicornis* Marsh, 1884**

La reconstrucción del oído interno de *Ceratosaurus nasicornis*, fue realizada por Sampson y Witmer (2007). En el presente trabajo se re-describe la morfología y se toman medidas correspondientes a partir de las ilustraciones del mencionado trabajo. El oído interno de *Ceratosaurus* (Fig. 7A-D) presenta dorsoventralmente 38,5 mm de largo y anteroposteriormente 23,7 mm de largo máximo al nivel de los canales semicirculares. El CSA es de forma ovalada siendo su eje mayor el doble que el eje menor, el CSP y el CSL presentan una morfología sub-ovalada con el eje mayor aproximadamente un tercio más grande que el eje menor. Los canales semicirculares tienen un diámetro interno de 16,5 mm, 12,4 mm y 9,3 mm para el CSA, el CSP y el CSL respectivamente. El CSA y el CSP confluyen en el tronco común, donde el CSA se encuentra dorsal (o se proyecta

dorsalmente) al CSP (Fig. 7A). El diámetro del tubo de los canales varía entre 1,8 mm y 2,5 mm. El tronco común es robusto, presentando 3,5 mm de diámetro (Fig. 7A). En vista dorsal el CSA y el CSP forman un ángulo de 85° (Fig. 7D).

La lagena se encuentra completa y es de forma cónica, siendo ventralmente elongada (con un largo de 8,8 mm), por debajo de la ventana oval (Fig. 7A-C).



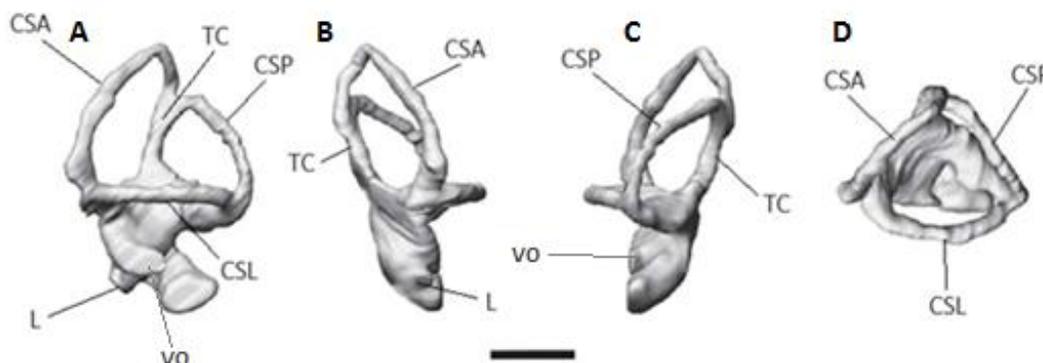
**Figura 7.** Oído interno izquierdo de *Ceratosaurus nasicornis* (Modificado de Sampson y Witmer, 2007) en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena; VO, Ventana Oval. Escala 1 cm.

#### **Abelisauroidea** Bonaparte y Novas, 1985

##### **4.1.1.4. *Majungasaurus crenatissimus*** Depéret, 1896

El oído interno de *Majungasaurus* fue descrito por Sampson y Witmer (2007) y aquí se re-describe en base a las ilustraciones del trabajo mencionado (Fig. 8A-D). El oído interno de *M. crenatissimus* está incompleto ya que solo se observa el comienzo de la lagena, por debajo de la ventana oval, debido a que su extremo distal se encuentra dañado. Por lo tanto el oído interno tiene 30,3 mm de largo dorsoventral, con un largo anteroposterior máximo de 22,6 mm a la altura de los canales semicirculares. Los canales semicirculares presentan una morfología de sub-ovalada a ovalada, donde el CSA y el CSP tienen un eje mayor del doble de largo que el eje menor. El CSL presenta un eje mayor aproximadamente un tercio más grande que el eje menor. El diámetro interno de los canales semicirculares varía entre 17,4 mm y 13,2 mm, siendo el mayor el CSA, y el CSP

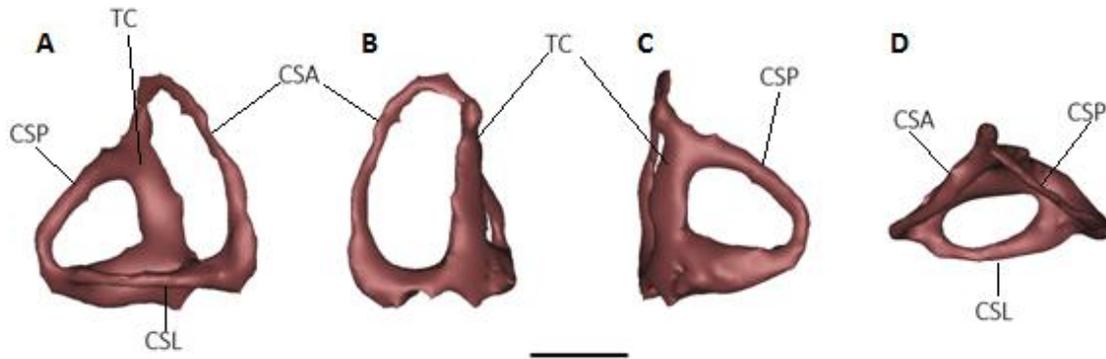
más grande que el CSL. El diámetro del tubo de los canales semicirculares varía entre 1,7 mm y 2,4 mm. El CSA y el CSP forman un ángulo de 85° en vista dorsal (Fig. 8D).



**Figura 8.** Oído interno izquierdo de *Majungasaurus crenatissimus* (Modificado de Sampson y Witmer, 2007) en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena; VO; Ventana Oval. Escalas 1 cm.

#### 4.1.1.5. *Aucasaurus garridoi* Coria, Chiappe y Dingus, 2002

El oído interno de *Aucasaurus* (Fig. 9A-D) está incompleto ya que la lagena no pudo ser reconstruida debido a la mala preservación del fósil en esa región del cráneo (Paulina Carabajal y Succar, 2015). En consecuencia, el oído interno mide aproximadamente 21,7 mm dorsoventralmente, y con 22,5 mm anteroposteriormente. El CSA es más alto que el CSP y que el tronco común. El CSA presenta una forma ovalada con el eje mayor siendo más del doble de largo que el eje menor. El CSP es de forma sub-ovalada con un eje mayor un tercio más largo que el eje menor. El CSL es ovalado con el eje mayor el doble que el eje menor. El diámetro interno de cada canal semicircular es aproximadamente de 16,5 mm, 10,8 mm y 8,5 mm para el CSA, el CSP y el CSL, respectivamente. El diámetro del tubo de los canales semicirculares varía entre 1,5 mm y 2,6 mm, siendo el CSP el más robusto de todos (Fig. 9C). El diámetro del tronco común es mayor que cualquiera de los canales semicirculares, con 3,9 mm de ancho. El ángulo formado por los canales CSA y CSP es de 93° aproximadamente, en vista dorsal (Fig. 9D).

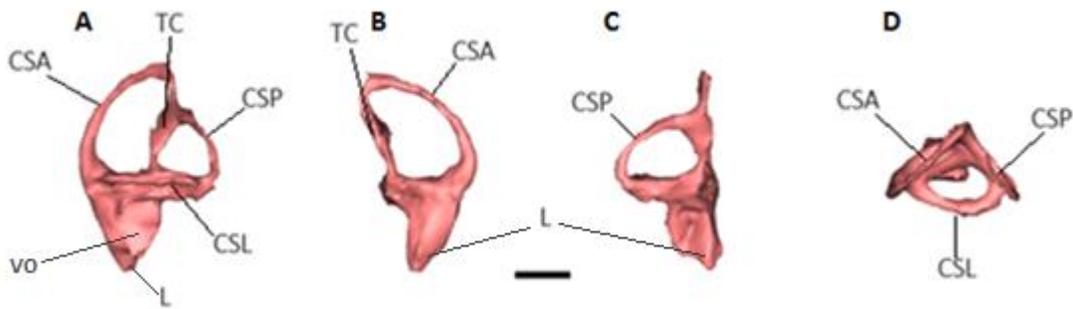


**Figura 9.** Oído interno derecho de *Aucasaurus garridoi* (Después de Paulina Carabajal y Succar, 2015) en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena. Escalas 1 cm.

#### 4.1.1.6 *Viavenator exxoni* Filippi et al., 2016

El oído de *Viavenator* (Fig. 10A-D) se encuentra completo y está siendo re-descripto en base a las reconstrucciones tridimensionales obtenidas de las tomografías computadas correspondientes. Este tiene un largo aproximado de 37,5 mm dorsoventralmente y de 24,8 mm anteroposteriormente. El CSA es más grande que el CSP, y este a su vez es mayor al CSL. Los canales semicirculares presentan una forma ovalada para el CSA y el CSL, con el eje mayor el doble de largo que el eje menor. El CSP es de morfología sub-ovalada con el eje mayor un tercio más largo que el eje menor (Fig. 10B-D). Tienen un diámetro interno de 20 mm, 12,7 mm y 10,8 mm para el CSA, el CSP y el CSL, respectivamente. El tronco común es más robusto (tiene mayor diámetro) que los canales semicirculares, con un diámetro de 3 mm para el tronco y un diámetro del tubo que varía entre 1,9 mm a 2,2 mm para los canales semicirculares, siendo el CSL el de mayor diámetro de estos tres. Los CSA y CSP forman, en vista dorsal, un ángulo de 85° (Fig. 10D).

Presenta, por debajo de la ventana oval, una lagena corta y cónica, de 4,13 mm de largo (Fig. 10A-C).



**Figura 10.** Oído interno izquierdo de *Viavenator exxoni* (Después de Paulina Carabajal y Filippi, 2018) en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena; VO, Ventana Oval. Escalas 1 cm.

**Tetanurae** Gauthier, 1986

**Allosauroidea** Marsh, 1878

**Metriacanthosauridae** Paul, 1988

**4.1.1.7. *Sinraptor dongi*** Currie y Zhao, 1994

La reconstrucción completa del oído interno (Fig. 11) de *Sinraptor* no fue posible debido en parte al mal estado de preservación del fósil en esa región, como también al bajo contraste de las tomografías computadas. Se reconstruyeron segmentos de los canales semicirculares que permitieron inferir el tamaño de este oído interno. Este tiene largo dorsoventral de 16 mm (sin la lagena), como el ancho anteroposterior, de 19 mm. Presenta un diámetro del tubo de los canales de 1,8 mm aproximadamente, y el tronco común siendo más ancho que estos con 2,3 mm aproximadamente. A su vez el CSA y CSP en vista dorsal, presentan un ángulo de 65° (Paulina Carabajal y Currie, 2012).

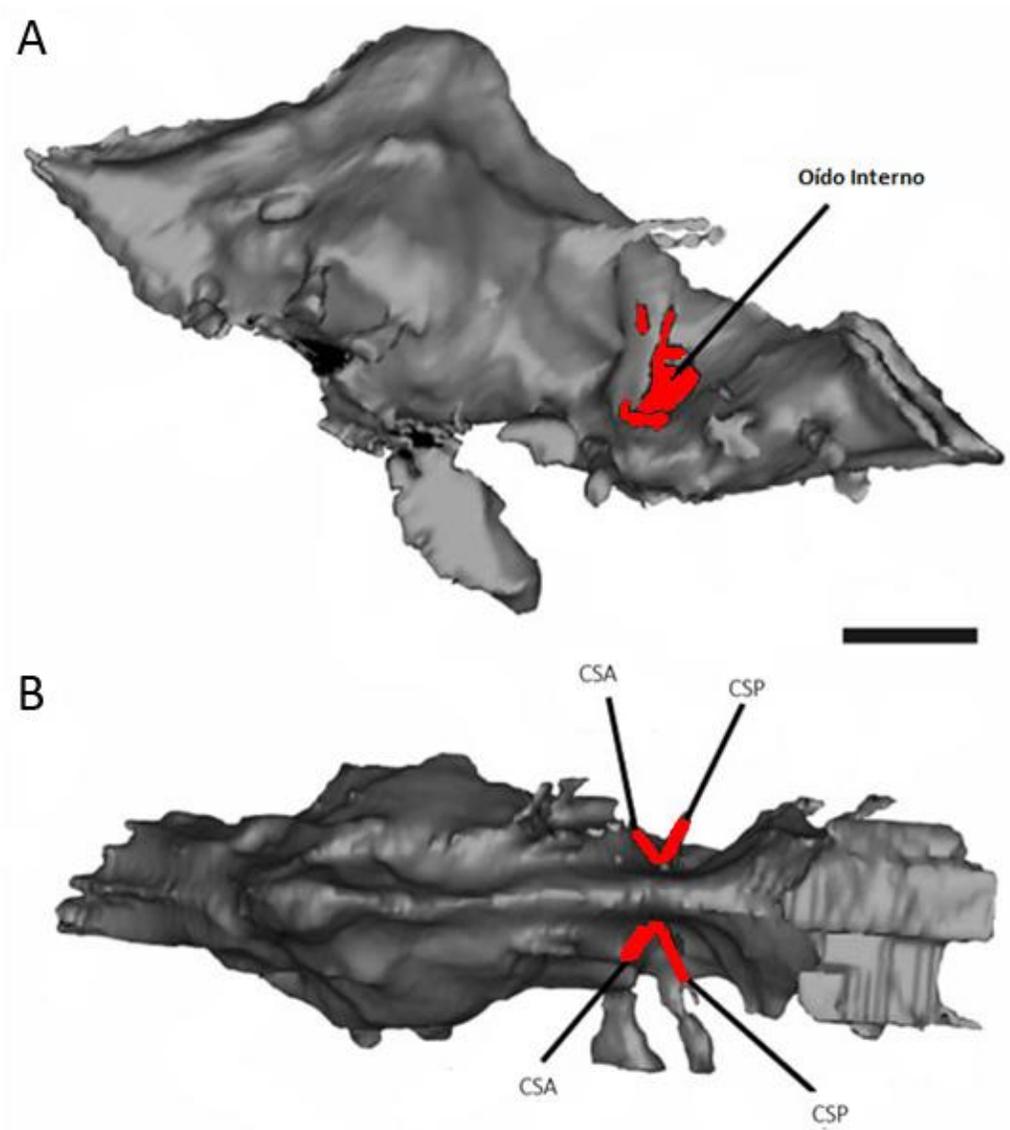


Figura 11. A. Vista lateral izquierda de la reconstrucción tridimensional del endocráneo de *Sinraptor dongi* con la reconstrucción parcial del oído interno izquierdo. B. Vista dorsal de la reconstrucción tridimensional del endocráneo de *Sinraptor dongi*, con la vista dorsal de las reconstrucciones parciales de los oídos internos derecho e izquierdo (Modificado de Paulina Carabajal y Currie 2012). Escala 2 cm.

#### Allosauridae Marsh, 1879

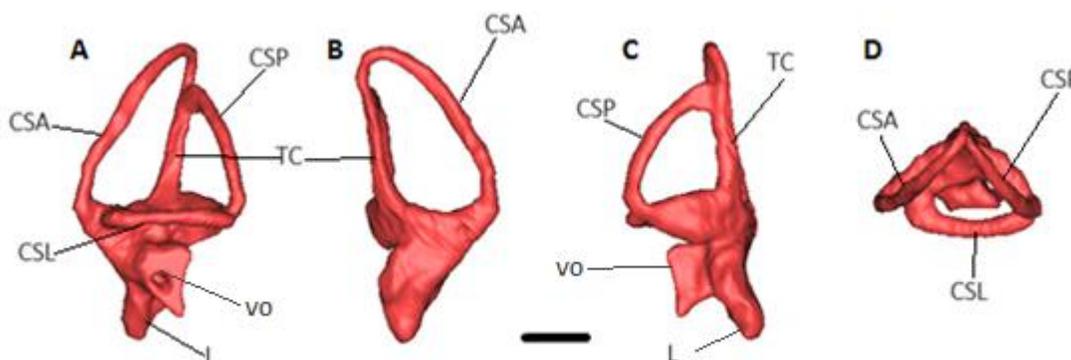
##### 4.1.1.8. *Allosaurus fragilis* Marsh, 1877

El oído interno de *Allosaurus fragilis*, fue descrito por primera vez por Rogers (1998). El oído interno de este taxón fue figurado posteriormente en la contribución de Witmer y Ridgely (2009) que se encuentra focalizada en la descripción del molde endocraneano, la neumaticidad craneana y oído interno de *Tyrannosaurus rex*. En la

presente tesis la descripción se realizó a partir del modelo tridimensional en formato .STL provisto por uno de los autores del trabajo mencionado anteriormente (L. Witmer, Universidad de Ohio).

El oído interno de *Allosaurus fragilis* (Fig. 12A-D) está completo, mide aproximadamente 43,9 mm dorsoventralmente y presenta un ancho máximo de 24,7 mm a la altura de los canales semicirculares. El CSA tiene forma triangular con su eje mayor siendo más del doble de largo que el eje menor. El CSP presenta una forma triangular pero con el eje mayor un tercio más grande que el eje menor. Al contrario, el CSL presenta forma ovalada con el eje mayor siendo el doble de largo que el eje menor. Como es observado por Rogers (1998) y Witmer y Ridgely (2009), el CSL tiene en su contacto con el CSA una forma de “gancho”, es decir que se curva abruptamente (Fig. 12D). El CSA es el de mayor diámetro interno con 24,9 mm, siendo el CSL el de menor tamaño con 11,1 mm. El CSP tiene un diámetro interno de 16,2 mm. El diámetro del tubo de los canales varía entre 2 mm y 2,7 mm siendo el CSL el de mayor diámetro. El tronco común presenta un diámetro similar al de los canales semicirculares, presentando un ancho máximo de 2,7 mm (Fig. 12A). El CSA y el CSP forman un ángulo de 85° entre sí en vista dorsal (Fig. 12D).

La lagena se proyecta ventralmente por debajo de la ventana oval, y tiene un largo de 8,5 mm aproximadamente (Fig. 12A-C).



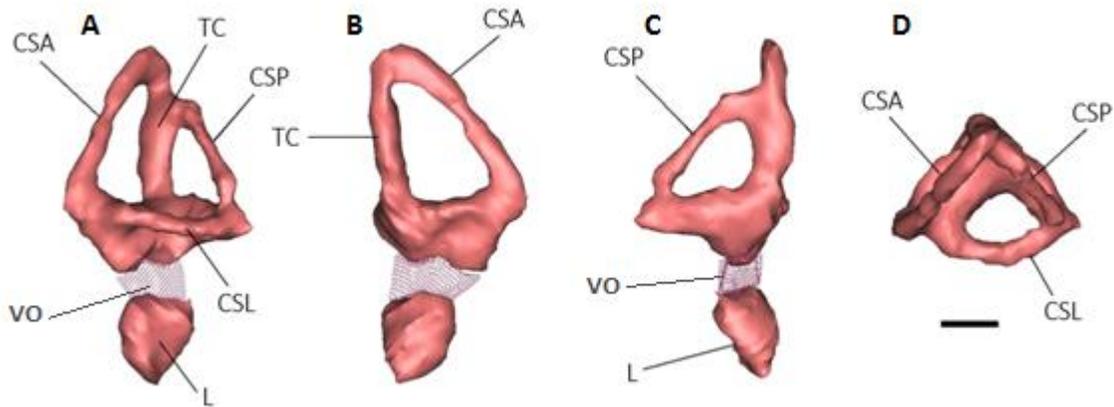
**Figura 12.** Oído interno izquierdo de *Allosaurus fragilis* (Después de Witmer y Ridgely, 2009) en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena; VO, Ventana Oval. Escala 1 cm.

## **Carcharodontosauridae** Stromer, 1931

### **4.1.1.9. *Giganotosaurus carolinii*** Coria y Salgado, 1995

El oído interno de *Giganotosaurus carolinii* (Fig. 13A-D) fue descrito en detalle por primera vez para esta Tesis de Licenciatura (Paulina Carabajal y Nieto, en revisión). El oído interno se encuentra dañado a la altura de la ventana oval, ya que presenta una fractura en el neurocráneo, pero probablemente esté completo. Mide aproximadamente 48,5 mm dorsoventralmente (esta medida no incluye el espacio generado por la fractura) y 32,5 mm anteroposteriormente a la altura de los canales semicirculares. El CSA es aproximadamente de forma triangular, con el eje mayor más del doble de largo que el eje menor, y a su vez se extiende dorsalmente sobre el nivel del CSP con el eje más largo orientado dorsoventralmente (Fig. 13A). El CSP también es de forma triangular con el eje mayor el doble de largo que el eje menor, y orientado mediolateralmente. El CSL es ovalado con el eje mayor casi el doble de largo que el eje menor, y orientado anteroposteriormente (Fig. 13D). El CSA es más grande que el CSP, y el CSL es más pequeño que los otros dos (Fig. 13A). El diámetro interno de cada canal es aproximadamente 24,2 mm, 18,2 mm y 14,7 mm para el CSA, CSP y CSL respectivamente. El diámetro de los tubos de los canales semicirculares varía entre 2,6 mm y 4,6 mm, con el CSA siendo el más robusto. El tronco común es más robusto que cualquiera de los canales y mide 5,4 mm de diámetro (Fig. 13A). El ángulo formado por los canales anterior y posterior es aproximadamente 90° en vista dorsal (Fig. 13D).

Como se menciona anteriormente, el oído interno se encuentra dañado a la altura de la ventana oval (Fig. 13A-C), pero la lagena probablemente está completa y mide 14 mm de largo, es simple y cónica, orientada anteroventralmente con el ápice distal levemente ensanchado (Fig. 13A-C), característica que comparte con *C. saharicus* (Paulina Carabajal et al., 2015 – estudio preliminar, Paulina Carabajal y Nieto, en revisión).



**Figura 13.** Oído interno izquierdo de *Giganotosaurus carolinii* en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena; VO, Ventana Oval. Escala 1 cm.

#### **Megaraptora** Benson, Carrano y Brusatte, 2010

##### **4.1.1.10.** *Murusraptor barrosaensis* Coria y Currie, 2016

El oído interno de *Murusraptor* fue originalmente descrito en el trabajo de Paulina Carabajal y Currie (2017). En la presente Tesis se realizó una re-descripción de este mismo basado en las reconstrucciones tridimensionales a partir de las tomografías computadas, aportando datos de medición. El oído interno (Fig. 14A-D) está completo tiene 37,3 mm de largo y 22,9 mm de ancho máximo al nivel de los canales semicirculares. El CSA es más grande que el CSP, y a su vez este es mayor que el CSL. Los canales semicirculares presentan una forma de sub-ovalada a ovalada, donde el CSA tiene un eje mayor aproximadamente un tercio más grande que el eje menor. El CSP y el CSL son ovalados con el eje mayor del doble de largo que el eje menor. Presentan un diámetro interno de 17,5 mm, 13,4 mm y 9,8 mm respectivamente. A su vez, el diámetro del tubo de los canales varía entre 1,7 mm y 2,7 mm, siendo el CSA el de mayor diámetro. El CSA es más alto que el CSP y el tronco común, y este último es delgado presentando 2,1 mm de diámetro. El CSA y el CSP forman un ángulo de 80° en vista dorsal (Fig. 14D).

La lagena se encuentra proyectada ventralmente (Fig. 14A-C), por debajo de la ventana oval con un largo aproximado de 10 mm.

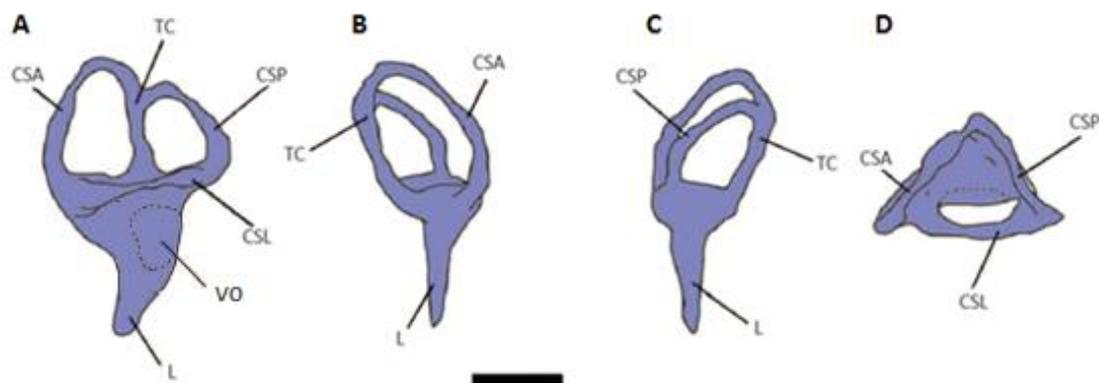


Figura 14. Oído interno izquierdo de *Murusraptor barrosaensis* (Modificado de Paulina Carabajal y Currie, 2017) en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena; VO, Ventana Oval. Escala 1 cm.

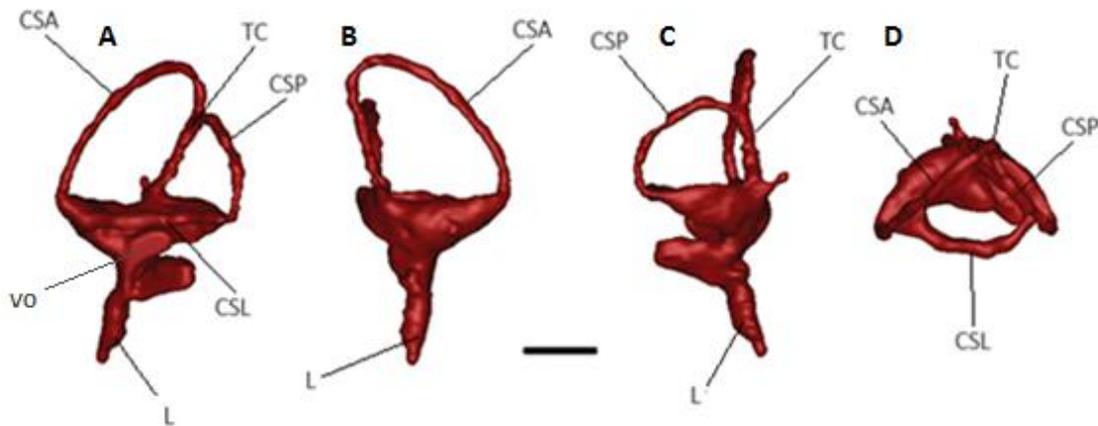
**Coelurosauria** Huene, 1914

**Tyrannosauroida** Osborn, 1906

**4.1.1.11.** *Tyrannosaurus rex* Osborn, 1905

El oído interno de este ejemplar de *Tyrannosaurus* (Fig. 15A-D) fue descrito por Witmer y Ridgely (2009). Aquí se re-describe basado en reconstrucción tridimensional en formato STL. El oído interno esta completo tiene 43,2 mm de largo dorsoventral y 25 mm de largo anteroposteriormente. Los canales semicirculares presentan una morfología de sub-ovalada a sub-circular, con el eje mayor siendo más largo que el eje menor. Estos tienen un diámetro interno de 24,8 mm para el CSA, 15,1 mm para el CSP y 14 mm para el CSL. Los canales semicirculares son delgados y tienen un diámetro de tubo que varía entre 1,7 mm a 1,9 mm, siendo el CSL el mayor. El tronco común tiene un diámetro de tubo de 1,8 mm, similar a los canales semicirculares. El CSA conforma con el CSP un ángulo de 87°, en vista dorsal (Fig. 15D).

La lagena fue reconstruida completamente, y presenta una posición ventral con 14,4 mm de largo (Fig. 15A-C), siendo una de las de mayor longitud registrada para los terópodos de esta muestra.

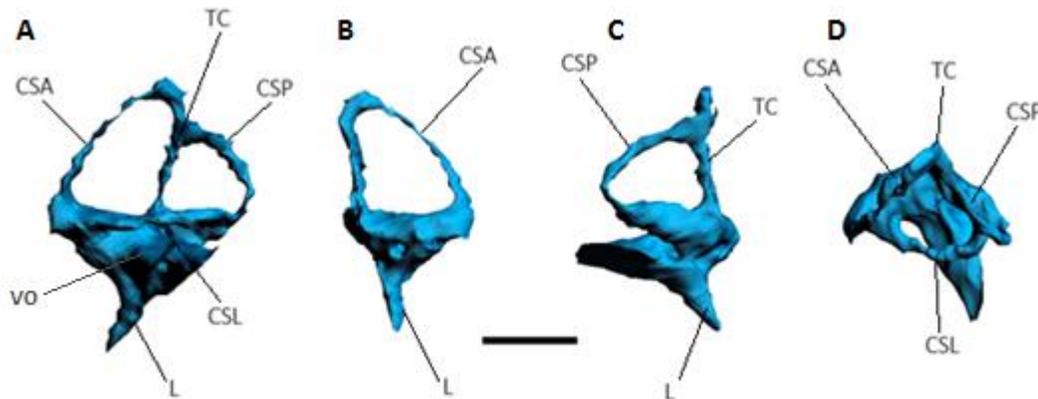


**Figura 15.** Oído interno izquierdo de *Tyrannosaurus rex* (Después de Witmer y Ridgely, 2009) en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena; VO, Ventana Oval. Escala 1 cm.

#### 4.1.1.12. *Daspletosaurus* sp. Russell, 1970

El oído interno de *Daspletosaurus* sp. (Fig. 16A-D) fue descrito brevemente en un trabajo preliminar de Paulina Carabajal et al. (2018). Aquí se realiza una descripción más exhaustiva del mismo. El oído interno completo mide aproximadamente 28,4 mm dorsoventralmente y 20,8 mm anteroposteriormente, presentando una forma triangular en vista lateral (Fig. 16A). El CSA es de mayor tamaño que el CSP y este, a su vez, es mayor que el CSL. El CSA es más alto que el CSP y que el tronco común. Presenta una forma sub-triangular al igual que el CSP, con el eje mayor siendo más largo que el eje menor. El CSL, a diferencia de los CSA y CSP, es de forma ovalada. El diámetro interno de cada canal es aproximadamente de 13 mm, 9 mm y 7,3 mm respectivamente. El diámetro del tubo de los canales semicirculares varía entre 1,2 mm y 1,4 mm. El tronco común también presenta un diámetro similar de aproximadamente 1,3 mm. El ángulo formado por los CSA y CSP es de 83° aproximadamente en vista dorsal (Fig. 16D).

La lagena es de forma cónica, delgada y relativamente corta comparada con *T. rex* y mide aproximadamente 7,8 mm de largo, por debajo de la ventana oval (Fig. 16A-C).



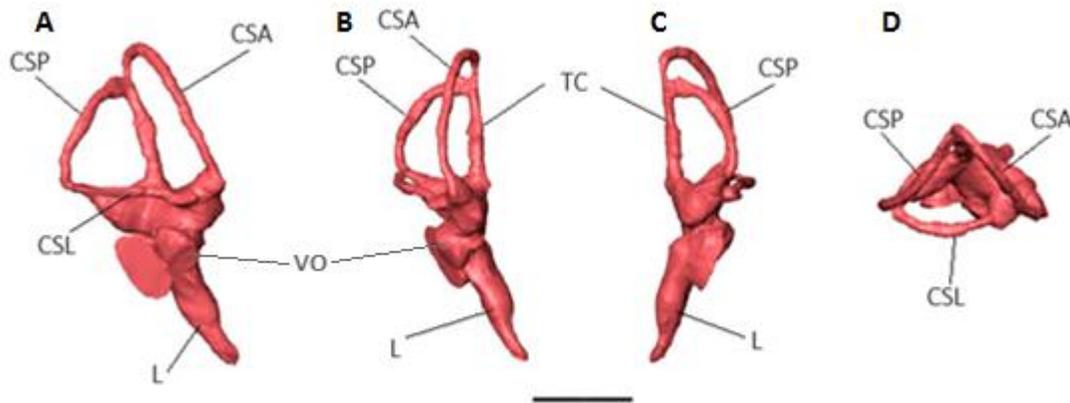
**Figura 16.** Oído interno izquierdo de *Daspletosaurus sp.* (Después de Paulina Carabajal et al., 2018) en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena; VO, Ventana Oval. Escala 1 cm.

#### Therizinosauria Russell, 1997

##### 4.1.1.13. *Falcarius utahensis* Kirkland et al., 2005

La reconstrucción del oído interno de *Falcarius utahensis*, fue realizada por Lautenschlager et al. (2012). En el presente trabajo se re-describe la morfología y se toman medidas correspondientes a partir de las ilustraciones del mencionado trabajo. El oído interno de *Falcarius* (Fig. 17A-D) está completo tiene un largo dorsoventral de 31,2 mm y 16,4 mm de largo anteroposterior. Los tres canales semicirculares tienen una morfología ovalada, siendo el eje mayor del doble de largo que el eje menor (Fig. 17A-D), el CSA se extiende dorsalmente sobre el tronco común generando que este se tuerza levemente hacia posterior. Los canales semicirculares tienen un diámetro interno de 13,3 mm, 9 mm y 8,3 mm para el CSA, el CSP y el CSL, respectivamente. El diámetro de los tubos de los canales semicirculares varía entre 1,5 mm y 1,15 mm, siendo el CSP el mayor. El tronco común tiene mayor diámetro que los canales semicirculares con 1,9 mm. El ángulo formado por el CSA y el CSP es de 80°, aproximadamente, en vista dorsal (Fig. 17D).

Por debajo de la ventana oval se extiende la lagena ventralmente, de forma cónica con un largo de 11 mm (Fig. 17A-C).

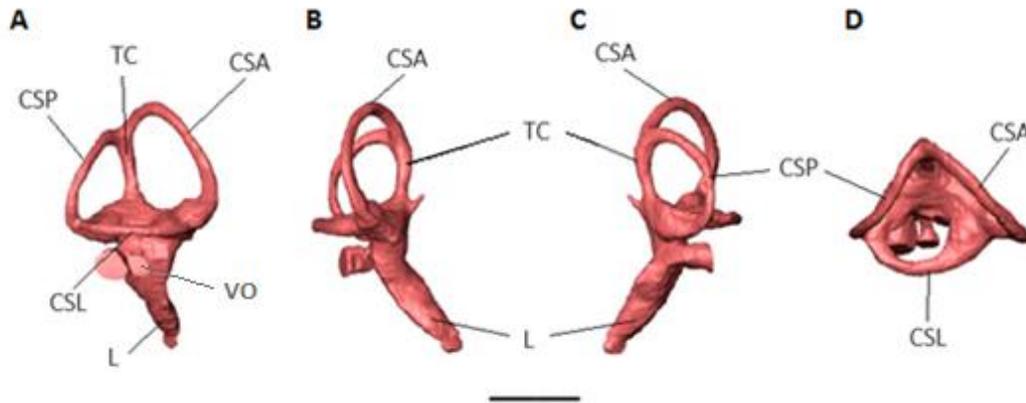


**Figura 17.** Oído interno derecho de *Falcarius utahensis* (Modificado de Lautenschlager et al., 2012) en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena; VO, Ventana Oval. Escalas 1 cm.

#### 4.1.1.14. *Erlikosaurus andrewsi* Perle, 1981

La reconstrucción del oído interno de *Erlikosaurus andrewsi*, fue realizada por Lautenschlager et al. (2012). En el presente trabajo se re-describe la morfología y se toman medidas correspondientes a partir de las ilustraciones del mencionado trabajo. *Erlikosaurus* presenta un oído interno completo relativamente pequeño (Fig. 18A-D), el cual tiene 28,7 mm de largo y 15,4 mm de ancho máximo al nivel de los canales semicirculares. Los tres canales semicirculares presentan una forma de circular a sub-circular con el eje mayor siendo solo un poco más grande que el eje menor (Fig. 18B-D). El diámetro interno de los canales semicirculares es de 10,2 mm para el CSA, 8,7 mm para el CSP y el 6,8 mm para el CSL. A su vez, el canal semicircular anterior se proyecta dorsalmente y asciende por encima del tronco común (Fig. 18A). El diámetro de los tubos de los canales semicirculares varía entre 1,4 mm y 1,7 mm. El tronco común tiene un diámetro de tubo similar con 1,6 mm. El CSA forma con el CSP un ángulo de 82°, en vista dorsal (Fig. 18D).

La lagena de *Erlikosaurus* se extiende ventromedialmente desde la ventana oval, siendo elongada y de forma cónica, teniendo 12,3 mm de largo (Fig. 18A-C).

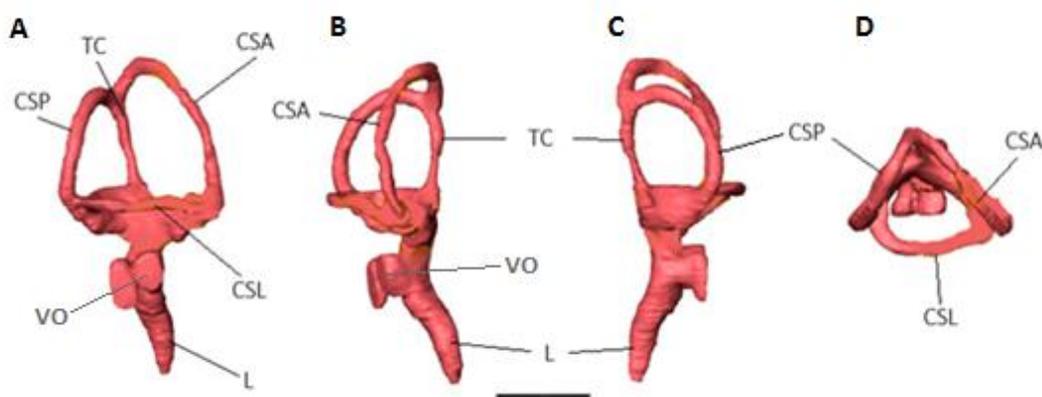


**Figura 18.** Oído interno derecho de *Erlikosaurus andrewsi* (Modificado de Lautenschlager et al., 2012) en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena; VO, Ventana Oval. Escalas 1 cm.

#### 4.1.1.15. *Nothronychus mckinleyi* Kirkland y Wolfe, 2001

La reconstrucción del oído interno de *Nothronychus mckinleyi*, fue realizada por Lautenschlager et al. (2012). En el presente trabajo se re-describe la morfología y se toman medidas correspondientes a partir de las ilustraciones del mencionado trabajo. El oído interno de *Nothronychus* está completo. Presenta un oído interno (Fig. 19A-D) con 33,2 mm de largo en sentido dorsoventral y 17,9 mm de ancho en sentido anteroposterior, a la altura de los canales semicircular (Fig. 19A). Los canales semicirculares presentan una morfología sub-circular, siendo el posterior el más circular presentando un eje mayor levemente mayor al eje menor (Fig. 19B-D). Los canales semicirculares tienen un diámetro interno que es de 14 mm para el CSA, 10,4 mm para el CSP y 9 mm para el CSL, respectivamente. El diámetro de los tubos de los canales semicirculares varía entre 1,3 mm y 1,6 mm. El tronco común tiene un diámetro de tubo similar con 1,5 mm. Los CSA y CSP forman un ángulo de 85°, en vista dorsal (Fig.19D).

La lagena es elongada y de forma cónica, con un largo de 10,7 mm, por debajo de la ventana oval (Fig. 19A-C).



**Figura 19.** Oído interno derecho de *Nothronychus mckinleyi* (Modificado de Lautenschlager et al., 2012) en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena; VO, Ventana Oval. Escalas 1 cm.

#### Ornithomimosauria Barsbold, 1976

##### 4.1.1.16. *Struthiomimus altus* Osborn, 1917

El único representante de los ornitomimosaurios en la muestra bajo estudio es *Struthiomimus altus*. Si bien fue descrito por Witmer y Ridgely (2009), se trata de una descripción escueta, por lo que aquí se procede a su detallar su morfología:

El oído interno de *Struthiomimus* (Fig. 20A-D) está completo, es pequeño en comparación a los demás taxones estudiados aquí, teniendo un largo dorsoventral de 20 mm y un ancho anteroposterior de 12,3 mm. Los canales semicirculares poseen una morfología subcircular, tanto para el CSP como el CSL (Fig. 20C-D). En cambio el CSA presenta una forma más elíptica con su eje mayor del doble de largo que su eje menor (Fig. 20B). Los canales semicirculares tienen un diámetro interno de 12,5 mm, 7,8 mm y 5,3 mm para los CSA, CSP y CSL, respectivamente. Los tubos tienen un diámetro variable entre 0,9 mm y 1,2 mm. El tronco común tiene un diámetro de tubo similar con 1,15 mm. Los canales semicirculares anterior y posterior conforman un ángulo de 70° aproximadamente, en vista dorsal (Fig. 20D).

La lagena es corta y robusta, teniendo un largo de 3,8 mm por debajo de la ventana oval (Fig. 20A-C).

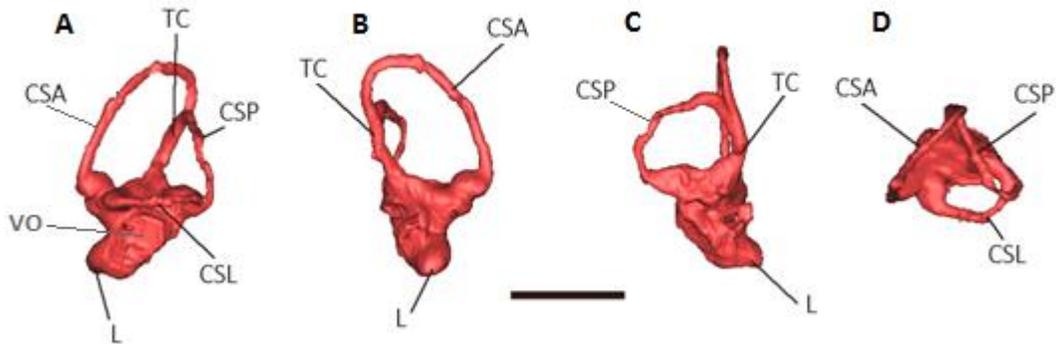


Figura 20. Oído interno izquierdo de *Struthiomimus altus* (Después de Witmer y Ridgely, 2009) en vista lateral (A), anterior (B), posterior (C) y dorsal (D), respectivamente. Referencias: CSA, Canal Semicircular Anterior; CSP, Canal Semicircular Posterior; CSL, Canal Semicircular Lateral; TC, Tronco Común; L, Lagena; VO, Ventana Oval. Escala 1 cm.

#### 4.1.2. Caracterización morfológica del oído interno de los diferentes clados estudiados

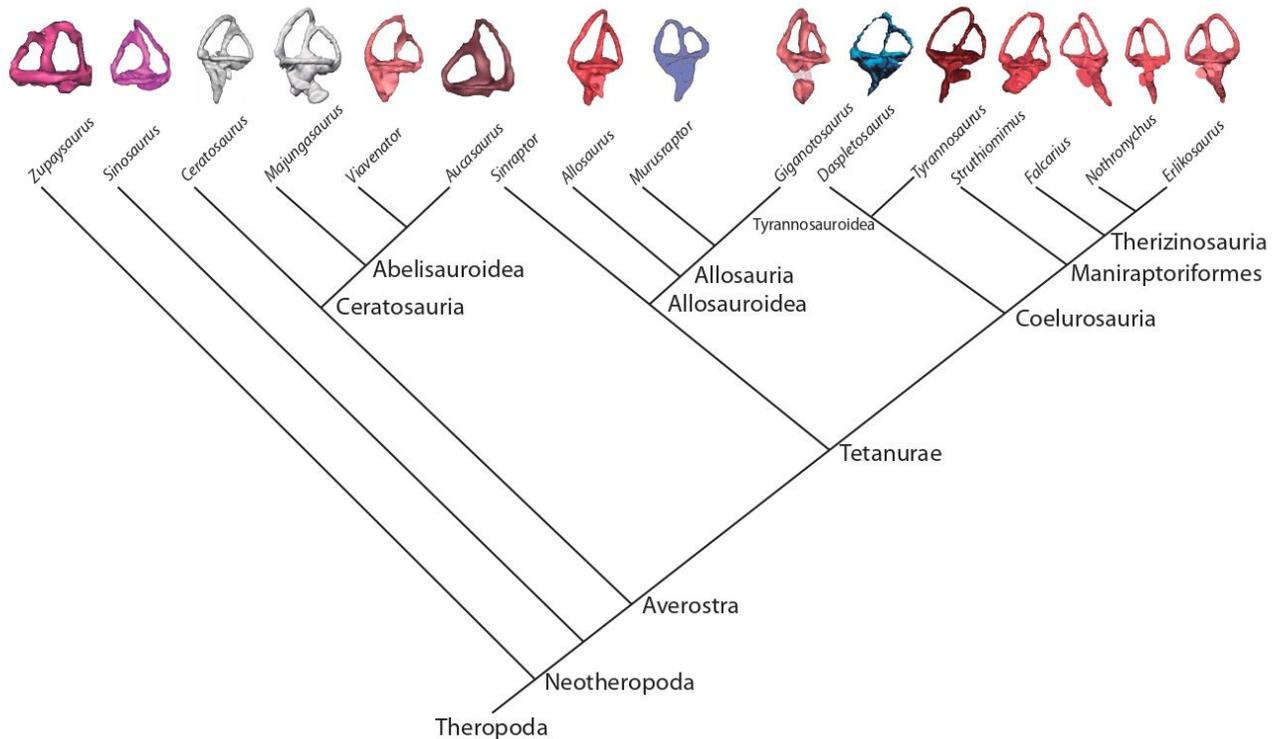


Figura 21. Cladograma simplificado que presenta los taxones y sus respectivos oídos internos. La clasificación filogenética sigue los resultados de los análisis cladísticos de

**Carrano y Sampson (2008), Carrano et al. (2012), Filippi et al. (2016), Coria y Currie (2016) y Zanno (2010). Los oídos internos no se encuentran a escala.**

#### **4.1.2.1. Neoterópodos basales**

El oído interno de los neoterópodos basales de la muestra, *Zupaysaurus rougieri* y *Sinosaurus triassicus*, presenta la morfología típica observada en los diferentes terópodos de la muestra. Con una forma triangular en vista lateral, cuenta con canales semicirculares de sub-ovalados en *Z. rougieri* a ovalados en *S. triassicus*, con su eje mayor mucho más largo que su eje menor. El CSA en *Z. rougieri* es uno de los de menor tamaño de la muestra, superado solo por uno de los terizinosaurios (*E. andrewsi*). El CSA es el canal semicircular de mayor tamaño en ambos taxones. Lo que distingue a *S. triassicus* de *Z. rougieri* es la torsión presente en su tronco común dorso-posteriormente. El ángulo entre el CSA y el CSP varía entre 85° y 90°, semejante a los demás taxones.

Desafortunadamente para ninguno de los taxones pudo ser reconstruida la lagena, por lo que no fue posible realizar inferencias en cuanto a la audición en estos taxones más basales.

#### **4.1.2.2. Abelisauroida**

El oído interno de los abelisáuridos no pareciera distinguirse por ninguna característica en particular, mostrando la morfología usualmente observada en terópodos con una forma relativamente triangular en vista lateral, canales delgados y donde el CSA se encuentra dorsal al CSP (Witmer y Ridgely, 2009). Los tres taxones estudiados presentan oídos internos semejantes entre sí, con dimensiones similares siendo el más largo el de *Viavenator exxoni*, a pesar de que *Majungasaurus crenatissimus* sea el de mayor masa corporal (~1800 kg). *V. exxoni* presenta el mayor diámetro interno para el CSA, sin embargo, *Majungasaurus crenatissimus* es quien presenta mayor diámetro interno tanto para el CSP como para el CSL. Se observa que en los tres casos que siempre el CSA es mayor que el CSP y este último es mayor al CSL. La morfología general de los canales semicirculares es de sub-ovalada a ovalada. El diámetro de los tubos de los

canales semicirculares varía entre 1,5 mm y 2,6 mm, y el diámetro del tronco común de los tres taxones varía de 2,3 mm a 3,9 mm, siendo el de *Aucasaurus garridoi* el de mayor diámetro. El ángulo formado por el CSA y el CSP en vista dorsal varía entre 85° y 93° aproximadamente siendo *A. garridoi* el que presenta el ángulo mayor. En *V. exxoni* puede distinguirse que el CSA en su unión con el CSP, supera la línea de este último generando una curvatura hacia adentro, algo solo observable en este taxón.

La reconstrucción completa de la lagena fue solo posible en *V. exxoni*, siendo esta de 4,13 mm de largo aproximadamente, en *M. crenatissimus* solo se preserva la sección más proximal. Por último, en comparación con *Ceratosaurus nasicornis* que representa el grupo hermano de los abelisáuridos (Carrano y Sampson, 2008), tampoco presentan diferencias sustanciales pero este último parece tener una lagena más larga por lo que tendría una mejor capacidad auditiva para la captación de bajas frecuencias.

### **Allosauroidea**

El oído interno de los Allosauroidea mantiene la morfología usualmente observada en terópodos, pero se caracteriza por ser presentar una marcada forma triangular en vista lateral, como se observa en *Allosaurus fragilis* (Fig. 12A-D) y *Giganotosaurus carolinii* (Fig. 13A-D)

#### **4.1.2.3. Allosauridae**

El oído interno de *Allosaurus fragilis* presenta un gran tamaño absoluto, comparable al de otro terópodo de gran tamaño como es *Giganotosaurus carolinii*. Presenta una forma fuertemente triangular en vista lateral del oído debido a que el CSA se curva ventralmente de manera abrupta en su contacto con el CSP. Los canales semicirculares son subtriangulares. Lo mismo puede observarse en el oído interno de *Carcharodontosaurus saharicus* (Larsson, 2001) y *Giganotosaurus carolinii*. *Allosaurus* se caracteriza por tener un CSL que se curva abruptamente en forma de “gancho” (Fig. 12D) (Rogers, 1998; Witmer y Ridgely, 2009). Por último, en comparación con *C. saharicus* y *G. carolinii*, la lagena de *A. fragilis* es más delgada en diámetro.

#### 4.1.2.4. Carcharodontosauridae

Los canales semicirculares de *Giganotosaurus carolinii* son en general mucho más robustos que los de *Carcharodontosaurus saharicus*, con excepción del CSP que es mucho más delgado. El CSA es más alto y de forma más triangular en *G. carolinii* que en *C. saharicus*. El CSP también presenta una forma triangular en ambos taxones. El radio de curvatura del CSA es mayor en *G. carolinii* que en *C. saharicus* pero es similar en tamaño al allosauroideo *A. fragilis*, y relativamente un poco más grande a lo observado en los abelisáuridos en general, posiblemente debido al tamaño corporal.

El extremo distal levemente expandido de la lagena, característica compartida por *C. saharicus* y *G. carolinii*, parece ser característico del clado ya que no se observa en ningún otro terópodo estudiado hasta la fecha. Esta característica podría estar relacionada a un intento de aumentar la superficie de tejido epitelial sensitivo, que aumentaría también el rango de audición en estos taxones (Paulina Carabajal y Nieto, en revisión).

#### 4.1.2.5. Tyrannosauoidea

El oído interno de los tiranosáuridos tiene una morfología triangular en vista lateral similar a la observada en los distintos terópodos de la muestra. Se caracteriza por presentar un CSA rostralmente expandido, lo cual le da una morfología más circular a este último, que la observada para los taxones no coelurosaurios de la muestra. Los oídos internos de *Tyrannosaurus rex* y *Daspletosaurus* sp. no presentan una gran variación, teniendo una morfología muy similar, pero donde se observa que el segundo es de menor tamaño, posiblemente debido a que *Daspletosaurus* sp. sea un juvenil (Paulina Carabajal, comunicación personal), lo que influye también en los radios de curvatura calculados (ver Tabla 2). Se observa que los canales semicirculares de *T. rex* son mas circulares en vista lateral (Fig. 14A-D). Si bien la morfología del oído interno no difiere demasiado entre los tiranosáuridos aquí muestreados, *Daspletosaurus* sp. presenta una mayor similitud con el tiranosáurido *Gorgosaurus libratus* (Albertosaurinae) que con el oído de *Tyrannosaurus rex* (Paulina Carabajal et al., 2018). *Daspletosaurus* sp. cuenta con una lagena relativamente más corta en relación al largo total del oído y de forma cónica mientras que

la de *Tyrannosaurus* es más larga, recta y delgada en comparación (Witmer y Ridgely, 2009).

#### 4.1.2.6. Therizinosauria

El oído interno de mayor tamaño de los tres taxones terizinosaurios estudiados, es el de *Nothronychus mckinleyi*, mientras que el de *Erikosaurus andrewsi* es el más pequeño, esto puede verse influenciado debido a la mayor masa corporal de *N. mckinleyi* (ver Tabla 2). El diámetro interno de los canales semicirculares varía entre 6,8 mm y 14 mm, con los de *N. mckinleyi* siendo los más de mayor diámetro y los de *E. andrewsi* los de menor diámetro. Los canales semicirculares tienen una morfología que va desde circular a ovalada, como es más característico entre los coelurosaurios (Witmer y Ridgely, 2009). Los tres taxones estudiados presentan ángulos entre el CSA y el CSP muy similares, variando entre 80° y 85°.

Los oídos internos de *E. andrewsi* y *N. mckinleyi* son más similares entre sí que con *Falcarius utahensis*. Ambos presentan una morfología más circular en sus canales semicirculares. A diferencia de estos últimos, el canal semicircular anterior de *F. utahensis* se encuentra expandido dorsalmente por encima del nivel del tronco común, por lo que le da una apariencia más triangular al oído en vista lateral. Los canales semicirculares de los tres taxones presentan tamaños similares entre sí pero los radios de curvatura difieren.

A pesar de mantener la forma general característica de Theropoda, en los therizinosaurios el CSA se distingue por no ser mucho más alto que el CSP, a diferencia de lo observado por ejemplo en tiranosáuridos o allosauroideos, por lo que podría ser una característica derivada dentro de este clado.

La lagena es de desarrollo similar para los tres taxones siendo la de *E. andrewsi* la más larga con 12,3 mm aproximadamente.

#### 4.1.2.7. Consideraciones finales

La estructura del oído interno en terópodos es muy conservativa, donde se observa que siempre el CSA es mayor y se encuentra por encima del CSP. A lo largo de toda esta

muestra puede observarse que los taxones más basales (ej., *Sinosaurus triassicus*, *Allosaurus fragilis*, *Giganotosaurus carolinii*) parecen presentar una morfología más triangular tanto de sus oídos internos (parte vestibular) en vista lateral, como de los canales semicirculares en forma individual. Mientras que en los taxones más derivados, es decir los coelurosaurios (*Tyrannosaurus*, *Daspletosaurus*, therizinosaurios, *Struthiomimus*), la morfología general de los canales es mucho más circular. Esto último está en concordancia con la morfología que presenta el oído interno en las aves actuales, con canales semicirculares mayormente redondeados (Witmer et al. 2008). Por lo que, esta morfología típicamente aviana podría representar una sinapomorfía más profunda dentro de los terópodos como ya se ha reportado en numerosas ocasiones (Makovicky y Zanno, 2011).

Tanto *Allosaurus* como *Giganotosaurus* tienen radios de curvatura mayores a los observados en los abelisáuridos, aunque no son mayores a los de los tiranosáuridos (ver Tabla 2). Estos últimos serían los terópodos que mayor sensibilidad presentarían a los movimientos laterales de la cabeza (Sampson y Witmer, 2007), seguidos por los allosauroideos, los abelisáuridos y por último los terizinosaurios, que presentan radios de curvatura mucho más pequeños.

## 4.2. Cálculo de índices e Inferencias Paleobiológicas

### 4.2.1. Masa Corporal vs Radios de Curvatura de los Canales Semicirculares

Se realizó la comparación entre la masa corporal de cada taxón bajo estudio contra el radio de curvatura promedio obtenido para cada uno de los taxones (ver Tabla 2). Se observa que en la mayoría de los taxones, el radio de curvatura del canal semicircular anterior (RC CSA) es el mayor observado. Los especímenes que presentan mayor radio de curvatura promedio son *A. fragilis*, *G. carolinii* y *T. rex*, siendo este último el de mayor RC CSPr (7,17 mm). Por el contrario, los de menores radios de curvatura son aquellos que también presentan menor masa corporal como son *Z. rougieri*, *E. andrewsi*, *F. utahensis* y *S. altus* (siendo *E. andrewsi* el menor con un RC CSPr de 3,467 mm). Como era esperable,

aquellos taxones que presentan una mayor masa corporal también presentan valores mayores en sus radios de curvatura.

Pudo determinarse, a su vez, que el CSP no presenta diferencias sustanciales en el radio de curvatura entre los distintos grupos de terópodos (ver Tabla 2), independientemente de su tamaño corporal. Esto es importante porque responde a la pregunta de si en aquellos dinosaurios con un CSA sub-igual en tamaño al CSP (ej. *Zupaysaurus*: Paulina Carabajal et al, en prensa; tiranosáuridos: Paulina Carabajal 2012), esto se debía a una reducción del CSA o a un aumento del CSP. El presente análisis indicaría que el radio de curvatura del CSP se habría fijado desde temprano en el linaje de los terópodos y no habría sufrido fuertes modificaciones. De este modo dicho parámetro no sería un buen estimador para realizar interpretaciones paleobiológicas (Nieto et al. 2018), a diferencia del CSA.

Se observa que los terópodos más basales (ej. *Z. rougieri*) tienen radios de curvatura en general más pequeños. Luego hay una tendencia al aumento de tamaño del radio de curvatura en diversos grupos de neoterópodos a lo largo del Mesozoico como por ejemplo los allosauroideos (*Allosaurus* y *Giganotosaurus*), abelisáuridos (*Aucasaurus*, *Viavenator* y *Majungasaurus*) o tiranosáuridos (*Tyrannosaurus*), al igual que en la masa corporal, y que por último entre los coelurosaurios más derivados, como son los terizinosaurios, hay una reducción tanto del radio de curvatura, similar a lo observado en terópodos basales (ej. *Z. rougieri*), como en su masa corporal.

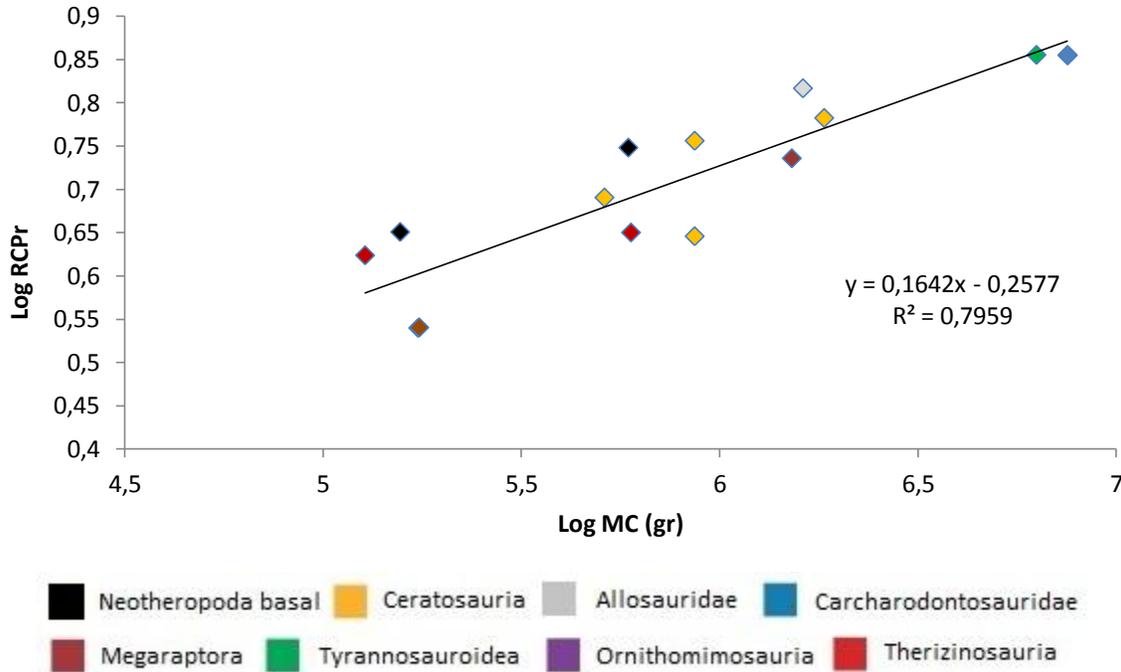
**Tabla 2 - Datos utilizados en la correlación entre la masa corporal y los radios de curvatura.**

Taxón	MC	RC CSA	RC CSP	RC CSL	RC CSPr
<i>Zupaysaurus rougieri</i>	ˆˆ156,75	4,57	4,09	4,20	4,287
<i>Sinosaurus triassicus</i>	ˆˆ589,51	7,52	4,69	4,58	5,597
<i>Sinraptor dongi</i>	ˆ1700	*4,5	+-	+-	+-
<i>Allosaurus fragilis</i>	ˆ1620	8,92	6,7	4,06	6,560
<i>Ceratosaurus nasicornis</i>	ˆˆ511,81	6,03	4,87	3,82	4,907
<i>Aucasaurus garridoi</i>	ˆ866,21	5,62	4,48	3,18	4,427
<i>Viavenator exxoni</i>	ˆ866	7,9	5,21	4,07	5,707
<i>Majungasaurus crenatissimus</i>	ˆ1833	6,67	5,75	5,77	6,063

<i>Giganotosaurus carolinii</i>	^7532	8,81	6,91	5,77	7,163
<i>Murusraptor barrosaensis</i>	^1521	7,5	5,08	3,76	5,447
<i>Tyrannosaurus rex</i>	^6300	9,65	6,3	5,56	7,17
<i>Daspletosaurus sp.</i>	-	5,03	3,7	3,03	3,987
<i>Erlisosaurus andrewsi</i>	^173,7	4,03	3,5	2,87	3,467
<i>Falcarius utahensis</i>	^127,7	4,34	5,16	3,12	4,207
<i>Nothronychus mckinleyi</i>	^598,6	5,26	4,39	3,75	4,467
<i>Struthiomimus altus</i>	^175	4,97	3,22	2,22	3,470

**Referencias: MC, Masa corporal en kg; RC CSA, Radio de curvatura del canal semicircular anterior en mm; RC CSP, Radio de curvatura del canal semicircular posterior en mm; RC CSL, Radio de curvatura del canal semicircular lateral en mm; RC CSPr, Promedio del radio de curvatura de los canales semicirculares en mm; \*: Dato estimado; +: No pudo calcularse el dato; ^Masa corporal calculada a partir del largo del fémur (Christiansen y Fariña, 2004); "Masa corporal calculada a partir del largo del cráneo (Therrien, 2007)**

Tanto la masa corporal como el radio de curvatura presentan un cierto grado de correlación, donde se puede observar que al aumentar la masa corporal aumenta el radio de curvatura promedio de los canales semicirculares (Fig. 22). Esto estaría indicando que ningún grupo presenta radios de curvatura mayores a los esperados, según su masa corporal. En la figura 22, no se observa un claro agrupamiento de los taxones según su radio de curvatura promedio (RCPr), sino que este pareciera encontrarse agrupado en tres sectores en base a la masa corporal de los taxones, por un lado los de menor masa corporal (*Zupaysaurus*, *Falcarius*, *Erlisosaurus*), los de masa corporal intermedia (*Ceratosaurus*, *Aucasaurus*, *Viavenator*, *Majungasaurus*, *Sinosaurus*, *Allosaurus*, *Murusraptor*, *Nothronychus*), y los de mayor masa corporal (*Giganotosaurus* y *Tyrannosaurus*).



**Figura 22 – Masa Corporal versus Promedio del Radio de Curvatura de los Canales Semicirculares**

#### 4.2.2. Índice AGIL

El índice de agilidad (AGIL), fue calculado utilizando las formulas previamente descritas en la sección Materiales y Métodos. En la Tabla 3 se muestra los índices de agilidad promedio calculados, donde se observa que el taxón con mayor índice es *Erlisosaurus andrewsi* (0,278) seguido cercanamente por *Struthiomimus altus* (0,277). Los taxones con menor índice son *Giganotosaurus carolinii* y *Tyrannosaurus rex*, con 0,068 y 0,070 respectivamente. Los abelisáuridos, uno de los grupos más representados en la muestra, presentan valores entre 0,104 y 0,162, siendo este número bastante mayor que por ejemplo *T. rex*, un coelurosaurio derivado. Al comparar animales de masa corporal semejante, por ejemplo *Allosaurus* (~1600 kg) y *Majungasaurus* (~1800 kg), se observa que presentan índices similares (0,099 y 0,102 respectivamente) por lo que sería independiente del clado al cual pertenecería el taxón.

En distintas contribuciones recientes (ej. Spoor et al., 2007; Silcox et al., 2009) el índice (AGIL) ha sido aplicado con éxito, obteniendo buenos resultados en su predicción

de la agilidad en primates extintos (Silcox et al., 2009). Sin embargo, algunas publicaciones posteriores han sido críticas de su uso debido al posible error que se arrastra al calcular la masa corporal a través de diversas fuentes (ej. Macrini et al., 2010). En la presente tesis se buscó obtener la masa corporal siempre de la misma fuente, pero debido a lo fragmentario del registro fósil, no fue posible en todos los casos. Además, al tratarse de un índice establecido para el estudio de mamíferos, el rango de masas corporales aquí utilizadas sobrepasan con un amplio margen las masas corporales de los mamíferos con los que fuera estimado el índice. Aun así, por lo visto aquí y en la sección anterior, el índice de Agilidad parece estar fuertemente influenciado por la masa corporal (ver Figura 22) y se observa que aquellos taxones con mayor masa corporal presentan un índice AGIL bajo, es decir, que serían los menos ágiles (ej. *G. carolinii* y *T. rex*).

A lo largo de los años, en diversos trabajos se ha buscado establecer cuál sería la velocidad que podrían alcanzar estos grandes terópodos, como por ejemplo *Tyrannosaurus rex* (ej. Bakker, 1986; Paul, 1998; Paul 2008; Sellers y Manning, 2007; Sellers et al., 2017), todos llegando a resultados dispares, donde en algunos este taxón era un gran velocista (hasta 20 m/s) (Paul, 1998) mientras que en otros los resultados son más conservadores (entre 5 m/s y 15 m/s) (Sellers y Manning, 2007). A pesar de que *Tyrannosaurus* presenta miembros largos y gráciles, típicos de Theropoda (Christiansen, 1998), esto no sería suficiente para que alcance grandes velocidades debido a la gran masa corporal que habría presentado, generando un fuerte impedimento (Sellers et al., 2017). Lo mismo puede ser aplicado, por ejemplo a los grandes carcarodontosáuridos gondwánicos como *Giganotosaurus*. Sumado a esto, la gran especialización craneana y el aumento en la fuerza de la mordida (Bates y Falkingham, 2012), que indicarían un aumento en el consumo de distintas presas sobre todo de gran porte, no sería incompatible con la disminución de la velocidad a lo largo de la ontogenia, debido a que presumiblemente los grandes saurópodos de varias toneladas de peso, también habrían sufrido restricciones musculoesqueletales similares a las de *T. rex* (Sellers y Manning 2007). Por lo que la obtención de un bajo índice AGIL estaría en concordancia con estos resultados para *Tyrannosaurus rex* y *Giganotosaurus carolinii*.

Por otro lado, los abelisáuridos, grupo de terópodos carnívoros muy importantes del Cretácico de Gondwana, eran considerados en un principio como un grupo de animales relativamente lentos (Persons y Currie, 2011). Estas inferencias eran basadas en restos como los de *Majungasaurus*, donde se observa que este taxón presenta un largo total fémur-tibia más corto en relación a los demás terópodos de similar tamaño (Carrano, 2007). Posteriormente con el descubrimiento de las formas sudamericanas como *C. sastrei* y *A. garridoi* que presentan miembros posteriores más elongados y gráciles, se sugirió que serían formas relativamente ágiles (Bonaparte et al., 1990; Mazzetta et al., 1998). En trabajos más recientes y con la modelación de la musculatura en *Carnotaurus* (Persons y Currie, 2011), se observó que la inclinación dorsal de los procesos transversales de las vertebrae caudales habrían propiciado el aumento de la musculatura del fémur, generando un incremento de la habilidad cursorial y posibilitando que tuviera la potencia necesaria para correr y emboscar repentinamente. Sin embargo, esto habría conllevado a un aumento en la rigidez de la cola imposibilitando los cambios rápidos de dirección (Persons y Currie, 2011). Con toda esta evidencia y el resultado preliminar aquí obtenido sobre el índice de agilidad, podría pensarse que los abelisáuridos habrían sido animales ágiles, lo que les habría permitido ser altamente exitosos en su competencia con los carcarodontosáuridos de Gondwana (Delcourt, 2018).

Con respecto a los demás taxones de la muestra, poco se ha hecho en cuanto a determinar las velocidades que estos habrían alcanzado. La mayoría de los trabajos, como se vio más arriba, se focalizan en grandes terópodos como *T. rex*. Christiansen (1998) realizó un estudio donde compara el radio de los miembros posteriores de varios terópodos (ej. *Allosaurus fragilis*, *Sinraptor dongi*, *Struthiomimus altus*, *Tyrannosaurus rex*, entre otros) con el de mamíferos actuales, para determinar qué velocidad podrían alcanzar. A pesar de obtener buenos resultados estimados para los mamíferos, para los terópodos parecen ser muy desmedidos (alcanzando, por ejemplo, entre 49 y 88 km/h para *Struthiomimus altus* según que fórmula se utilice), debido a que dentro de las consideraciones, no se establecen las estimaciones y limitaciones que el tejido blando y la masa corporal podrían generar (Sellers y Manning, 2007; Sellers et al., 2017). A pesar de

esto puede establecerse, a partir de las características anatómicas presente en los huesos, que los animales más pequeños, serían potencialmente mucho más veloces que las formas grandes como *Tyrannosaurus* (Christiansen, 1998; Hutchinson, 2004). Esto último, coincidiría con los resultados preliminares de esta tesis, donde los animales que presentan una menor masa corporal tienen un índice AGIL mayor a aquellos que poseen más masa corporal (Tabla 2 y 3, Fig. 22), sin embargo son necesarios más estudios biomecánicos en el tema y que amplíe la muestra de trabajo a mayor cantidad de terópodos, para así poder realizar mejores estimaciones.

**Tabla 3 – Índices de Agilidad promedio obtenidos en función del promedio del radio de curvatura de los canales semicirculares y la masa corporal (gr).**

Taxón	Índice de Agilidad Promedio
<i>Zupaysaurus rougieri</i>	0,221
<i>Sinosaurus triassicus</i>	0,139
<i>Sinraptor dongi</i>	-
<i>Allosaurus fragilis</i>	0,099
<i>Ceratosaurus nasicornis</i>	0,162
<i>Aucasaurus garridoi</i>	0,162
<i>Viavenator exxoni</i>	0,127
<i>Majungasaurus crenatissimus</i>	0,104
<i>Giganotosaurus carolinii</i>	0,068
<i>Murusraptor barrosaensis</i>	0,120
<i>Tyrannosaurus rex</i>	0,070
<i>Daspletosaurus sp.</i>	-
<i>Erlikosaurus andrewsi</i>	0,278
<i>Falcarius utahensis</i>	0,244
<i>Nothronychus mckinleyi</i>	0,172
<i>Struthiomimus altus</i>	0,277

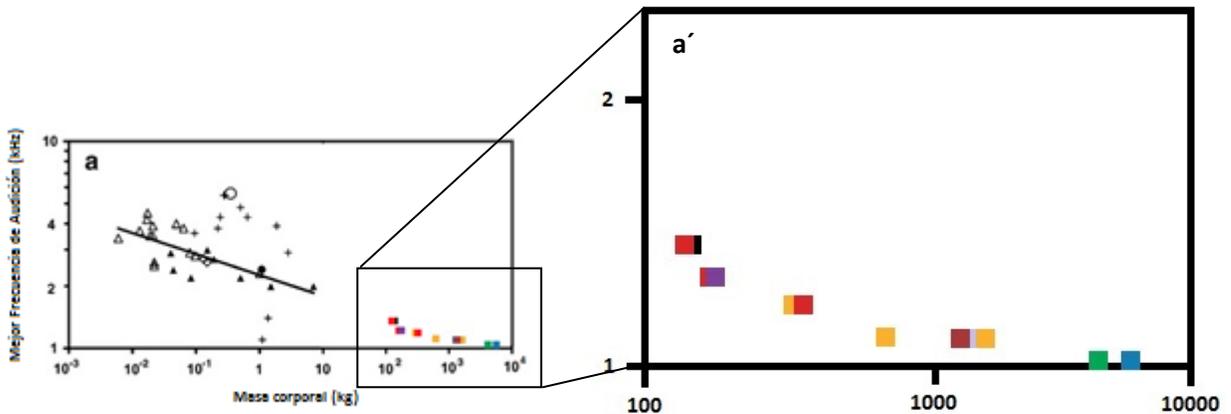
#### 4.2.3. Audición

A través de las fórmulas previamente establecidas en el trabajo de Gleich et al. (2005), se obtuvo la mejor frecuencia de audición (kHz) y el límite de audición de alta frecuencia estimadas tanto por el largo de la lagena medido, como por la masa corporal (ver Tabla 4). A continuación, se modificaron los gráficos publicados por Gleich et al., 2005 (figs. 2 y 3), agregando los datos de los distintos taxones de Theropoda obtenidos aquí.

**Tabla 4 – Datos del largo de la lagena y del largo de las papilas basilares para el cálculo de la mejor frecuencia de audición y el límite de alta frecuencia de audición para cada taxón, basados en el largo de las papilas basilares y en la masa corporal.**

Taxón	LL (mm)	LPB (mm)	MFA LPB (kHz)	LAF LPB (kHz)	MFA MC (kHz)	LAF MC (kHz)
<i>Zupaysaurus rougieri</i>	-	-	-	-	1,4	3,5
<i>Sinosaurus triassicus</i>	-	-	-	-	1,2	3,2
<i>Sinraptor dongi</i>	-	-	-	-	1,1	3,0
<i>Allosaurus fragilis</i>	8,5	5,67	1,40	3,62	1,1	3,0
<i>Ceratosaurus nasicornis</i>	8,8	5,87	1,33	3,50	1,2	3,3
<i>Aucasaurus garridoi</i>	-	-	-	-	1,1	3,1
<i>Viavenator exxoni</i>	4,13	2,75	2,90	6,39	1,1	3,1
<i>Majungasaurus crenatissimus</i>	-	-	-	-	1,1	3,0
<i>Giganotosaurus carolinii</i>	14	9,33	0,56	2,07	0,9	2,7
<i>Murusraptor barrosaensis</i>	10	6,67	1,09	3,05	1,1	3,0
<i>Tyrannosaurus rex</i>	14,4	9,6	0,52	2,01	0,9	2,8
<i>Daspletosaurus sp.</i>	7,8	5,2	1,57	3,94	1,0	2,9
<i>Erlikosaurus andrewsi</i>	12,3	8,2	0,74	2,41	1,3	3,5
<i>Falcarius utahensis</i>	11	7,33	0,92	2,74	1,4	3,6
<i>Nothronychus mckinleyi</i>	10,7	7,13	0,97	2,83	1,2	3,2
<i>Struthiomimus altus</i>	3,8	2,53	3,06	6,69	1,3	3,5

Referencias: LL, Largo de la Lagena; LPB, Largo de las Papilas Basilares; MFA LPB, Mejor Frecuencia de Audición obtenido con el Largo de las Papilas Basilares; LAF LPB, Limite de Alta Frecuencia de audición obtenido con la Mejor Frecuencia de Audición en función del Largo de las Papilas Basilares; MFA MC, Mejor Frecuencia de Audición obtenido con la Masa Corporal (kg); Limite de Alta Frecuencia obtenido con la Mejor Frecuencia de Audición en función de la Masa Corporal (kg).



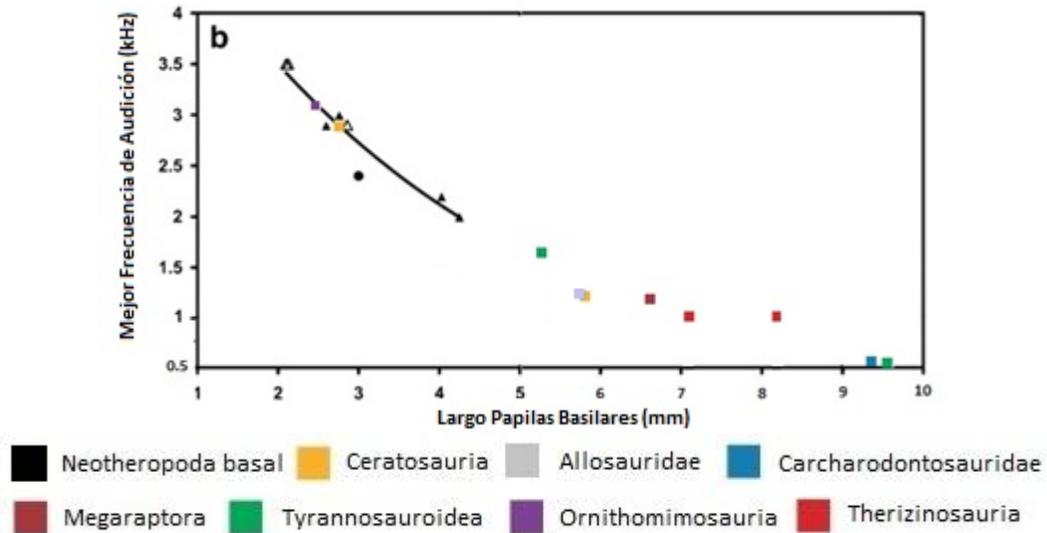


Figura 23. a. Mejor Frecuencia de Audición en función de la Masa Corporal. a' Recuadro con un aumento de la sección de los taxones de este trabajo b. Frecuencia de Mejor Audición en función del Largo de las Papilas Basilares (Modificado de Gleich et al., 2005).

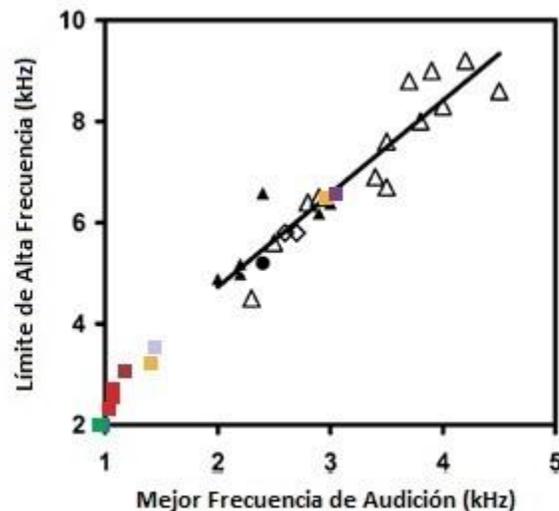


Figura 24. Límite de Alta Frecuencia de Audición en Función de la Frecuencia de Mejor Audición (Modificado de Gleich et al., 2005).

Se observa que tanto para la masa corporal como para el largo de la lagena, y por lo tanto de las papilas basilares, los distintos grupos de terópodos presentan una mejor frecuencia de audición rondando  $\sim 1$  kHz (Fig. 23 a y b), con un límite de alta frecuencia alrededor de los 3 kHz (Fig. 24). A pesar de analizar distintos taxones de diferentes grupos en la muestra de estudio, que incluyen por primera vez formas sudamericanas, se observa

que todos ellos presentan una audición relativamente homogénea (~1 kHz – 3 kHz). Estos resultados concuerdan con lo obtenido tanto por Gleich et al. (2005) como por Walsh et al. (2009). Desde un punto de vista teórico, es esperable que escuchar en un rango de altas frecuencias sería ventajoso, sobre todo para cuestiones comportamentales (Gleich et al., 2005), sin embargo por los resultados en los trabajos mencionados y en el presente, pareciera que extender el rango de audición de alta frecuencia no habría sufrido una importante presión evolutiva (Gleich et al., 2005). Gleich et al. (2005) estudiaron diferentes tipos de aves actuales, las cuales presentan unos rangos de mejor audición en general mayores, alrededor de 3 kHz y con límites cercanos a 6 kHz. En cuanto al otro grupo de arcosaurios filogenéticamente emparentado a los dinosaurios con representantes actuales, los cocodrilos, presentan muchas similitudes en cuanto a la estructura del oído interno con las aves (Vergne et al., 2009 y citas allí). En distintos trabajos se ha intentado establecer la capacidad auditiva de este grupo tan característico. En el aligátor americano (*Alligator mississippiensis*) la mejor sensibilidad se encuentra entre los 0.8 kHz y 1,5 kHz (Higgs et al., 2002). El caimán de anteojos (*Caiman crocodilus*) presenta valores similares, y tanto este como *A. mississippiensis* parecen presentar una buena audición entre 150 Hz y 2,5 kHz, con un óptimo próximo a 1 kHz (Vergne et al., 2009), teniendo a su vez similitudes a lo obtenido para el emú (Gleich et al., 2004; 2005). Por lo que, los grandes grupos de terópodos presentarían mayores semejanzas con los cocodrilos, que las aves en general. Este resultado es interesante ya que al tener una mejor audición en bajas frecuencias, posiblemente los sonidos que produzcan en sus comunicaciones vocales serían acorde a esto último, como se observa en cocodrilos y aves actuales (Vergne et al., 2009; Higgs et al., 2002; Walsh et al. 2009 y citas allí). En consecuencia, este resultado iría en contra de la creencia popular de que los animales producirían grandes vociferaciones (> 4 kHz) para comunicarse entre sí.

El caso en particular a analizar es tanto el de *Struthiomimus* (violeta) (Fig. 23. b y 24) como el de *Viavenator* (amarillo) (Fig. 23. b y 24), los cuales presentan valores más altos (~3 kHz) al ser calculados con el largo de las papilas basilares que los esperados por la masa corporal. Esto puede deberse a que el largo de las papilas basilares tiene una

relación inversa, es decir a mayor largo/mejor audición en rangos de bajas frecuencias, y estos dos ejemplares son los que menor largo de la lagena presentan.

Por último, en diferentes mamíferos y aves actuales se observa que aquellos que presentan una lagena larga (vueltas de la cóclea en mamíferos) tienen mayor complejidad en las comunicaciones vocales y viven agregaciones sociales más grandes (Walsh et al., 2009 y citas allí). Por lo que puede postularse, con cierto resguardo, que los taxones extintos de la presente muestra con una lagena mayor, como los tiranosáuridos, habrían vivido en agregaciones sociales más grandes y habrían desarrollado una mayor complejidad en las comunicaciones vocales. Aun así, es necesario extender la muestra de estudio en próximos análisis para resultados más confiables desde el punto de vista estadístico.

#### 4.2.4. Orientación de la cabeza

En la Figura 25 se observa un cladograma simplificado con las relaciones de los taxones estudiados en el presente trabajo. Junto con este se indica el grado de inclinación medido para la postura de “alerta” en cada espécimen (Ver Materiales y Métodos). Suponiendo que la postura de “alerta” es la manera de optimizar los sistemas sensoriales, es lógico pensar que serían similares a las posturas que maximizan el campo de visión binocular (Witmer et al., 2003; Stevens, 2006). Al igual que lo observado por Sampson y Witmer (2007) y Rogers (1998, 1999), *Majungasaurus* y *Allosaurus*, respectivamente, presentan una postura prácticamente horizontal. A su vez esta postura observada en *Allosaurus*, coincide con la obtenida en Stevens (2006), donde para una mayor visión binocular el cráneo debería poseer una inclinación cercana a 0°. Sampson y Witmer (2007) proponen que esta postura en *Majungasaurus* permitiría elevar las rugosidades lacrimales de modo que se minimiza la obstrucción en el campo de visión binocular. Un caso a destacar es el que se puede observar en *Aucasaurus*, el cual parecería presentar una gran inclinación (~ 8°) de su cabeza apuntando hacia arriba (Fig. 26). Sin embargo, esto puede tomarse como un “falso positivo”, debido a las características de los ceratosaurios y en particular en los grupos menos inclusivos como lo son los abelisáuridos. Los abelisáuridos

presentan una gran modificación craneana, donde sus cráneos suelen ser más cortos y altos que los de otros terópodos (Carrano y Sampson, 2008), y sobre todo en un grupo en particular, *Brachyrostra* (Canale et al., 2008) el cual se distingue por tener maxilares y premaxilares cortos y elevados. Esta modificación particular produce que el borde más anterior del premaxilar termine en una posición más dorsal que el borde ventral de la hilera dentaria maxilar, característica que se observa claramente en taxones como *Carnotaurus* y *Skorpiovenator* (Fig. 26). En el trabajo de Paulina Carabajal y Succar (2015), se toma en cuenta el techo craneano de *A. garridoi* y se estima que presenta un bajo grado de inclinación, similar a lo obtenido en Sampson y Witmer (2007) con *Majungasaurus* y *Ceratosaurus*. Es recomendable tener en cuenta estas cuestiones anatómicas del cráneo al realizar este tipo de mediciones, al menos en los abelisáuridos. En consecuencia, en la presente tesis se recomienda usar el ángulo inclinación desde la articulación de la mandíbula hasta los dientes maxilares medios (últimos 5/6 dientes maxilares) para hacer este tipo de estimaciones en abelisáuridos con el fin de evitar resultados espurios.

Entre los grupos de coelurosaurios observamos una mayor inclinación hacia abajo (es decir, valores negativos y mayores en módulo), donde *Struthiomimus* es el que mayor ángulo presenta. Esto permite obtener un mayor campo de visión binocular, siendo comparable por ejemplo en *Tyrannosaurus* al de un halcón (Stevens, 2006). Esto se debe también a una serie de modificaciones en el cráneo, incluyendo la depresión de los frontales y nasales en comparación a las órbitas, el angostamiento del rostro, el ensanchamiento del sector postorbital y el aumento en la separación interorbital (Stevens, 2006). Todo este tipo de especializaciones se observa claramente en el clado, y en especial en los terópodos más cercanamente emparentados a las aves.

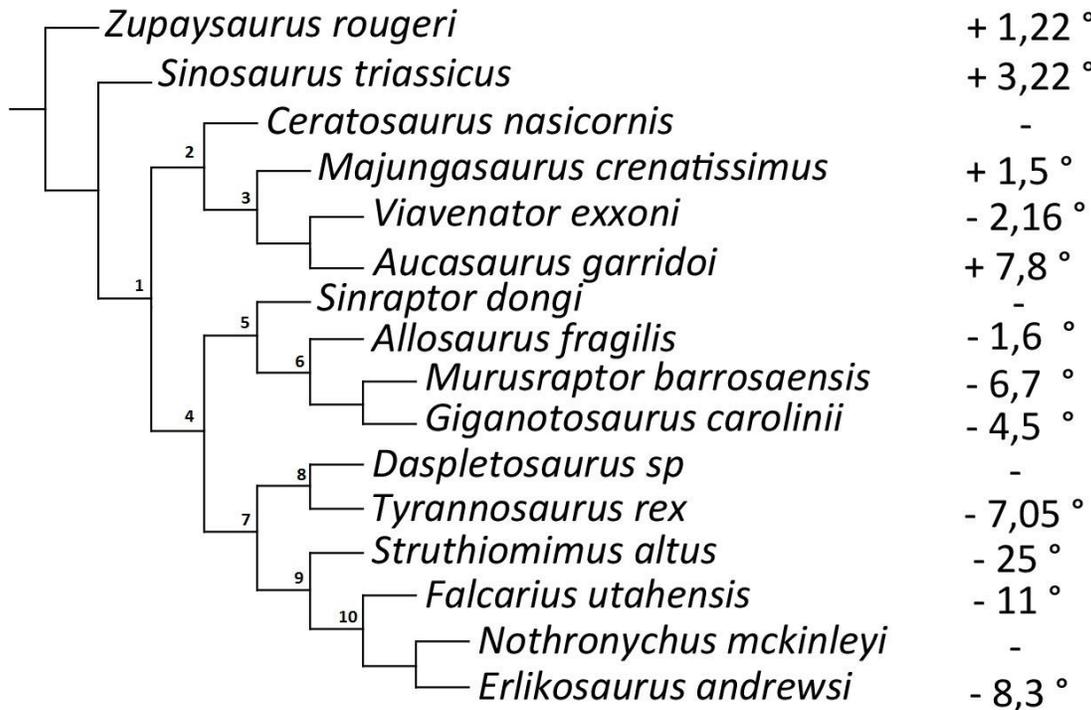


Figura 25. Cladograma simplificado que presenta los taxones y sus respectivos ángulos de inclinación del cráneo. Referencias: 1, Averostra; 2, Ceratosauria; 3, Abelisauroidea; 4, Tetanurae; 5, Allosauroidea; 6, Allosauria; 7, Coelurosauria; 8, Tyrannosauroidea; 9, Maniraptoriformes; 10, Therizinosauria. La clasificación filogenética sigue los resultados de los análisis cladísticos de Carrano y Sampson (2008), Carrano et al. (2012), Filippi et al. (2016), Coria y Currie (2016) y Zanno (2010).

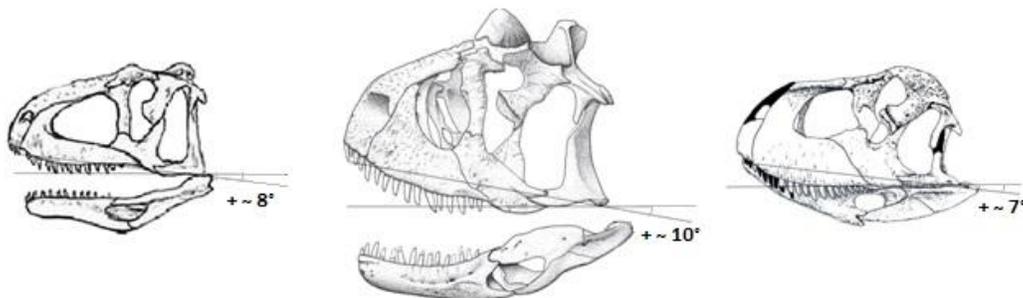


Figura 26. Orientación de la cabeza en distintos abelisáuridos Brachyrostra. Cráneos de *Aucasaurus garridoi* (Modificado de Hartman, 2011), *Carnotaurus sastrei* (Modificado de Bonaparte et al., 1990) y *Skorpiovenator bustingorryi* (Modificado de Canale et al., 2008), de izquierda a derecha respectivamente. Los cráneos no se encuentran a escala.

#### 4.2.5. Diámetro interno del Canal Semicircular Anterior versus Volumen Encefálico

Se utilizó el volumen encefálico de cada taxón (en base a la bibliografía y de las reconstrucciones 3D) (ver Tabla 5). Con los datos previamente obtenidos del índice AGIL y del diámetro interno del canal semicircular anterior, se intentó determinar si aquellos taxones que presentan un índice AGIL más alto, presentan un canal semicircular anterior mayor con respecto a su volumen cerebral. A su vez se probó esta correlación para intentar establecer si el diámetro interno se encuentra determinado por el tamaño corporal del animal.

**Tabla 5 - Datos utilizados para establecer si existe o no una correlación entre el diámetro del canal semicircular anterior y el volumen encefálico. Se agrego también el largo de los hemisferios cerebrales.**

Taxón	DI CSA	LHC (mm)	EV (ml)	DI CSA/EV
<i>Zupaysaurus rougieri</i>	11,1	36,7	27,85	0,398
<i>Sinosaurus triassicus</i>	19,9	-	-	-
<i>Sinraptor dongi</i>	*9,7	45	95	0,102
<i>Allosaurus fragilis</i>	24,9	63	178,5	0,139
<i>Ceratosaurus nasicornis</i>	16,5	32,9	-	-
<i>Aucasaurus garridoi</i>	16,5	46,7	47,5	0,347
<i>Viavenator exxoni</i>	20	44,5	141,6	0,141
<i>Majungasaurus crenatissimus</i>	17,4	50,4	106,4	0,163
<i>Giganotosaurus carolinii</i>	24,2	64,4	421,2	0,057
<i>Murusraptor barrosaensis</i>	17,5	44,3	148,2	0,118
<i>Tyrannosaurus rex</i>	24,8	62,6	414,2	0,059
<i>Daspletosaurus sp.</i>	13,1	-	-	-
<i>Erlikosaurus andrewsi</i>	10,2	30,1	34,118	0,298
<i>Falcaius utahensis</i>	13,3	-	-	-
<i>Nothronychus mckinleyi</i>	14	-	-	-
<i>Struthiomimus altus</i>	12,5	30,5	-	-

Referencias: DI CSA, Diámetro interno canal semicircular anterior; LHC, Largo hemisferios cerebrales; EV, Volumen Encefálico. \*: Dato estimado.

Primero se graficó el diámetro interno del canal semicircular anterior contra el volumen encefálico (Fig. 27). Luego, para intentar estandarizar los valores, se graficó el

índice AGIL, previamente obtenido contra el índice obtenido entre el diámetro del canal semicircular anterior (DI CSA) sobre el volumen encefálico (EV) (Fig. 28).

Se observa que hay una correlación entre el DICSA y el EV, donde a medida que el animal presenta un diámetro del canal semicircular mayor, también presenta un volumen encefálico mayor. Al contrastar el índice DICSA/EV con el índice AGIL, esta relación se mantiene. Es decir, que los taxones que a priori tienen un índice AGIL mayor, no tendrían un canal semicircular mayor a lo esperado según su volumen encefálico.

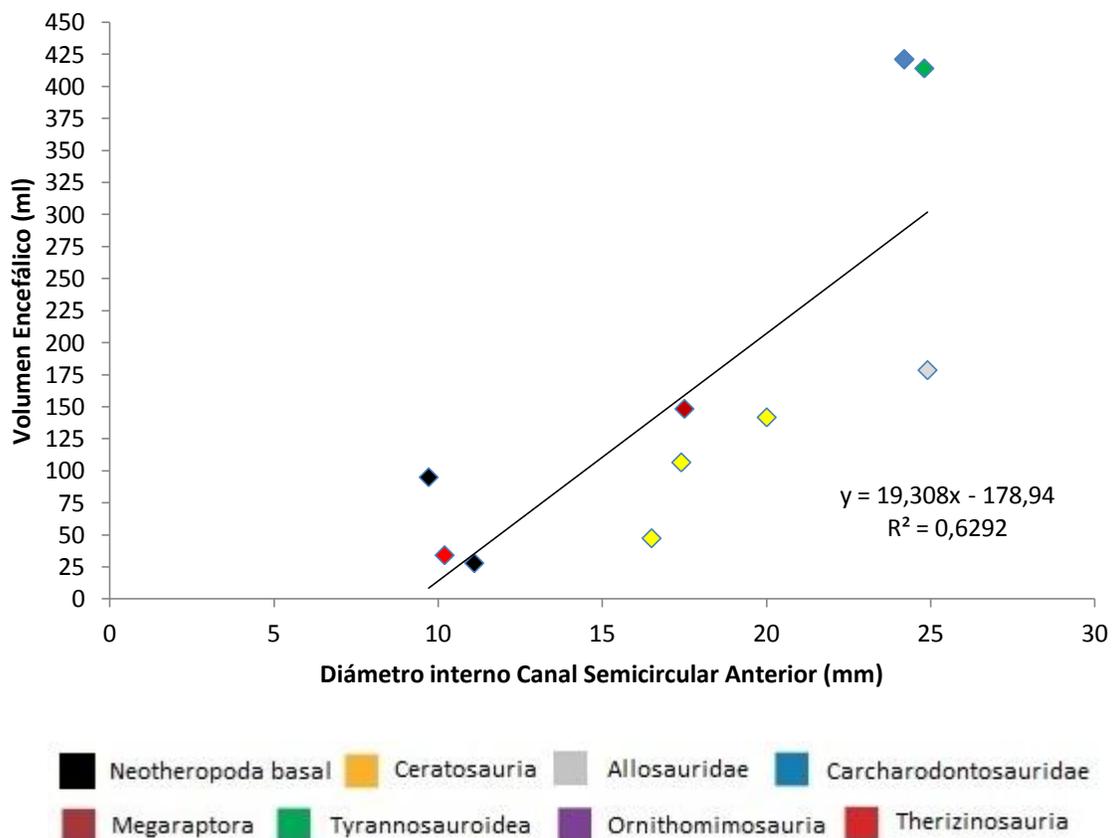
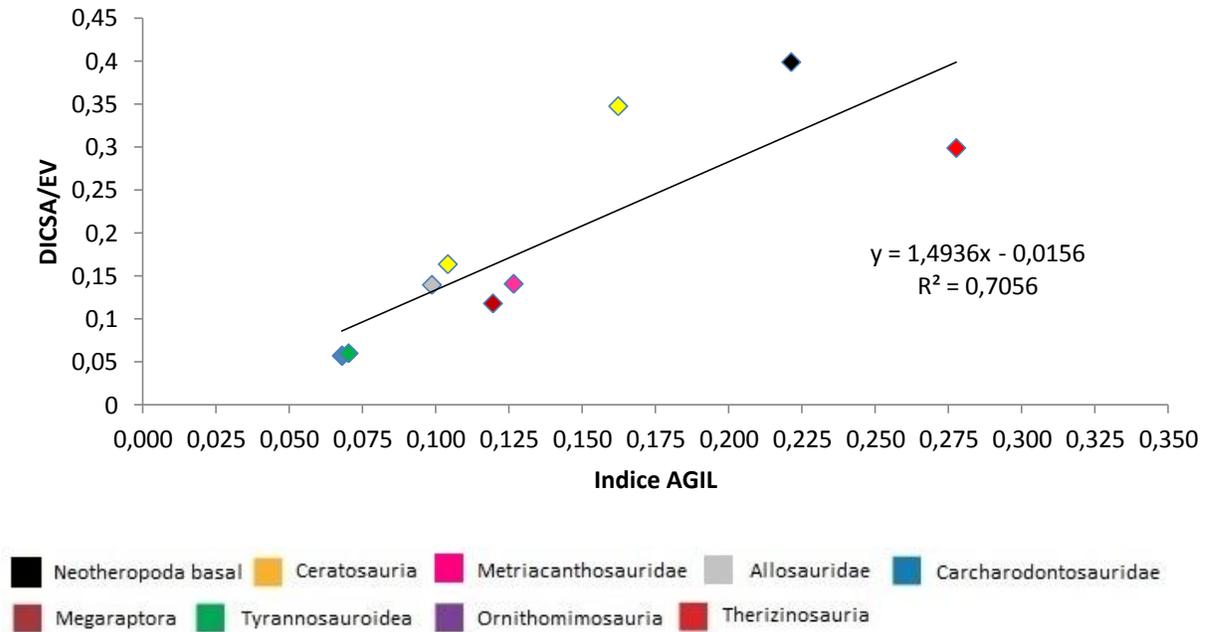


Figura 27. Diámetro interno del canal semicircular anterior (mm) versus el volumen encefálico (ml).



**Figura 28. Índice AGIL obtenido para cada taxón versus el diámetro interno del canal semicircular anterior (DI CSA) sobre el volumen encefálico (EV) (=DICSA/EV).**

Por último, se tomó el largo de los hemisferios cerebrales (ver Tabla 5), siempre que fue posible, para intentar comparar dos medidas lineales que pudieran llegar a diferir con respecto a lo obtenido anteriormente con el volumen encefálico.

A pesar de esto, se obtuvo un resultado similar (Fig. 29) donde a medida que aumenta el tamaño del canal semicircular anterior el largo de los hemisferios cerebrales es mayor. Por lo que no parecería haber taxones que tengan un canal semicircular más grande de lo esperado según el índice AGIL previamente obtenido.

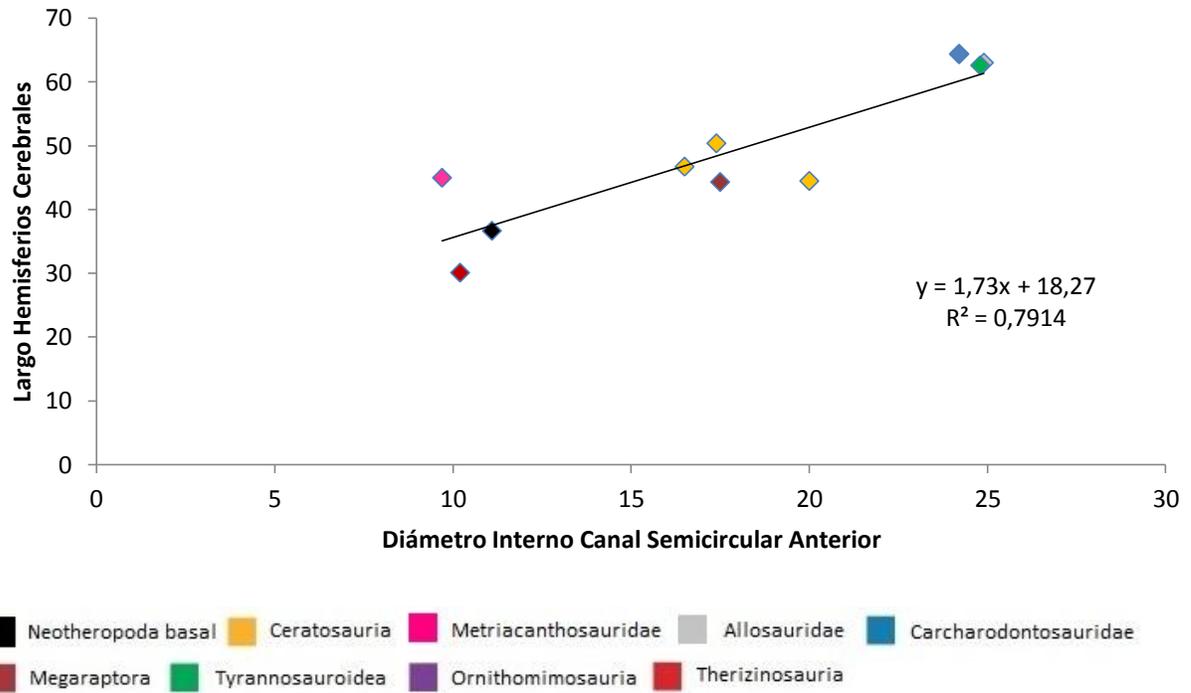


Figura 29. Diámetro interno del canal semicircular anterior versus largo de los hemisferios cerebrales.

## 5. CONCLUSIONES

En base a los resultados obtenidos en relación a las descripciones del oído interno de los diversos taxones y los diversos análisis realizados en esta Tesis, se plantean las siguientes conclusiones:

- Se describe por primera vez, el oído interno del carcarodontosáurido *Giganotosaurus carolinii*.
- La estructura del oído interno de los distintos terópodos es altamente conservativa a lo largo de toda la muestra bajo estudio, estableciéndose temprano desde el Triásico, una morfología general que presenta siempre un CSA de mayor tamaño a los demás canales. En los therizinosaurios, el CSA sigue siendo mayor al CSP pero esta diferencia ya no es tan grande como se observa en los otros clados.
- Se observa que los allosauroideos tienen morfología triangular fuertemente marcada en vista lateral.
- Tanto en tiranosáuridos como en therizinosaurios se observa una tendencia a que los canales sean más redondeados que los taxones más basales de la muestra, morfología típicamente aviana que podría representar una sinapomorfía más profunda dentro de los terópodos.
- Pudo determinarse que el CSP no presenta diferencias sustanciales en el radio de curvatura entre los distintos grupos de terópodos, independientemente de su tamaño corporal. El presente análisis indicaría que el radio de curvatura del CSP se habría fijado desde temprano en el linaje de los terópodos y no habría sufrido fuertes modificaciones. De este modo dicho parámetro no sería un buen estimador para realizar interpretaciones paleobiológicas.
- Tanto la masa corporal como el radio de curvatura presentan un cierto grado de correlación, donde se puede observar que al aumentar la masa corporal aumenta el radio de curvatura promedio de los canales semicirculares. Esto estaría indicando que ningún grupo presenta radios de curvatura mayores a los esperados, según su masa corporal.

- A partir de los resultados obtenidos con el índice de agilidad en terópodos, se concluye que éste estaría fuertemente influenciado por el tamaño corporal, por lo que el mayor radio de curvatura no sería un buen parámetro para realizar inferencias. Aquellos terópodos con mayor masa corporal serían los menos ágiles, y los de menor masa corporal los más ágiles. Estos últimos resultados coincidirían con lo obtenido mediante estudios biomecánicos. De todas formas, mayores trabajos en la materia son requeridos.
- La relación tamaño de la lagena y de la masa corporal sugiere que los distintos grupos de terópodos habrían tenido un mejor rango de audición cercano a 1 kHz, con un límite máximo de aproximadamente 3 kHz. Estos valores concuerdan con los obtenidos para cocodrilos actuales y podría indicar que las comunicaciones vocales que realizaban se encontraban en rangos similares.
- Se determinó que el grado de inclinación en neoterópodos basales, como *Z. rougieri*, con respecto a la horizontal sería cercana a 0°, y que se produciría un cambio en un nodo cercano a Coelurosauria (*T. rex*, *S. altus*, *F. utahensis*, etc.), presentando un ángulo de inclinación hacia abajo. Se remarca el caso en particular de los abelisáuridos, los cuales presentan características particulares en sus cráneos, pudiendo generar resultados no del todo confiables. Se recomienda tomar recaudos a la hora de la medición de la orientación de la cabeza en este grupo, tomando como referencia los 5/6 últimos dientes maxilares.
- Hay una correlación entre el CSA y el volumen encefálico, donde a medida que el animal presenta un diámetro del canal semicircular mayor, también presenta un volumen encefálico mayor. Es decir, que los taxones que a priori tienen un índice AGIL mayor, no tendrían un canal semicircular mayor al esperado según su volumen encefálico.
- Se observa que a medida que aumenta el tamaño del CSA el largo de los hemisferios cerebrales es mayor. Por lo que no parecería haber taxones que tengan un canal semicircular más grande de lo esperado según el índice AGIL previamente obtenido.

## 6. AGRADECIMIENTOS

La realización de esta Tesis de Licenciatura, y la culminación de esta Carrera, fue posible gracias al apoyo de muchas personas a lo largo de este arduo camino.

Quiero agradecer en primer lugar, a mis Directores, Premji y Juan, quienes se embarcaron en esta tarea de acompañarme con esta Tesis de Licenciatura. A Prem, por haberme aceptado como su tesista cuando me contacte con ella, por brindarme su casa como si fuera la mía, darme lo que necesite y más. A Juan, por aceptar trabajar conmigo, brindarme un lugar donde trabajar y a estar siempre dispuesto a brindarme una mano o un consejo, ya sea de la Tesis o no. A los dos, por ayudarme a iniciar en la investigación.

A los jurados, por darme su tiempo y aceptar corregir esta Tesis de Licenciatura.

A Larry Witmer, de la Universidad de Ohio, por brindarme muy gentilmente los .STLs que necesite para esta Tesis de Licenciatura.

A la Universidad de Buenos Aires, en especial a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, la cual se convirtió en una segunda casa y por momentos la primera, por brindarme una educación de excelencia pública y gratuita. A todos mis docentes, con los cuales mi formación no hubiera sido posible.

A mis compañeros de este último tiempo del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Lea y Fede, por darme un lugar donde trabajar, charlas con café y mates de por medio. A Lea, por ser mi tutor de estudios y brindarme su apoyo.

A Adriana, quien fue muy importante para seguir adelante cuando se hacía cuesta arriba.

A todos mis amigos y compañeros, quienes me dio la Facultad, con los cuales no hubiera sido posible haber llegado hasta acá. En especial a ese grupo que hizo más llevable todo, a Henry, Gera, Ima, Agus, Oscar, Eli, Lautá, Carpio y Vicky, con un mate o una birra de por medio, incluso a kilómetros de distancia, poniendo el oído, brindando una risa o solo pasando el rato. Del grupo de los pochitos, a San y Oca, por siempre estar a pesar de los caminos separados de cada uno.

A mi novia Lu, por ser uno de mis pilares y bancar (y seguir bancando) esos malos humores cuando no salen las cosas, por brindarme su amor, cariño y sonrisas siempre, en los buenos pero sobre todo en los malos momentos.

Por último quiero agradecerle a mi familia, a mis tíos, primos, y en especial, a mis padres, Gladys y Eduardo, los cuales siempre incentivaron mi amor por la Paleontología, recorriendo toda la Argentina para conocer cada rincón donde hubiera un fósil, y posibilitaron que todos estos años pudiera estudiar la carrera que siempre quise desde chico, a pesar de los altos y bajos, a pesar de las distancias, siempre apuntalándome y acompañando mis decisiones.

## 7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agnolín, F. L. y Chiarelli, P. 2010. The position of the claws in Noasauridae (Dinosauria: Abelisauroida) and its implications for abelisauroid manus evolution. *Palaeontologische Zeitschrift* 84:293-300.
- Arnaudo, M. E. 2017. [Análisis morfológico de la región auditiva de los Ursidae Tremarctinae, su aplicación en sistemática filogenética y paleobiología. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires. 313 p. No publicado.]
- Arcucci, A. y Coria, R. A. 2003. A new Triassic dinosaur. *Ameghiniana* 40:217-228.
- Balanoff, A. M., Norell, M. A., Grellet-Tinner, G. y Lewin, M. R. 2008. Digital preparation of a probable neoceratopsian preserved within an egg, with comments on microstructural anatomy of ornithischian eggshells. *Naturwissenschaften* 95(6): 493-500.
- Bakker, R.T. 1986. *Dinosaur heresies*. William Morrow, New York; 481 pp.
- Barsbold, R. 1976. On the evolution and systematics of the late Mesozoic dinosaurs [en Ruso]. *Trudy Sovm. Sov.-Mong. Paleontol. Eksped.* 3: 68-75.
- Bates, K.T. y Falkingham, P.L. 2012. Estimating maximum bite performance in *Tyrannosaurus rex* using multi-body dynamics. *Biology Letters* 8:660-664.
- Benson, R. B. J., Carrano, M. T. y Brusatte, S. L. 2010. A new clade of archaic large-bodied predatory dinosaurs (Theropoda: Allosauroida) that survived to the latest Mesozoic. *Naturwissenschaften*, 97: 71-78.
- Berlin, J. C., Kirk, E. C., Rowe, T. B. 2013. Functional Implications of Ubiquitous Semicircular Canal Non-Orthogonality in Mammals. *PLoS ONE* 8(11): e79585
- Braun, E. 1988. El saber y los sentidos. Volumen 73 de La Ciencia desde México. Fondo de Cultura Económica, México. 151 p.
- Bonaparte, J. F., 1985. A horned Cretaceous carnosaur from Patagonia. *National Geographic Research*, 1: 149-151.
- Bonaparte, J. F. y Novas F. E. 1985. *Abelisaurus comahuensis*, n.g., n.sp., Carnosauria del Cretácico Tardío de Patagonia. *Ameghiniana* 29: 259-265.
- Bonaparte, J. F., Novas, F. E. y Coria, R. A. 1990. *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, the horned, lightly built, carnosaur from the middle Cretaceous of Patagonia. *Contributions in Science* 416: 1-42.
- Canale, J. I., Scanferla, C. A., Agnolín, F. L. y Novas, F. E. 2008. New carnivorous dinosaur from the Late Cretaceous of NW Patagonia and the evolution of abelisauroid theropods. *Naturwissenschaften* 96:409-414.
- Carrano, M. T. 2007. The appendicular skeleton of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. En: Sampson, S. y Krause, D. W. (eds). *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27:S2 163-179.
- Carrano, M. T. y Sampson, S. D. 2008. The Phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology* 6 (2): 183-236.
- Carrano, M. T., Benson, R. B. J. y Sampson, S. D. 2012. The Phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology* 10 (2): 211-300.

- Charig, A. J. y Milner, A. C. 1990. The systematic position of *Baryonyx walkeri*, in the light of Gauthier's reclassification of the Theropoda. En Carpenter, K. and Currie, P.J. (eds.), *Dinosaur Systematics: Perspectives and Approaches*, Cambridge University Press: 127-140.
- Christiansen, P. 1998. Strength indicator values of the theropod long bones, with comments on limb proportions and cursorial potential. *Gaia* 15:241-255.
- Christiansen, P. y Fariña, R. A. 2004. Mass Prediction in Theropod Dinosaurs. *Historical Biology* 16 (2-4): 85-92.
- Coria, R. A. y Salgado, L. 1995. A New Giant Carnivorous Dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature* 377: 224-226.
- Coria, R. A., Chiappe, L. M. y Dingus, L. 2002. A New Close Relative of *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985 (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(2): 460-465.
- Coria, R. A. y Currie, P. J. 2002. The braincase of *Giganotosaurus carolinii* from the Upper Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22 (4):802-811.
- Coria, R. A. y Currie, P. J. 2016. A New Megaraptoran (Dinosauria, Theropoda, Megaraptoridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *PLoS ONE* 11(7): e0157973.
- Currie, P. J. y Zhao, X. J. 1994. A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30: 2037-2081.
- David, R., Droulez, J., Allain, R., Berthoz, A., Janvier, P. y Bennequin, D. 2010. Motion from the past. A new method to infer vestibular capacities of extinct species. *Comptes Rendus Palevol* 9: 397-410.
- Delcourt, R. 2018. Ceratosaur palaeobiology: new insights on evolution and ecology of the southern rulers. *Scientific Reports* 8(1): 9730.
- Depéret, C. 1896. Note sur les dinosauriens sauropodes et théropodes du Crétacé supérieur de Madagascar. *Bulletin de la Société Géologique de France*, sér. 3, 24: 176-196.
- Edinger, T., 1925. Die *Archaeopteryx*. *Natur und Museum* 55: 491-496.
- Edinger, T., 1951. The brains of the Odontognathae. *Evolution* 5, 6-24.
- Edinger, T., 1975. Paleoneurology 1804–1966. An annotated bibliography (with a foreword by Bryan Patterson). *Advances in Anatomy, Embryology and Cell Biology* 49: 1-258.
- Ezcurra, M. D. y Novas, F. E. 2016. Theropod dinosaurs from Argentina. *Contribuciones Científicas del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia* 6: 139-156.
- Filippi, L. S., Méndez, A. H., Juárez Valieri, R. D., Garrido, A. C. 2016. A new brachyrostran with hypertrophied axial structures reveals an unexpected radiation of latest Cretaceous abelisáuridos. *Cretaceous Research* 61: 209-219.
- Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *The origin of Birds and the Evolution of Flight* (ed. K. Padian). *Memoir of the California Academy of Science* 8: 1-55.
- Georgi, J. A. 2008. Semicircular Canal Morphology as Evidence of Locomotor Environment in Amniotes. Tesis Doctoral. Stony Brook University. 223 pp.

- Georgi, J. A. Sipla, J. S. y Forster, C. A. 2013. Turning Semicircular Canal Function on Its Head: Dinosaurs and a Novel Vestibular Analysis. *PLoS ONE* 8(3): e58517.
- Gleich, O., Fischer, F. P., Köppl, C. y Manley, G. A. 2004. Hearing organ evolution and specialization: Archosaurs. En: Manley, G. A., Popper, A. N. y Fay, R. R. (eds) *Springer handbook of auditory research: evolution of the vertebrate auditory system*. Springer, Berlin Heidelberg New York, 225–260.
- Gleich, O., Dooling, R. J. y Manley, G.A. 2005. Audiogram, body mass, and basilar papilla length: correlations in birds and predictions for extinct archosaurs. *Naturwissenschaften* 92: 595-598.
- Guzmán, R. A. 2010. Secretos de los Reptiles. Surco. Lima, Perú. 140 pp.
- Hartman, S. 2011. *Aucasaurus garridoi*. SCOTT HARTMAN'S SKELETAL DRAWING.COM. <http://www.skeletaldrawing.com/theropods/aucaurus>.
- Hendrickx, C., Hartman, S. A. y Mateus, O. 2015. An overview of non-avian theropod discoveries and classification. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology* 12: 1-73.
- Higgs, D. M., Brittan-Powell, E. F., Soares, D., Souza, M. J., Carr, C. E., Dooling, R. J. y Popper, A. N. 2002. Amphibious auditory responses of the American alligator *Alligator mississippiensis*. *Journal of Comparative Physiology* 188: 217-223.
- Huene, F. von 1914d. Saurischia and Ornithischia. *Geological Magazine*, 9: 444-445.
- Hullar TE. 2006. Semicircular Canal Geometry, Afferent Sensitivity, and Animal Behavior. *The Anatomical Record A* 288A 4:466-472.
- Hutchinson, J. R. 2004. Biomechanical modeling and sensitivity analysis of bipedal running ability. II. Extinct taxa. *Journal of Morphology* 262: 441-461
- Kirkland, J. I., Zanno, L. E., Sampson, S. D., Clark, J. M. & DeBlieux, D. D. 2005. A primitive therizinosauroid dinosaur from the Early Cretaceous of Utah. *Nature*, 435: 84-87
- Kirkland, J.I. y Wolfe, D.G. 2001. First definitive therizinosaurid (Dinosauria; Theropoda) from North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(3): 410-414.
- Knoll, F., Buffetaut, E. y Bülow, M. 1999. A theropod braincase from the Jurassic of the Vaches Noires cliffs (Normandy, France): osteology and palaeoneurology. *Bulletin de la Societe Geologique de France* 170: 103-109.
- Knoll, F., Witmer, L. M., Ortega, F., Ridgely, R. C., Schwarz-Wings, D. 2012. The Braincase of the Basal Sauropod Dinosaur Spinophorosaurus and 3D Reconstructions of the Cranial Endocast and Inner Ear. *PLoS ONE* 7(1): e30060.
- Larsson, H. C. E. 2001. Endocranial anatomy of *Carcharodontosaurus saharicus* (Theropoda, Allosauroidea) and its implications for theropod brain evolution. En: Tanke, D. y Carpenter, K. (Eds.), *Mesozoic Vertebrate Life*, 19-33; Bloomington (Indiana University Press).
- Lautenschlager, S., Rayfield, E.J., Altangerel, P. y Zanno, L.E. 2012. The Endocranial Anatomy of Therizinosauria and Its Implications for Sensory and Cognitive Function. *PLoS ONE* 7 (12): e52289.
- Macrini, T. E., Flynn, J. J., Croft, D. A. y Wyss, A. R. 2010. Inner ear of a notoungulate placental mammal: anatomical description and examination of potentially phylogenetically informative characters. *Journal of Anatomy* 216: 600-610.
- Marsh, O. C. 1877. Notice of new dinosaurian reptiles from the Jurassic formation. *The American Journal of Science and Arts*, series 3, 14: 514-516.

- Marsh, O. C. 1878. Notice of new dinosaurian reptiles. *The American Journal of Science and Arts*, series 3, 15: 241-244.
- Marsh, O. C. 1879. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part II. *The American Journal of Science and Arts*, series 3, 17: 86-92.
- Marsh, O. C. 1880. Odontornithes: a monograph on the extinct toothed birds of North America. *Report of The Geological Exploration of the Fortieth Parallel 7*: 1-201.
- Marsh, O. C. 1881a. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part V. *The American Journal of Science and Arts*, series 3, 21: 417-423.
- Marsh, O. C. 1884a. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part VIII. The order Theropoda. *The American Journal of Science and Arts*, series 3, 27: 329-340.
- Marugán-Lobón, J., Chiappe, L. M. y Farke, A. A. 2013. The variability of inner ear orientation in saurischian dinosaurs: testing the use of semicircular canals as a reference system for comparative anatomy. *PeerJ* 1:e124;
- Nesbitt, S. J., Smith, N. D., Irmis, R. B., Turner, A. H., Downs, A. y Norell, M. A. 2009. A Complete Skeleton of a Late Triassic Saurischian and the Early Evolution of Dinosaurs. *Science* 326: 1530-1533.
- Nieto, M. N., Paulina Carabajal, A. y Leardi, J. M. 2018. Análisis de los canales semicirculares anterior y posterior del oído interno de distintos grupos de Theropoda. *XXXII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*. Ciudad de Corrientes, Corrientes, Argentina. 14 al 17 de Mayo de 2018.
- Novas, F. E., Agnolín, F. L., Ezcurra, M. D., Porfiri, J. y Canale, J. I. 2013. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: The evidence from Patagonia. *Cretaceous Research* 45: 174-215.
- Osborn, H. F. 1905. *Tyrannosaurus* and other Cretaceous carnivorous dinosaurs. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 21: 259-265.
- Osborn, H. F. 1906. *Tyrannosaurus*, Upper Cretaceous carnivorous dinosaur (second communication). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 22: 281-296.
- Osborn, H. F. 1916. Crania of *Tyrannosaurus* and *Allosaurus*. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1: 1-97.
- Osborn, H. F. 1917. Skeletal adaptations of *Ornitholestes*, *Struthiomimus*, *Tyrannosaurus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 35: 733-771.
- Owen, R. 1842. Report on British Fossil Reptiles Part II. *Report of the Eleventh Meeting of the British Association for the Advancement of Science*; Held at Plymouth in July 1841. Londres: John Murray. pp. 60-204.
- Paul, G. S. 1988a. *Predatory Dinosaurs of the World*. Simon y Schuster, New York, 464 pp.
- Paul, G. S. 1998. Limb design, function and running performance in ostrich-mimics and tyrannosaurs. *Gaia* 15:257-270.
- Paul, G.S. 2008. The extreme lifestyles and habits of the gigantic tyrannosaurid super-predators of the late Cretaceous of North America and Asia. En: Larson, P. L., Carpenter, K. (eds) *Tyrannosaurus Rex: the tyrant king*. Bloomington: Indiana University Press, 307-354.
- Paulina Carabajal, A. y Salgado, L. 2007. El basicráneo de un titanosaurio (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico Superior del norte de Patagonia: descripción y aportes al conocimiento del oído interno de los dinosaurios. *Ameghiniana* 44:109-120.

- Paulina Carabajal, A., Coria, R.A., y Chiappe L.M. 2008. An incomplete Late Cretaceous braincase (Sauropoda: Titanosauria): new insights about the dinosaurian inner ear and endocranium. *Cretaceous Research* 29:643-648.
- Paulina-Carabajal, A. 2009. [El neurocráneo de los dinosaurios Theropoda de la Argentina: osteología y sus implicancias filogenéticas. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires. 650 p. No publicado.].
- Paulina Carabajal, A. y Canale, J. I. 2010. Cranial endocast of the carcharodontosaurid theropod *Giganotosaurus carolinii* CORIA & SALGADO, 1995. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen* 258: 249–256; Stuttgart.
- Paulina Carabajal, A. 2012. Neuroanatomy of titanosaurid dinosaurs from the Upper Cretaceous of Patagonia, with comments on endocranial variability within Sauropoda. *The Anatomical Record* 295: 2141-2156.
- Paulina Carabajal, A. y Currie P.J. 2012. New information on the braincase and endocast of *Sinraptor dongi* (Theropoda: Allosauroidea): Ethmoidal region, endocranial anatomy and pneumaticity. *Vertebrata Palasiatica* 50 (2):85-101.
- Paulina Carabajal, A., Carballido, J. L. y Currie, P. J. 2014. Braincase, neuroanatomy, and neck posture of *Amargasaurus cazau* (Sauropoda, Dicraeosauridae) and its implications for understanding head posture in sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34 (4): 870-882.
- Paulina Carabajal, A., Canale, J. I. y Kundrat, M. 2015a. Nueva información sobre la neuroanatomía de *Giganotosaurus carolinii* usando tomografías computadas: morfología del oído interno. *XXIX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*. Diamante, Entre Ríos, Argentina. 27 al 29 de Mayo de 2015.
- Paulina Carabajal, A. y Currie, P. J. 2017. The braincase of the theropod dinosaur *Murusraptor*: osteology, neuroanatomy and comments on the paleobiological implications of certain endocranial features. *Ameghiniana* 54 (5):617-640.
- Paulina Carabajal, A. y Filippi, L. 2018. Neuroanatomy of the abelisaurid theropod *Viavenator*: The most complete reconstruction of cranial endocast and inner ear for a South American representative of the clade. *Cretaceous Research* 83: 84-94.
- Paulina Carabajal, A., Coria, R. A., Currie, P. J. y Koppelhus, E. B. 2018. A natural cranial endocast with possible dicraeosaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) affinities from the Lower Cretaceous of Patagonia. *Cretaceous Research* 84: 437-441.
- Paulina-Carabajal, A., Nieto, M. N., Currie, P. J. y Miyashita, T. 2018. Paleoneurología del tiranosáurido *Daspletosaurus* sp. (Dinosauria, Theropoda): morfología del oído interno. *XXXII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*. Ciudad de Corrientes, Corrientes, Argentina. 14 al 17 de Mayo de 2018
- Paulina Carabajal, A. y Nieto, M. N. En revisión. Brief Comment on the Brain and Inner Ear of *Giganotosaurus carolinii* (Dinosauria: Theropoda) based on CT Scans. *Ameghiniana*.
- Paulina Carabajal, A. y Succar, C. 2015. Endocranial morphology and inner ear of the theropod *Aucasaurus garridoi*. *Acta Palaeontologica Polonica* 60 (1): 141-144
- Paulina Carabajal, A., Ezcurra, M. D. y Novas, F. E. en prensa. New information on the braincase and endocranial morphology of the late Triassic theropod *Zupaysaurus rougieri* using CT scans. *Journal of Anatomy*.

- Perle, A. 1981. New Segnosauridae from the Upper Cretaceous of Mongolia. Fossil Vertebrates of Mongolia: *The Joint Soviet-Mongolian Paleontological Expedition, Transaction* 15: 50-59.
- Pol, D. y Rauhut, O. W. M. 2012. A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the early diversification of theropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society London B* 279: 3170-3175.
- Rabbitt, R. D., Damiano, E. R., y Grant, J. W. (n.d.) 2004. Biomechanics of the Semicircular Canals and Otolith Organs. *Springer Handbook of Auditory Research* 153-201.
- Racicot, R. 2017. Fossil Secrets Revealed: X-ray CT Scanning and Applications in Paleontology. *The Paleontological Society Papers* 22: 21-38.
- Rauhut, O. W. M. 2007. The myth of the conservative character: braincase characters in theropod phylogenies. *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften* 23: 51-54.
- Rogers, S. W. 1998. Exploring dinosaur neuropaleobiology: viewpoint computed tomography scanning and analysis of an *Allosaurus fragilis* endocast. *Neuron* 21:673-679.
- Rogers, S. W. 1999. Allosaurus, Crocodiles, and Birds: Evolutionary Clues From Spiral Computed Tomography of an Endocast. *The Anatomical Record (New Anat.)* 257:162-173.
- Russell, D. A. 1970. Tyrannosaurs from the Late Cretaceous of western Canada. *National Museum of Natural Sciences Publications in Paleontology* 1: 1-34.
- Russell, D. A. 1997. Therizinosauria. En P. J. Currie y K. Padian (eds) *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego 729-730
- Sanders, K. R. y Smith, D. K. 2005. The endocranium of the theropod dinosaur *Ceratosaurus* studied with computed tomography. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 601-616.
- Sampson, S. D. y Witmer, L. M. 2007. Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 8, Supplement 2: 32-102.
- Schilling, R., Jastram, B., Wings, O., Schwarz-Wings, D. y Issever, A. S. 2014. Reviving the Dinosaur: Virtual Reconstruction and Three dimensional Printing of a Dinosaur Vertebra. *Radiology* 270(3): 864-871.
- Schmelzle, T., Sánchez-Villagra, M. R. y Maier, W. 2007. Vestibular labyrinth diversity in diprotodontian marsupial mammals. *Mammal Study* 32:83-97
- Seeley, H. G. 1887. On the classification of the fossil animals commonly called Dinosauria. *Proceedings of Royal Society of London* 43: 165-171.
- Sellers, W. I. y Manning, P. L. 2007. Estimating dinosaur maximum running speeds using evolutionary robotics. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 2711-2716.
- Sellers, W. I., Pond, S. B., Brassey, C. A., Manning, P. L. y Bates, K. T. 2017. Investigating the running abilities of *Tyrannosaurus rex* using stress-constrained multibody dynamic analysis. *PeerJ* 5: e3420.
- Sereno, P. C., Wilson, J. A., Witmer, L. M., Whitlock, J. A., Maga, A., Ide O. y Rowe, T.A. 2007. Structural extremes in a Cretaceous Dinosaur. *PLoS ONE* 2(11): e1230.

- Silcox, M. T., Bloch, J. I., Boyer, D. M., Godinot, M., Ryan, T. M., Spoor, F. y Walker, Alan. 2009. Semicircular canal system in early primates. *Journal of Human Evolution* 56: 315-327.
- Stevens, K. A. 2006. Binocular Vision in Theropod Dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26(2):321-330.
- Stromer, E. 1931. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wu"sten A"gyptens. II. Wirbeltier-Resteder Bahar"ijestufe (unterstes Cenoman). 10. Ein Skelett-Rest von *Carcharodontosaurus* nov. gen. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematischnaturwissenschaftliche Abteilung, Neue Folge*, 9: 1-23.
- Spoor, F. y Zonneveld, F., 1998. Comparative review of the human bony labyrinth. *Yearbook of Physical Anthropology* 41, 211-251.
- Spoor, F., Garland, Jr. T., Krovitz, G., Ryan, T. M., Silcox, M. T., y Walker, A. 2007. The primate semicircular canal system and locomotion. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 26: 10808-10812.
- Tykoski, R. S. y Rowe, T. 2004. Ceratosauria. En: *The Dinosauria 2nd edition*, pp. 47-70. Weishampel, D. B., Dodson, P. y Osm"olska, H. (editors). University of California Press.
- Taylor, M.P., Wedel, M.J., y Naish, D. 2009. Head and neck posture in sauropod dinosaurs inferred from extant animals. *Acta Palaeontologica Polonica* 54 (2): 213-220.
- Therrien, F. y Henderson, D. M. 2007. My theropod is bigger than yours ... or not: estimating body size from skull length in theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(1): 108-115.
- Urroz, C. 1991. Elementos de anatomía y fisiología animal. San José, Costa Rica. UNED.
- Vergne, A., Pritz, M.B., Mathevon, N., 2009. Acoustic communication in crocodylians: from behaviour to brain. *Biological Reviews* 84: 391-411.
- Walsh, S. A., Barrett, P. M., Milner, A. C., Manley, G., y Witmer, L. M. 2009. Inner ear anatomy is a proxy for deducing auditory capability and behavior in reptiles and birds. *Proceedings of the Royal Society* 276, 1355-1360.
- Walsh, S. A., Luo, Z. -X. y Barret, P. M. 2013. Modern Imaging Techniques as a Window to Prehistoric Auditory Worlds. En *Insights from comparative hearing research*, pp. 227-261. Köppl, C., Manley, G.A., Popper, A.N. y Fay, R.R. (editores). New York: Springer Science+Business Media.
- Witmer, L. M., Chatterjee, S., Franzosa, J. y Rowe, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behavior. *Nature* 425:950-953.
- Witmer, L. M., Ridgely, R. C., Dufeu, D. L. y Semones, M. C. 2008. Using CT to Peer into the Past: 3D Visualization of the Brain and Ear Regions of Birds, Crocodiles, and Nonavian Dinosaurs. En: Endo, H., Frey, R. (Eds) *Anatomical Imaging*. Springer, Tokyo.
- Witmer, L. M. y Ridgely, R. C. 2009. New insights into the brain, braincase, and ear region of *Tyrannosaurs* (Dinosauria, Theropoda), with implications for sensory organization and behavior. *The Anatomical Record* 292: 1266-1296.
- Xing, L., Paulina Carabajal, A., Currie, P. J., Xu, X., Dong, Z., and Burns, M. 2014. Braincase anatomy of the basal theropod *Sinosaurus*, from the lower Jurassic of China, studied using CT scans. *Acta Geologica Sinica* 88: 1653-1664.
- Young, C. C. 1948. On two new saurischians from Lufeng, Yunnan. *Bulletin of the Geological Society of China*, 28: 75-90.

- Zanno, L. E. y Makovicky, P. J. 2010. Herbivorous ecomorphology and specialization patterns in theropod dinosaur evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (1): 232-237.
- Zanno, L. E. 2010. A taxonomic and phylogenetic re-evaluation of Therizinosauria (Dinosauria: Maniraptora). *Journal of Systematic Palaeontology* 8 (4): 503-543.